



HAL
open science

La compensation dans les interactions plantes-insectes : modélisation, simulation et expérimentation

Audrey Lebon

► **To cite this version:**

Audrey Lebon. La compensation dans les interactions plantes-insectes : modélisation, simulation et expérimentation. Biologie végétale. Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc, 2014. Français. NNT : 2014MON20161 . tel-01747618

HAL Id: tel-01747618

<https://theses.hal.science/tel-01747618>

Submitted on 29 Mar 2018

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

Délivré par **UNIVERSITE MONTPELLIER 2**

Préparée au sein de l'école doctorale Sibaghe
Et de l'unité de recherche AMAP (CIRAD)

Spécialité : **Écologie, Évolution, Ressources
Génétiques, Paléontologie (EERGP)**

Présentée par **Audrey Lebon**

**La compensation dans les interactions
plantes-insectes : modélisation, simulation
et expérimentation**

Soutenue le 10 décembre 2014 devant le jury composé de

M. Yves DUMONT, directeur de recherche, CIRAD, Montpellier	Directeur de thèse
M. Michel GENARD, directeur de recherche, INRA, Avignon	Rapporteur
M. Frédéric GROGNARD, chargé de recherche, INRIA, Sophia Antipolis	Examineur
M. Serge KREITER, professeur, SupAgro, Montpellier	Examineur
M. Jean-Christophe POGGIALE, professeur, AMU, Marseille	Rapporteur

“La réflexion peut nuire gravement à la santé, ou du moins à la paix de l’esprit.”

Geert Kelchtermans

Résumé

La résistance et la tolérance, c'est à dire la capacité de la plante à supporter la présence des ravageurs, sont deux moyens dont usent les plantes pour se défendre. La tolérance est fortement liée à un processus de compensation qui est une réponse positive des plantes à la présence des ravageurs (en terme de reproduction et/ou de croissance). Dans le but d'apporter de nouvelles pistes de réflexion dans le domaine des interactions plantes-insectes, nous avons conduit trois études différentes sur la compensation chez les plantes. Dans la première, nous avons développé un modèle mathématique générique, dont l'étude a mis en évidence l'existence de paramètres seuils qui déterminent la co-existence ou non de différents types d'équilibres de compensation. La seconde étude, expérimentale, visait à tester l'hypothèse de compensation chez la tomate en réponse à la mineuse de la tomate, *Tuta absoluta*. Dans notre expérience, le cultivar de tomate a présenté des tendances à la compensation pour deux niveaux d'infestation, et à la sur-compensation reproductive en cas de faible infestation. Enfin, toujours dans le cas de la tomate et *T. absoluta*, les derniers développements s'appuient sur un modèle informatique de type « Structure-Fonction ». Ce modèle a permis de tester et visualiser différentes situations (dates et positionnements de l'attaque) sur une représentation plus réaliste de la plante. Pour conclure, nous avons mis en évidence que la compensation peut avoir un impact important sur l'efficacité des stratégies de protection des cultures et qu'elle devrait être prise en compte dans le développement de ces dernières.

Mots-clefs : Interactions Plantes-Insectes, Compensation, Modélisation Mathématique, Tomate, *Tuta absoluta*, Simulation Informatique, Défense des Plantes.

Abstract

Compensation response in plant-insect interactions : modelling, simulation and experiment.

Resistance and tolerance, which is the ability of plants to endure a pest attack, are two different aspects of plants defenses. Tolerance is strongly linked to a compensation process which is a positive response of plants to the presence of pests (in terms of reproduction and / or growth). In order to bring new insights in the field of plant-insect interactions, we conducted three different studies on compensation in plants. In the first one, we developed a generic mathematical model, whose study revealed the existence of threshold parameters that determine the co-existence or not of different types of compensation equilibria. The second study, which was experimental, aimed to test the hypothesis of a compensation response in tomato under the attack of the tomato leafminer, *Tuta absoluta*. In our experiment, the tomato cultivar presented trends in compensation for two levels of infestations, and trends of reproductive overcompensation for low infestation. Finally, our last study is based on a "Structure-Function" computer model, still on tomato and *T. absoluta*. This model was used to test and visualize different attack situations (dates and positions) on a more realistic representation of the tomato plant. In conclusion, we have shown that compensation may have a significant impact on the efficacy of crop protection strategies, and should be taken into account in their development.

Keywords : Plant-Insect Interaction, Compensation, Mathematical Modelling, Tomato, *Tuta absoluta*, Computer Simulation, Plant Defenses.

Remerciements

Si je suis convaincue d'une chose à fin de ces trois ans de thèse, c'est que tout aurait été différent sans la présence de certaines personnes dans ma vie.

Je remercie toutes les institutions qui m'ont permis de réaliser ma thèse dans les meilleures conditions : le CIRAD, mon laboratoire AMAP ainsi que l'école doctorale Sibaghe et l'université de Montpellier 2. Parmi ces institutions, je me dois de remercier mon directeur de thèse, Yves Dumont pour son encadrement. Je remercie également l'Institut de Sophia Agrobiotech ainsi que l'INRIA au travers de Ludovic Mailleret et Frédéric Grognard pour leurs relectures et leurs avis sur mes travaux.

Je tiens à remercier mes rapporteurs, Jean Christophe Poggiale et Michel Génard pour leur relectures constructives et détaillées de mes travaux de recherche, ainsi Frédéric Grognard et Serge Kreiter qui ont très aimablement accepté de faire partie de mon jury de thèse.

Un merci un peu particulier pour Serge Kreiter et Thierry Fourcaud qui m'ont aidé et soutenu dans les moments compliqués de ma thèse.

Au cours de ma thèse, j'ai eu l'incroyable chance d'effectuer une mission de trois mois aux Pays-Bas. Je voudrais donc remercier toute l'équipe du CSA de Wageningen : Wopke van der Werf qui a eu la gentillesse de m'encadrer, de m'écouter, de me conseiller, de me rassurer mais aussi de me faire visiter sa région, de me faire partager des instants délicieux en compagnie de sa famille ; Jochem Evers, qui a eu la patience de m'apprendre un nouveau langage informatique, qui m'a aidé à construire ces fameuses tomates virtuelles et avec qui j'ai pu partager ces fonds d'écrans geeks ; Ep Heuvelink qui a su prendre de son temps pour partager ses connaissances sur les tomates lors de nos réunions ou même d'un TP ; Sjanie, pour toutes ses gentilles attention et son aide précieuse pour m'intégrer dans la grande équipe du CSA et bien sur, l'ensemble des doctorants et stagiaire du CSA Wenfeng, Franca, Marcia, Fang, Yang, Junqi pour les pauses repas tellement joyeuses et les soirées découvertes du monde où j'ai mangé bien plus que de raison.

J'ai également pu passer plusieurs mois à l'institut de Sophia Agrobiotech pour la réalisation de mes expérimentations. Tous mes remerciements sur cette période vont avant tout à Philippe Béarez, qui avec sa gentillesse sans limite a toujours été là pour me donner un coup de main et sans qui bien des choses n'auraient pu être faites ; à Lionel Salvy et Sylvain Nuée pour les midis apaisants et les discussions animées ; à Peng Han pour avoir accepté de partager son bureau avec moi ; à Valérie et Pascale pour leur aide sur la mise en place de l'expérimentation et leurs mots d'encouragements ; et bien sur à Nicolas Desneux.

En tant que doctorante de la première promotion de l'EIR-A, je souhaite également remercier Agreenium pour ces deux séminaires résidentiels qui m'ont permis de faire des pauses appréciées dans la rédaction d'article et la préparation de colloques à l'étranger tout en m'ouvrant à d'autres problématiques. Mais quand je pense à Agreenium, je pense particulièrement à Mireille Mourzelas pour l'organisation de folie des séminaires, mais aussi à Stéphane Guilbert pour sa présence, son écoute et sa gentillesse. Et puis comment oublier toute ma promo : Oriane, Arnaud, Camille, Hélène, Caroline, Clément, Enrique et tous les autres que je ne vais pas pouvoir citer. Merci pour ces soirées inoubliables, pour ces moments de franche rigolades et pour ce partage de nos situations parfois bienheureuses, parfois douloureuses.

Enfin mais ce sont certainement les remerciements les plus importants, merci à tous ceux sans qui je ne serai certainement pas arrivée au bout de ces trois ans.

Merci à Nicolas, Gilles, Jean pour avoir accepté ma présence dans leurs bureaux pendant ces trois ans, merci d'avoir supporté mes grognements d'exaspération, mes découragements et mes éclats de rire devant mon pc. Merci à tous les collègues du laboratoire pour ces nouvelles échangées au coin d'un couloir ou à la machine à café. Merci à Jeff qui n'a eu de cesse de vérifier que je tenais toujours bien dans mes talons. Mille fois merci à Sébastien Griffon qui au delà de son aide précieuse sous GroImp, est devenu un ami réellement cher à mes yeux : merci pour ces pauses midis donc j'avais parfois affreusement besoin, merci pour ces soirées passées à refaire le monde, et surtout merci pour toutes les fois où tu m'as encouragé et soutenu. Merci à tous mes amis d'un peu partout pour cette fameuse question : "Alors cette thèse?" et pour leurs encouragements (surtout en fin de thèse).

Un dernier et immense merci à mes deux familles, d'ici et de plus loin pour nos blagues rien qu'à nous, pour nos instants d'apaisement, pour ces moments où vous m'avez aidé à remonter la pente, pour votre soutien sans faille et ce jusqu'au dernier jour, pour les bons repas destinés à tout oublier, pour les colis monstrueux emplis de douceurs. Merci à mon mari, celui qui a partagé tous ces moments de découragement, de colère, de joie, de stress, de réflexion, de soulagement : merci de m'avoir supporté au travers de cette thèse.

Table des matières

Résumé	ii
Abstract	iii
Remerciements	iv
Table des matières	vi
Table des figures	ix
Liste des tableaux	xii
1 Introduction	1
1.1 Objectifs de cette thèse	2
2 Biologie des plantes, insectes et de leurs interactions	6
2.1 L'objet Plante	7
2.1.1 L'eau dans la plante	7
2.1.2 La photosynthèse	9
2.1.3 La répartition des assimilats	12
2.1.4 La respiration	13
2.1.5 La croissance et le développement des plantes	16
2.1.6 La reproduction chez les plantes	17
2.1.7 Les défenses des plantes	18
2.1.7.1 Les défenses structurales	18
2.1.7.2 Résistance chimique	19
2.1.8 Récapitulatif de la section	20
2.2 L'objet Insecte	21
2.2.1 Les cycles de vie des insectes	22
2.2.2 Les grands types d'alimentation chez les insectes	23
2.2.3 Les interactions avec l'environnement	25
2.2.4 Récapitulatif de la section	26
2.3 Antagonisme plantes-insectes	26
2.3.1 Les différents types d'attaques	27
2.3.1.1 Insectes phyllophages	27
2.3.1.2 Insectes foreurs	28

2.3.1.3	Insectes piqueur-suceurs	29
2.3.1.4	Insectes floricoles	30
2.3.1.5	Insectes frugivores	31
2.3.1.6	Insectes rhizophages	33
2.3.2	La protection des cultures : l'intervention de l'homme sur ces relations antagonistes	33
2.3.2.1	L'historique de la lutte contre les ravageurs	33
2.3.2.2	Le contrôle biologique : une voie pour réduire l'utilisation des pesticides	34
2.3.2.3	La sélection variétale : quand la génétique devient moyen de lutte	35
2.3.2.4	La lutte intégrée : une combinaison de toutes les autres méthodes	36
2.3.3	Récapitulatif de la section	38
2.4	Mutualisme plantes-insectes	39
2.4.1	Le mutualisme de pollinisation	39
2.4.2	Le mutualisme de protection, de nutrition et de dispersion au travers du mutualisme plante-fourmi	40
2.4.3	Un mutualisme sur base antagoniste	42
2.4.3.1	La tolérance et la compensation : deux phénomènes à l'origine de ce mutualisme	42
2.4.3.2	L'hypothèse d'optimisation par l'herbivorie : le grand débat	43
2.4.4	Récapitulatif de la section	47
3	Modélisation des plantes, des insectes et de leur interactions	48
3.1	Des hypothèses générales de modélisations	49
3.1.1	La notion de temps dans la modélisation	49
3.1.2	La notion de déterminisme et de stochastique	50
3.1.3	Récapitulatif de la section	51
3.2	La modélisation d'un objet d'étude au travers d'une unique équation	51
3.2.1	La modélisation théorique	51
3.2.2	Des exemples de modélisation "simple"	55
3.2.2.1	Le retard dans la modélisation	55
3.2.2.2	Les processus de diffusion-réaction	56
3.2.3	Récapitulatif de la section	58
3.3	La modélisation d'un objet d'étude au travers de plusieurs équations	58
3.3.1	Les modèles compartimentaux	58
3.3.1.1	La notion de structure de population chez les insectes	59
3.3.1.2	Les modèles compartimentaux de plantes	60
	Les modèles de plante basés sur des processus ou PBM	60
	La modélisation de l'interception de la lumière	62
	La modélisation de la photosynthèse	62
	La modélisation de la respiration	64
	La modélisation de l'allocation de la matière	64
	Les modèles incluant de la structure en plus de la physiologie, les FSPMs	65
3.3.2	Les plateformes de simulation	70

3.3.3	D'autres exemples de modélisation complexe	71
3.3.3.1	Les modèles de métapopulation	71
3.3.3.2	Les modèles individus centrés	72
3.3.4	Récapitulatif de la section	73
3.4	La modélisation couplée	73
3.4.1	Les modèles de type proie-prédateur et leurs dérivés	74
3.4.2	Les modèles de simulation	77
3.4.3	Les modèles couplés spatialisés	78
3.4.4	Les modèles complexes	79
3.4.5	Récapitulatif de la section	80
4	Première approche : Un exemple de modélisation mathématique de la compensation	81
4.1	Introduction	81
5	Deuxième approche : La vérification expérimentale de la compensation chez le couple Tomate/<i>Tuta absoluta</i>	133
5.1	Introduction	133
6	Troisième approche : La modélisation informatique de la compensation chez le modèle Tomate/<i>T. absoluta</i>	159
6.1	Introduction	159
6.1.1	Présentation de GroImp	161
6.2	Présentation des modèles : modules et mode de fonctionnement	162
6.2.1	Modules	164
6.2.2	Description de l'algorithme	166
6.2.2.1	Calcul de la demande et allocation de matière	166
6.2.2.2	Dynamique des insectes sur les folioles de la plante	168
6.2.2.3	Interception de lumière et création de biomasse	171
6.2.2.4	Les ajouts liés au modèle avec compensation et avec résistance	173
6.2.3	Les règles de développement	177
6.3	Simulations et résultats	177
6.3.1	Impact de <i>T.absoluta</i> en fonction du type de défense modélisé	178
6.3.2	Impact de <i>T.absoluta</i> en fonction de la date d'infestation	180
6.3.3	Impact de <i>T.absoluta</i> en fonction de la position de l'attaque	184
6.4	Discussion et Conclusion	187
7	Conclusion et Perspectives	190
A	Article de proceedings PMA	195
	Bibliographie	204

Table des figures

2.1	Schéma de fonctionnement d'une plante	8
2.2	Les trois différentes voies de passage de l'eau dans les cellules - Source : MS @cours-pharmacie.com	9
2.3	Cellule végétale chlorophyllienne et détail d'un chloroplaste - Source : Gnis	10
2.4	Mécanismes de la phase photochimique de la photosynthèse - Source : MS @cours-pharmacie.com	11
2.5	Cycle de Calvin ou l'incorporation du CO_2 - Source : MS @cours-pharmacie.com	11
2.6	L'élaboration du mouvement du phloème dans les tubes criblés - Source : MS @cours-pharmacie.com	13
2.7	Cycle de Krebs ou la reconstruction du pouvoir réducteur - Source : J-PH Boseret	15
2.8	Chaine d'électrons de la membrane mitochondriale - Source : E. Jaspard .	15
2.9	Les 22 modèles architecturaux des arbres, selon Francis Hallé. Les inflorescences sont en rouge et les types les plus courants sont marqués d'une astérisque - Source : Paul-Robert TAKACS	16
2.10	Décomposition d'une fleur - Source : M. Colin	17
2.11	Deux types de défense structurale, la pubescence et la spinescence	19
2.12	Activation d'un composé organique inactif lors d'une attaque d'herbivorie. Le composé inactif est en vert, le composé actif en jaune et l'enzyme en rouge.	20
2.13	Différents appareils buccaux d'insectes. Source : François Panchout	24
2.14	Exemple d'yeux composés et d'yeux simples (ocelles) sur une mante religieuse. Les ocelles sont désignés par les flèches noires. Source : Yves Banier	25
2.15	Cas de la mineuse de la tomate.	27
2.16	Cas du charançon rouge du palmier.	28
2.17	Cycle de vie du charançon rouge du palmier	29
2.18	Feuilles de pêcher infestées par des pucerons verts, <i>Myzus persica</i>	30
2.19	Exemple de méligèthes - Source : @entomart	31
2.20	Population de bruche du haricots et dégâts sur graines	31
2.21	Cycle de vie du scolyte du caféier	32
2.22	Larve de vers blancs <i>Melolontha melolontha</i>	33
2.23	<i>Rodolia cardinalis</i> dévorant une cochenille farineuse du citronnier - Source : Mark Hoddle	35
2.24	Les différentes étapes de la transgénèse - Source : GNIS	37
2.25	La répartition mondiale des cultures d'OGM - Source : ISAAA	37
2.26	Domaties d'un acacia abritant des <i>Pseudomyrmex ferrugineus</i> - Source : Valéry Fuzeau	41

2.27	Impact du nombre de tubercules infestés par <i>Tecia solanivora</i> sur la production de tubercules sains - Source : Poveda et al. [2010]	44
2.28	Inflorescence de <i>Gilia écarlate</i> - Source : Walter Siegmund	45
2.29	Overcompensation chez la <i>Gilia écarlate</i> - Source : Agrawal [2000]	45
2.30	Courbe de l'optimisation de la production primaire nette selon la HOH - Source : Williamson et al. [1989]	46
3.1	Différentiation des différents cas, $N_0 < K$, $N_0 > K$ et $N_0 < \frac{K}{2}$ pour une croissance logistique d'une population	53
3.2	Effet Allee en fonction du positionnement de la population initiale	54
3.3	Modèle de type SIR	59
3.4	Les différents modules de STICS - Source : Brisson et al. [1998]	61
3.5	Automate de construction d'architecture de GreenLab - Source : X. Zhao	69
3.6	Principales équations du modèle GreenLab - Source : Kang et al. [2008a]	69
3.7	Modèle de pool métabolique des assimilats. Les flèches indiquent les flux de masse.	78
4.1	Trois réponses possibles du taux de croissance d'une plante à l'herbivorie en comparaison avec l'isoligne de production. La deuxième partie de la figure représente l'évolution de la production primaire nette en fonction de l'herbivorie (les trois cas représentés sont ceux de la première partie de la figure) - Source : Hilbert et al. [1981]	84
4.2	Variation de l'isoligne de production en fonction du taux moyen de croissance des plantes non attaquées - Source : Hilbert et al. [1981]	85
4.3	Variation de l'isoligne de production en fonction de la durée entre deux attaques d'herbivorie - Source : Hilbert et al. [1981]	85
4.4	Diagramme représentant les différents processus intervenant dans la dynamique de la biomasse $B(t)$ de la plante - Source : Dyer et al. [1986]	86
4.5	Diagramme représentant les différents processus intervenant dans la dynamique des nutriments du sol $N(t)$ - Source : Dyer et al. [1986]	87
4.6	Diagramme représentant les différents compartiments du modèle de Loreau [1995] et les flux les unissant - Source : Loreau [1995]	88
4.7	Diagramme représentant les différents compartiments du modèle de de Mazancourt et al. [1999] et les flux les unissant - Source : de Mazancourt et al. [1999]	89
4.8	Diagramme représentant les différents compartiments du modèle de Lebon et al. [2014] et les flux les unissant.	92
5.1	Cycle de vie de la mineuse de la tomate	136
5.2	Représentation d'un plant de Tomate portant des fruits et des fleurs - Dessin de David Redtel	137
6.1	Visualisation d'un plant de tomate en cours de fructification modélisé grâce à la plateforme GroImp	163
6.2	Visualisation de 4 plants de tomate en cours de fructification modélisés grâce à la plateforme GroImp	163
6.3	Présentation des différents modules de modélisation	164

6.4	Visualisation d'un plant de tomate en cours de fructification infesté modélisé grâce à la plateforme GroImp. Les feuilles jaunies sont infestées par <i>T. absoluta</i> (oeuf ou larves).	171
6.5	Comparaison des différents stratégies selon trois variables, la production de biomasse journalière, la biomasse foliaire et la population d'herbivores (uniquement les larves). En rouge le témoin , en rose la stratégie 0 , en noir la stratégie 1 , en bleu la stratégie 2, en vert la stratégie 3	179
6.6	Comparaison de la biomasse végétative des différentes stratégies selon la date d'infestation. En rouge le témoin , en rose la stratégie 0 , en noir la stratégie 1 , en bleu la stratégie 2, en vert la stratégie 3	182
6.7	Comparaison de la production de biomasse des différentes stratégies selon la date d'infestation. En rouge le témoin , en rose la stratégie 0 , en noir la stratégie 1 , en bleu la stratégie 2, en vert la stratégie 3	183
6.8	Comparaison de la dynamique des insectes des différentes stratégies selon la date d'infestation. En rouge le témoin , en rose la stratégie 0 , en noir la stratégie 1 , en bleu la stratégie 2, en vert la stratégie 3	183
6.9	Comparaison de la biomasse végétative des différents modèles selon la position de l'infestation. En rouge le témoin , en rose la stratégie 0 , en noir la stratégie 1 , en bleu la stratégie 2, en vert la stratégie 3	185
6.10	Comparaison de la production de biomasse des différents modèles selon la position de l'infestation. En rouge le témoin , en rose la stratégie 0 , en noir la stratégie 1 , en bleu la stratégie 2, en vert la stratégie 3	185
6.11	Comparaison de la dynamique des insectes des différents modèles selon la position de l'infestation. En rouge le témoin , en rose la stratégie 0 , en noir la stratégie 1 , en bleu la stratégie 2, en vert la stratégie 3	186

Liste des tableaux

2.1	Les différents processus de croissance de la plante, leur rôle et les compartiments concernés.	21
2.2	Les différents types d'attaques, leur conséquences, les compartiments attaqués, et les processus perturbés.	38
2.3	Les différents types de mutualisme entre plante et insectes et leurs conséquences sur les deux compartiments.	47
6.1	Description des différents modules, des principales variables qu'ils contiennent et des processus qu'ils modélisent	165
6.2	Description des différents paramètres pour le fonctionnement des plantes utilisés dans les modèles	175
6.3	Description des différents paramètres de la dynamique d'insecte utilisés dans les modèles	176

A mon grand-père...

Chapitre 1

Introduction

Mêlant à la fois la complexité des plantes et la variété du monde des insectes, les interactions entre plantes et insectes est un domaine extrêmement riche.

Parmi ces interactions, la pollinisation est indubitablement celle à laquelle on pense en premier. Et pour cause, les insectes permettent l'existence et la reproduction de nombreuses plantes. La pollinisation est considérée comme l'un des services écosystémiques les plus répandus au monde. Selon le programme de recherche européen, Alarm¹, mené de 2004 à 2009 pour évaluer les risques encourus par la biodiversité terrestre et aquatique en Europe, la pollinisation représenterait près de 153 milliards d'euros soit 9,5% de la valeur de production agricole mondiale. Les cultures dépendant des pollinisateurs, quant à elles, constituent près de 35% en tonnes de la production mondiale de nourriture.

Dans le même temps, d'autres insectes s'attaquent eux directement aux récoltes (directement aux champs, soit pendant le stockage) ou transmettent des maladies (virus, bactéries,...). Par exemple, Pimentel et al. [2005] évaluent les pertes liées aux insectes invasifs aux Etats-Unis (perte directe et coût de la lutte) à près de 20 milliards de dollars. Les ravageurs peuvent impacter toutes les parties de la plante : les feuilles, les tiges, les racines, les fleurs ou les fruits.... Les dégâts peuvent être tout autant quantitatifs que qualitatifs et se mesurent en unité absolue (poids, unité financière...) ou relative (en % de production par exemple).

Heureusement, les hommes, mais les plantes aussi, ont réussi à limiter ces pertes. Ainsi, l'intervention de l'homme dans ces interactions, a permis de développer de nombreuses méthodes lutte : la lutte chimique, mécanique, biologique ou encore intégrée. Quant aux plantes, elles possèdent également des systèmes de défenses complexes. Ces défenses

1. <http://www.alarmproject.net>

peuvent être soit mécaniques, basés sur des structures particulières (comme les épines ou les trichomes); soit chimiques par l'intermédiaire de composés toxiques et peuvent repousser les insectes ou faire appel à des niveaux trophiques supérieures (prédateurs ou parasitoïdes des ravageurs).

Si les défenses des plantes, notamment celles liées à la résistance, sont étudiées depuis longtemps, il existe certaines défenses, comme la capacité d'une plante à diminuer les pertes induites par les insectes herbivores, qui, elles, sont peu utilisées. En effet, toutes les plantes ne réagissent pas toutes de la même manière à une attaque d'herbivore. Par exemple, la ravenelle ne peut subir que 25% de pertes avant de voir sa production de graines diminuer [Strauss and Agrawal, 1999]. Au contraire, l'abutylon d'Avincenne peut supporter jusqu'à 75 % de pertes sans que cela ne se répercute à sa production [Agrawal, 2000]. Cette capacité à diminuer l'impact d'un ravageur est appelée tolérance et est fortement liée à un phénomène dit de compensation qui permet à la plante de répondre positivement (en terme de biomasse ou de reproduction) à la présence des ravageurs. Par exemple, une plante pourra compenser la présence des ravageurs en augmentant sa capacité photosynthétique [Thomson et al., 2003], ou sa reproduction, ou en levant la dormance de ses bourgeons [Trumble et al., 1993]. Néanmoins, la tolérance et la compensation sont des processus particulièrement complexes pouvant varier selon l'échelle, l'espèce, et les processus considérés. Elles peuvent par exemple aboutir à des situations de sous-compensation où la plante attaquée produit moins qu'une plante saine, de compensation pleine où la plante attaquée produit autant qu'une plante saine ou de sur-compensation où la plante attaquée produit plus qu'une plante saine (que ce soit en terme de biomasse et/ou de reproduction). Cependant, les processus qui mènent à la sur-compensation sont complexes et peuvent dépendre du contexte environnemental, du niveau d'infestation, etc... On notera également, que la compensation a été plus particulièrement étudiée dans le cas des grands Herbivores [McNaughton, 1983, Paige and Whitham, 1986].

1.1 Objectifs de cette thèse

Dans cette thèse, nous nous intéresserons aux mécanismes de défenses de la plante contre les insectes, et plus particulièrement au processus de compensation. L'objectif principal est d'essayer de déterminer quelles sont les conditions nécessaires pour obtenir une compensation, et surtout une sur-compensation chez une plante. Pour cela, nous avons considéré trois approches différentes mais complémentaires : la modélisation mathématique, la modélisation informatique et l'expérimentation. A l'aide de ces trois

approches, nous tenterons d'atteindre plusieurs objectifs : modéliser à l'aide d'un modèle théorique les interactions plantes-insectes et étudier les conditions qui permettent l'émergence de la compensation ; mettre en évidence la compensation sur un exemple biologique, d'importance économique pour de nombreux pays, tomate-*Tuta absoluta* ; et enfin, étudier les conditions nécessaires à la compensation à l'aide d'une représentation détaillée de la plante et de ses interactions avec un ravageur, via une plateforme de simulations.

Il existe une foule d'études expérimentales ou d'observations sur les interactions plantes-insectes sur des couples plantes-insectes variés. Certaines mettent en évidence des relations antagonistes entre plante et insecte tandis que d'autres s'attachent aux aspects mutualistes. Par exemple, [Oerke \[2006\]](#) recense les pertes subies par six espèces de plantes cultivées (blé, maïs, riz, pomme de terre, soja et coton) sur la période de 2001 à 2003. D'autres auteurs se sont concentrés sur un couple en particulier afin de mettre en évidence les effets antagonistes de leur relation [[Ashfaq et al., 2006](#), [Desneux et al., 2010, 2011](#), [Talekar and Shelton, 1993](#)]. D'autres auteurs se sont concentrés à différentes formes de mutualisme : la pollinisation [Lautenbach et al. \[2012\]](#), la dispersion ou la protection [[Beattie, 1985](#), [Lengyel et al., 2010](#)] et enfin, des études ont également été menées sur la tolérance et la compensations au travers d'exemples biologiques variés [[Agrawal, 2000](#), [Poveda et al., 2010](#), [Strauss and Agrawal, 1999](#), [Thomson et al., 2003](#), [Trumble et al., 1993](#)].

L'approche expérimentale n'est pas la seule voie dans l'étude des interactions plantes-insectes. La modélisation est un outil déjà largement utilisé dans le domaine de l'agronomie ou de l'écologie. En agriculture par exemple, la modélisation peut fournir des informations quantitatives sur la période de culture, l'irrigation, la fertilisation, la lutte contre les ravageurs, et le climat [[Marcelis et al., 1998](#)]. La modélisation a également été utilisée pour étudier la compensation chez les mammifères herbivores, via l'Hypothèse d'Optimisation par Herbivorie, plus connue sous l'acronyme HOH [[de Mazancourt et al., 1999](#), [Dyer et al., 1986](#), [Hilbert et al., 1981](#)]. Enfin, la modélisation a également permis de représenter le développement et le fonctionnement de plantes particulières en fonction de paramètres dont dépendent les rendements [[Brisson et al., 1998](#), [Grossman and Dejong, 1994](#), [Heuvelink, 1999](#)]. La modélisation doit surtout permettre de (1) simplifier la description des processus biologiques intervenant dans la dynamique d'un système, (2) quantifier et comprendre chacun de ces processus, de (3) tester des hypothèses difficilement vérifiables sur le terrain, (4) d'étudier de grands systèmes faisant intervenir de très nombreux processus, difficile à appréhender dans leur ensemble. Ainsi, la modélisation est également un outil qui permet de (5) généraliser et de (6) faire des analogies entre systèmes ou entre données expérimentales et théories. Enfin, elle peut aider à (7) prévoir

les conséquences de scénarii ou l'évolution à long ou moyen terme d'un système. Il existe ainsi de multiples approches qui diffèrent en objectifs et en niveaux de complexité (déterministes ou probabilistes, qualitatifs ou quantitatifs). Si plantes et insectes, pris séparément, ont été largement étudiés d'un point de vue de la modélisation, ce n'est pas vraiment le cas en ce qui concerne leurs interactions.

Le but premier de cette thèse est donc d'offrir trois visions différentes et complémentaires de la compensation dans le cadre de l'interaction entre plantes et insectes. Pour cela, elle débute par un état de l'art sur la biologie des deux protagonistes entrant ici en jeu : la plante, l'insecte et de leur interactions (antagoniste et mutualiste). Dans le chapitre 2, on présente un état des connaissances en ce qui concerne les processus essentiels à la croissance d'une plante, la biologie (et l'écologie) des insectes, ravageurs de cultures. On présente également les relations antagonistes et mutualistes qui existent entre les plantes et les insectes. Dans le chapitre suivant (Chapitre 3), on présente un panorama des différents modèles, des plus simples aux plus complexes, développés pour la croissance des plantes (et des cultures), et pour étudier la dynamique des populations insectes. Nous présentons également les très rares modèles concernant les interactions plantes-insectes.

Le coeur de la thèse s'articule par la suite autour d'une notion centrale qui est la tolérance des plantes aux insectes et plus particulièrement l'idée de compensation (végétative ou reproductive). Cette notion est présentée sous trois formes différentes apportant chacune son éclairage propre. Dans le Chapitre 4, tout d'abord, nous considérons un modèle mathématique générique, prenant en compte différentes réponses de la plantes aux attaques. Nous réalisons ensuite une étude qui permet de mettre en évidence l'existence de paramètres seuils, dépendant des paramètres du modèle, qui permettent ou non l'existence voire la co-existence de différents équilibres de compensation, dont l'équilibre de sur-compensation quand l'infestation initiale n'est pas trop importante. Dans le Chapitre 5, nous passons à une phase expérimentale afin de vérifier la réalité biologique des résultats mis en avant dans les modèles mathématiques. Pour cela, nous avons considéré un couple plantes-insectes particulier, Tomate et *Tuta absoluta*, pour lequel le phénomène de compensation avait déjà été observé [Cely et al., 2010]. Cette étude expérimentale a été réalisée pendant l'été 2013, en serre hydroponique, à Sophia Agrobiotech. Elle a permis de mettre en évidence des tendances à la compensation, mais sans véritables résultats significatifs. Cette expérience a été particulièrement complexe à réaliser et montre à quel point la modélisation et la simulation InSilico est extrêmement utile dans l'étude des interactions plantes-insectes. Enfin, dans le Chapitre 6, nous considérons un modèle informatique, développé sur la plateforme de modélisation GroImp. Cette partie offre un cadre de modélisation différent permettant une représentation plus réaliste du (des) plant(s) de tomates et de l'impact de *T. absoluta* tout en reprenant les idées

présentées dans les modèles mathématiques du chapitre 4. En effet, cette représentation plus réaliste de la plante permet de prendre en compte des processus éco-physiologiques tels que l'interception de la lumière, la photosynthèse brute et la respiration et donc de modéliser plus précisément l'impact des ravageurs. Grâce au modèle informatique, nous avons pu tester différentes stratégies de défense de la plante (sans défense, plante résistante, plante tolérante, plante tolérante et résistante) dans des situations variées (attaque tardive ou précoce, attaque sur le tiers supérieur ou inférieur de la plante). Nous retrouvons par comparaison, les mêmes idées que celles mises en avant par la modélisation du chapitre 4 à savoir que la stratégie mêlant résistance et tolérance offre les meilleurs scénarios pour la plante. La thèse s'achève sur une discussion générale des différents chapitres ainsi qu'une mise en perspective des travaux effectués.

Chapitre 2

Biologie des plantes, insectes et de leurs interactions

Les relations plantes-insectes ont toujours été à double tranchant. D'un côté de nombreux végétaux ne pourraient survivre sans la présence de leurs insectes pollinisateurs. De l'autre, une part non négligeable des récoltes est directement consommée par les insectes que cela soit au champs ou lors de leur stockage. Depuis toujours, les hommes se sont donc tout naturellement penchés sur ces relations afin de les comprendre mais aussi de les modifier, surtout depuis quelques années. En effet, avec pour objectif de nourrir plus de neuf milliards d'individus sur une planète qui de toute évidence a des limites de production, il est nécessaire de réduire au maximum les pertes subies afin d'améliorer les rendements finaux. Pour cela, l'homme a mis en place des méthodes de lutte diversifiée qui modifie ces interactions plantes-insectes : lutte chimique, mécanique, biologique ou encore intégrée. Afin d'optimiser ces méthodes et prédire leur impacts sur les interactions plantes-insectes, il est nécessaire de cerner au plus près ces relations plantes-insectes.

Cependant, comprendre ces interactions est loin d'être trivial. Chacun des deux protagonistes, plante comme insecte, est un groupe extrêmement riche. Les plantes sont soumises à de multiples pressions de sélection liées à leurs prédateurs mais aussi à des contraintes fortes de l'environnement. Les insectes eux, sont issues d'une longue évolution ayant conduit à l'apparition de plus de trente ordres différents ayant tous leurs caractéristiques propres. Dans ce chapitre, nous nous efforçons de fournir un portrait simple mais fidèle de ce que peuvent être une plante ou un insecte. Puis, nous évoquerons la multiplicité de leur interactions en les abordant sous deux thèmes différents : les relations antagonistes et les relations mutualistes en détaillant les spécificités de chacune.

2.1 L'objet Plante

Les végétaux sont des organismes photoautotrophes, c'est à dire les producteurs primaires des chaînes alimentaires (à l'exception des plantes parasites et des plantes carnivores). Ils sont capables de capturer l'énergie solaire sous forme de photons et la transformer en carbohydrates, des composés de matière organique. Ce phénomène est appelé photosynthèse. La matière organique ainsi créée peut être allouée à différents compartiments de la plante et être utilisée dans le cadre de la croissance (principalement par la respiration), dans la reproduction, ou être stockée. Cependant, elle peut également être détournée par des consommateurs secondaires tels que les insectes phytophages.

Les plantes sont un groupe très diversifié, présentant de multiples formes et taille. Néanmoins, elles partagent toutes la même organisation de base dont les parties principales sont les feuilles où se déroule la photosynthèse, les tiges ou branches qui servent de support et les racines qui ancrent la plante au sol et permettent l'acquisition d'eau et de nutriments. Lors de la phase reproductive, de nouveaux organes apparaissent : les fleurs, les fruits mais aussi les organes de réserves. Cette organisation ainsi que les principaux mécanismes ayant lieu dans une plante sont représentés dans la figure 2.1. Il s'agit d'un schéma simplifié d'une plante où sont représentées les zone de photosynthèse (zone de production) et de respiration, les zones de stockage et de croissance, et les flux de matière sous la forme de sève brute et élaborée. Chacun de ces processus sera abordé dans cette section.

Les informations présentées dans cette section proviennent principalement des ouvrages de [Heller et al. \[1998, 2000\]](#).

2.1.1 L'eau dans la plante

Une plante est constituée d'eau à 80 à 90% de sa masse. Cette eau circule en permanence au sein du végétal transportant des éléments nutritifs, des phytohormones, des composés de défenses... L'acquisition d'eau et son mouvement dans les plantes sont des processus complexes. La concentration en CO_2 est perpétuellement en opposition avec la concentration en eau des tissus. En effet, au vu de la relative sécheresse de l'atmosphère, l'entrée du dioxyde de carbone au niveau des feuilles induit une perte en eau. Ce phénomène est appelé transpiration. La transpiration s'effectue en fonction du gradient de vapeur d'eau présent entre l'espace intercellulaire des feuilles et l'atmosphère. Outre ce gradient, la perte en eau est également contrôlée par les stomates, des pores sur la surface des feuilles. Le reste de la surface d'une plante est habituellement protégé par une couche de cires plus ou moins épaisses selon les espèces. Il existe un contrôle important de l'ouverture

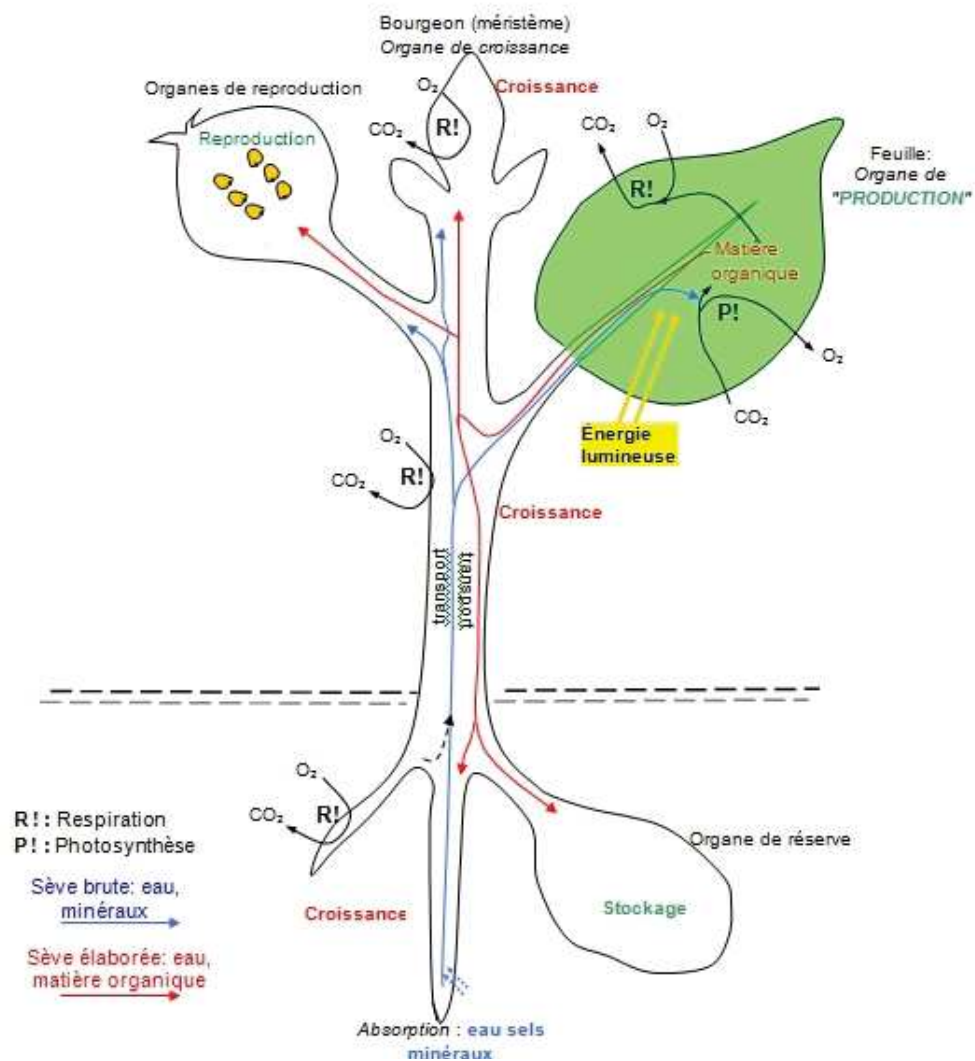


FIGURE 2.1: Schéma de fonctionnement d'une plante

des stomates permettant de maximiser l'apport en CO_2 et minimiser la perte en eau. Ces contrôles seront détaillés dans la section sur la photosynthèse.

Cette transpiration est également l'un des moteurs du mouvement d'eau dans la plante. Il existe en fait, deux forces motrices pour l'eau dans la plante : les forces osmotiques et les forces matricielles. Les forces osmotiques sont générées par la différence de concentration entre les solutions (par exemple entre la solution du sol et celle présente dans les cellules racinaires). Les forces matricielles, elles, sont issues de la tension superficielle qui naît de la transpiration et des liaisons hydrogène de l'eau. Dans la plante, ce sont les forces osmotiques qui permettent l'entrée de l'eau dans la racine alors que les forces matricielles permettent la remontée passive de l'eau malgré la gravité. Il existe en fait trois voies de passage pour l'eau au travers des cellules végétales.

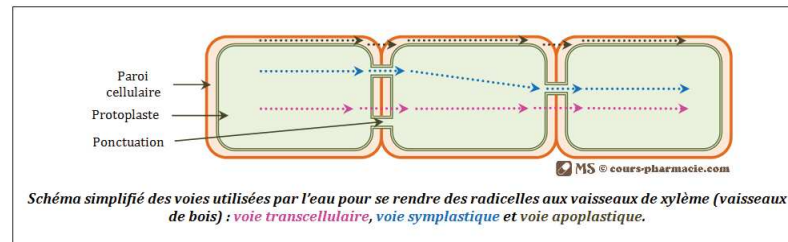
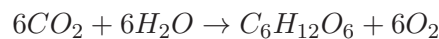


FIGURE 2.2: Les trois différents voies de passage de l'eau dans les cellules - Source : MS ©cours-pharmacie.com

La voie apoplastique passe par les parois végétales, la voie symplastique passe par le cytoplasme et les ponctuations et la voie transcellulaire qui utilise également le cytoplasme mais qui passe d'une cellule à l'autre en traversant les parois.

2.1.2 La photosynthèse

La transformation de l'énergie solaire en énergie chimique utilisable par la plante est appelée "photosynthèse" et s'écrit souvent sous la forme de l'équation :



Malgré le caractère globale de cette équation, la photosynthèse se décompose en fait en deux étapes distinctes : la phase dite claire car dépendante de la lumière et la phase sombre qui ne nécessite pas de lumière pour sa réalisation. Le but de la phase claire ou phase photochimique est de capter l'énergie lumineuse grâce à l'excitation des complexes moléculaires situés au niveau de la membrane thylakoïdienne des chloroplastes (PSI et PSII) et de la transmettre le long d'une chaîne d'électrons jusqu'à la formation d'une énergie mécanique sous la forme d'ATP (Adénosine TriPhosphate) et de NADPH (nicotinamide adénine dinucléotide phosphate) (pour plus de détails voir le focus 1). La figure 2.3 permet de situer cette phase claire de la photosynthèse dans une cellule végétale à différentes échelle. L'eau, grâce à sa photolyse en oxygène, est l'élément fournisseur d'électrons et en protons de cette phase claire. De nombreux facteurs apparaissent donc comme limitant en ce qui concerne la photosynthèse : la quantité de lumière, la quantité de CO_2 , la quantité d'eau, mais aussi la quantité de pigments chlorophylliens et leur type.

Quoi que toute partie contenant des chloroplastes (voir figure 2.3) et donc de la chlorophylle (pigment permettant de capter l'énergie lumineuse) est théoriquement apte à réaliser cette phase claire de la photosynthèse, les organes spécialisés de ce processus sont les feuilles. Leur structure et leur positionnement permettent une interception optimale de la lumière par les chloroplastes. La phase claire de la photosynthèse est donc

principalement fonction de la surface foliaire ayant un pouvoir photosynthétique et donc de l'interception lumineuse mais aussi de l'efficacité de transformation de cette lumière en énergie chimique [Heller et al., 1998].

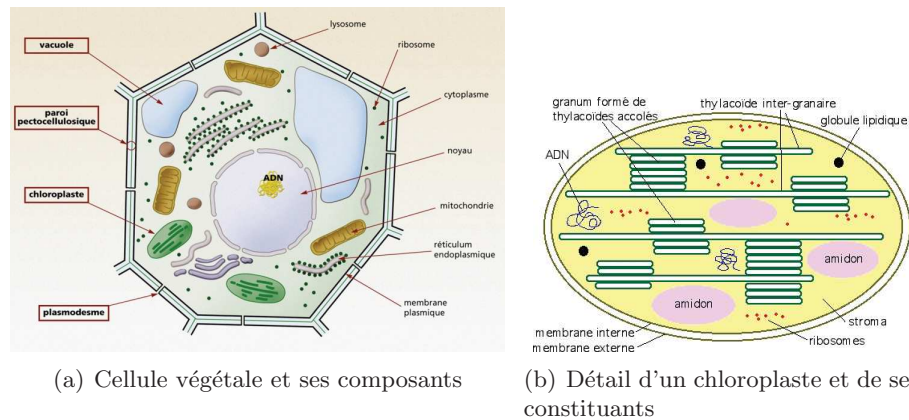


FIGURE 2.3: Cellule végétale chlorophyllienne et détail d'un chloroplaste - Source : Gnis

La seconde phase dite phase sombre correspond à l'assimilation du CO_2 et sa transformation en sucres utilisables par la plante grâce à l'ATP. Cette assimilation repose à la fois sur le fonctionnement de la Rubisco, une enzyme et sur le cycle de Calvin qui permet la génération de sucres (pour plus de détails voir le focus 1). Les substrats principaux de la Rubisco sont le CO_2 mais aussi le ribulose tri-phosphate (RuBP) qui permet la fixation du carbone atmosphérique. Cependant, le RuBP est aussi à l'origine d'un second processus appelé photorespiration. Ce processus se produit grâce à l'activité oxydase de la Rubisco. Cependant, il induit grâce à une consommation d'oxygène, une perte de carbone et donc une diminution de la production de la photosynthèse. Le passage entre l'activité oxydase et carboxylase d'une plante dépend en grande partie de la concentration en oxygène et en dioxyde de carbone. C'est pourquoi il existe trois différents types de plantes qui régulent de manière différente ce ratio. Pour les plantes en C_3 qui sont les plus répandues en milieux tempérés, le contrôle de ce ratio s'effectue principalement par le biais de la température. Dans le cas des plantes en C_4 , qui vivent en milieux perturbés (sols salés...) ou en milieux tropicaux, la concentration en CO_2 est maintenue élevée grâce à l'intervention d'une molécule intermédiaire à quatre carbones appelée malate. C'est cette molécule qui est à l'origine du pyruvate utilisé dans le cycle de Calvin. Enfin, les plantes à métabolisme acide crassulacéen ou CAM (Crassulacean acid metabolism), qui peuplent les milieux arides, ont le même cycle que les plantes en C_4 mais assimilent le dioxyde de carbone la nuit afin de se préserver d'une transpiration trop importante. Ainsi, la Rubisco lors de son fonctionnement, est au contact d'une haute concentration en dioxyde de carbone, ce qui annihile la photorespiration.

Focus 1 (Les chaînes métaboliques de la photosynthèse).

La photosynthèse et la respiration sont les deux phénomènes clés du métabolisme des plantes. Ces deux phénomènes dont les équations condensées restent globalement simples, regroupent en fait de nombreuses chaînes métaboliques complexes.

La chaîne photosynthétique

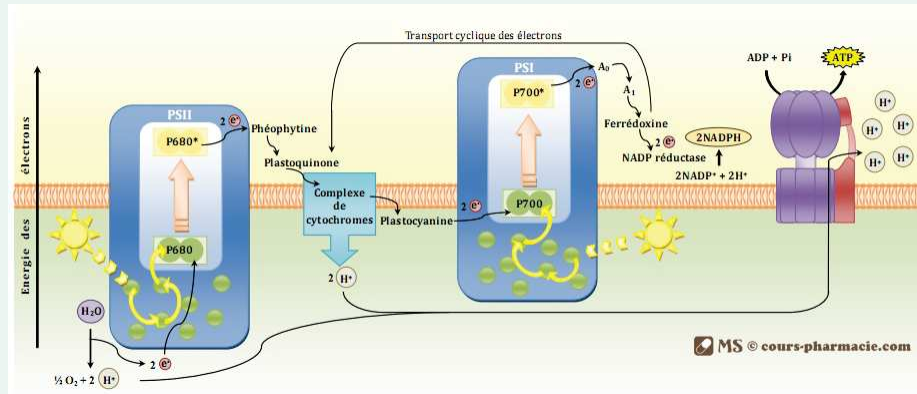


FIGURE 2.4: Mécanismes de la phase photochimique de la photosynthèse - Source : MS ©cours-pharmacie.com

L'interception lumineuse se fait au niveau de complexes moléculaires appelés photosystèmes. Ils sont constitués d'une antenne réceptrice et un centre réactionnel. L'antenne permet de capter l'énergie lumineuse par divers types de pigments : deux types de chlorophylle a et b et des caroténoïdes. Le centre réactionnel lui permet à ces pigments de céder l'énergie lumineuse à des accepteurs d'électrons. La seule chose différenciant les deux photosystèmes sont les longueurs d'ondes captées. Le complexe de cytochromes permet quant à lui la création d'un gradient de protons qui interviendra dans l'ATP synthétase pour la production d'ATP.

Le cycle de Calvin de la photosynthèse

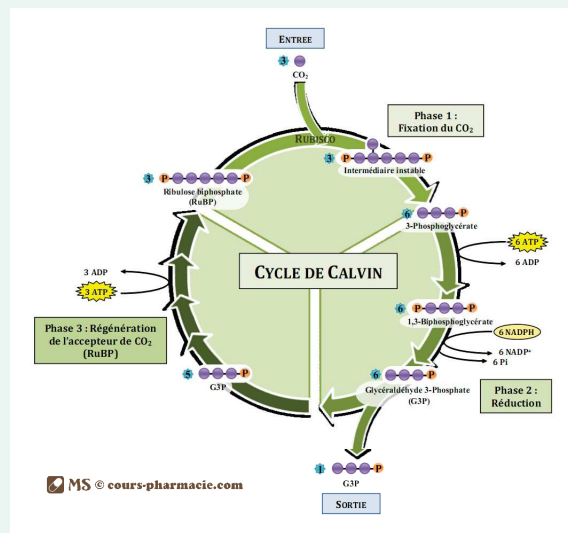


FIGURE 2.5: Cycle de Calvin ou l'incorporation du CO₂ - Source : MS ©cours-pharmacie.com

Le cycle de Calvin permet la fixation du CO₂ par le biais de la Rubisco (Ribulose Biphosphate Carboxylase Oxygénase) à une molécule à 5 carbones. La molécule ainsi créée va ensuite être phosphorylé par de l'ATP puis réduite par du NADPH (pouvoir réducteur des plantes). Enfin, l'accepteur du CO₂ sera régénéré afin de boucler le cycle.

2.1.3 La répartition des assimilats

Une fois ces assimilats créés par la photosynthèse au niveau des feuilles, ils sont répartis dans le reste de la plante. Cette répartition repose sur deux facteurs : l'allocation et la distribution.

L'allocation définit le devenir en terme de métabolisme des assimilats produits. Par exemple, ils peuvent être utilisés soit directement par les feuilles ou pour la maintenance de la plante en général, soit pour être stockés de manière plus ou moins définitive, soit ils peuvent être distribués au reste des organes pour être consommés. Ainsi, si une feuille active photosynthétiquement et sans stresses biotiques ou abiotiques, met en circulation près de la moitié du carbone assimilé [Hopkins and Evrard, 2003], elle conserve des besoins métaboliques propres nécessaire au maintien de l'appareil photosynthétique. De plus, lorsque la feuille n'a pas encore atteint sa maturité, elle conserve la plupart des assimilats pour sa propre croissance. Néanmoins, le pourcentage d'exportations d'une feuille augmente en fonction de son âge. La mise en réserve des assimilats s'effectue de manière presque automatique par les plantes afin de résoudre un paradoxe lié à la photosynthèse. En effet, la photosynthèse s'effectue globalement dans la journée (ou du moins, la phase claire de la photosynthèse). Or l'approvisionnement en sucres de la plante doit être continu. Cela entraîne donc une mise en réserve sous forme d'amidon ou de saccharose d'une partie des assimilats créés le jour. Ces réserves sont la plupart du temps éphémères et sont consommés au fil de la nuit. Cette mise en réserve permet également d'éviter le ralentissement de la photosynthèse lié à la saturation en sucres photosynthétiquement produits.

La distribution des assimilats exportés par les feuilles se fait selon un ordre hiérarchique reposant sur trois critères : l'état des connexions entre la source et le puits, l'éloignement entre les deux organes et enfin, la force-puits. Il est possible de séparer les organes d'une plante en deux catégories : les sources, productrices de matière et d'énergie et les puits, demandeurs de ressources. A l'état végétatif, il existe de nombreux puits : les méristèmes, les feuilles en voie de développement à l'apex des tiges, les racines et les tissus non photosynthétiques. Au moment de la reproduction, se rajoutent les fleurs, les fruits et les semences. Tous ces puits sont en constante compétition. C'est cette compétition sur la base des trois critères qui détermine donc la distribution. Les deux premiers critères (l'état des connexions et l'éloignement) sont principalement lié à la circulation des éléments essentiels à la croissance dans la plante. Celle-ci suit des règles très précises au sein du végétal. Par exemple, la sève brute dans le xylème, ne contenant principalement que de l'eau et des minéraux, remonte par les racines grâce aux phénomènes d'osmose et de succion, traverse le végétal et est évacuée par les feuilles et plus particulièrement par les stomates alors que la sève élaborée, dans le phloème se déplace latéralement et

verticalement, transportant principalement les sucres nécessaires aux différents organes. Le mouvement de la sève élaborée se fait au travers de cellules spécialisées appelées tubes criblés. Les tubes criblés sont des cellules vides sans noyau, sans organites, dotées uniquement de leurs parois. Elles sont accolées à des cellules dites compagnes qui permettent le 'chargement' du phloème, c'est à dire l'apport de saccharose et de nutriments dans les tubes criblés. Cet apport de solutés induit une baisse du potentiel hydrique qui attire l'eau des vaisseaux de xylème attendant. L'augmentation locale de la pression hydrostatique autorise le mouvement descendant du phloème dans les tubes criblés.

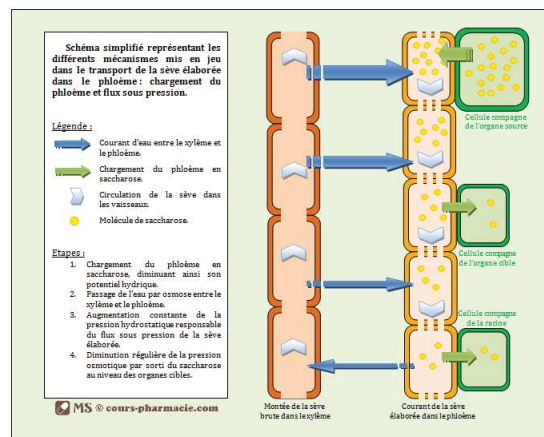
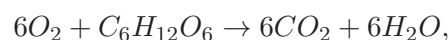


FIGURE 2.6: L'élaboration du mouvement du phloème dans les tubes criblés - Source : MS ©cours-pharmacie.com

Le dernier critère de distribution d'assimilats est la force-puits qui se définit par la capacité d'un organe à absorber les métabolites. Cette force puits se calcule en fonction de la taille (masse) de l'organe puits considéré ainsi que de son activité (vitesse d'absorption) [Hopkins and Evrard, 2003]. Si la distance entre la source et le puits est une notion importante, celle de la force-puits semblent l'être tout autant voire même plus. Cependant, limiter les critères de distribution à la seule force des puits semble simpliste. La distribution des assimilats reste un processus complexe et fortement intégré.

2.1.4 La respiration

Après leur distribution, les assimilats produits vont être consommés par un phénomène que l'on retrouve aussi bien chez les animaux que chez les végétaux : la respiration. La respiration permet la production d'énergie brute sous forme d'ATP, énergie nécessaire au fonctionnement cellulaire, par la destruction des composés carbonés produits par la photosynthèse. Elle a lieu dans les mitochondries présentes dans toutes les cellules de la plante sans exception. La respiration peut se résumer par l'équation :



qui est l'inverse de l'équation de photosynthèse. La respiration est donc nécessaire à tout processus demandant de l'énergie : la croissance de la plante mais aussi le maintien de la biomasse déjà créée et le transfert d'ions dans la plante. La respiration de maintenance représente par exemple, 20 à 60 % des produits de photosynthèse par jour pour des espèces herbacées comme boisées [Heller et al., 1998]. Dans les feuilles photosynthétiques, donc "source", l'énergie nécessaire à la croissance des tissus provient exclusivement de la photosynthèse alors que dans les autres tissus dit "puits", la respiration est le seul fournisseur d'énergie pour la croissance. La respiration allouée au transfert d'ions représente la plus petite partie du phénomène.

La respiration mitochondriale se découpe en cinq grandes phases : la glycolyse qui permet la dégradation du glucose fournit par la photosynthèse en pyruvate, la transformation du pyruvate en acétyl-CoA, l'utilisation de cet acétyl-CoA au travers du cycle de Krebs qui permet de retrouver le pouvoir réducteur des coenzymes de la plante, et la création d'un flux de protons qui permet la formation d'ATP par le fonctionnement d'une ATP synthétase (pour plus de détails voir le focus 2).

Focus 2 (Les chaînes métaboliques de la respiration).

La photosynthèse et la respiration sont les deux phénomènes clés du métabolisme des plantes. Ces deux phénomènes dont les équations condensées restent globalement simples, regroupent en fait de nombreuses chaînes métaboliques complexes.

Le cycle de Krebs

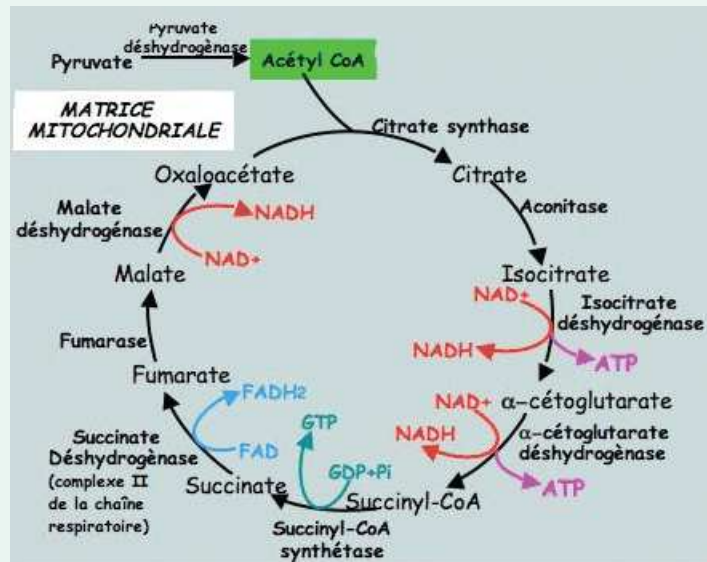


FIGURE 2.7: Cycle de Krebs ou la reconstruction du pouvoir réducteur - Source : J-PH Boseret

Le cycle de Krebs a pour but de produire les intermédiaires énergétiques qui serviront à la production d'ATP par la chaîne respiratoire. Il s'agit de l'étape finale du catabolisme.

La chaîne respiratoire mitochondriale

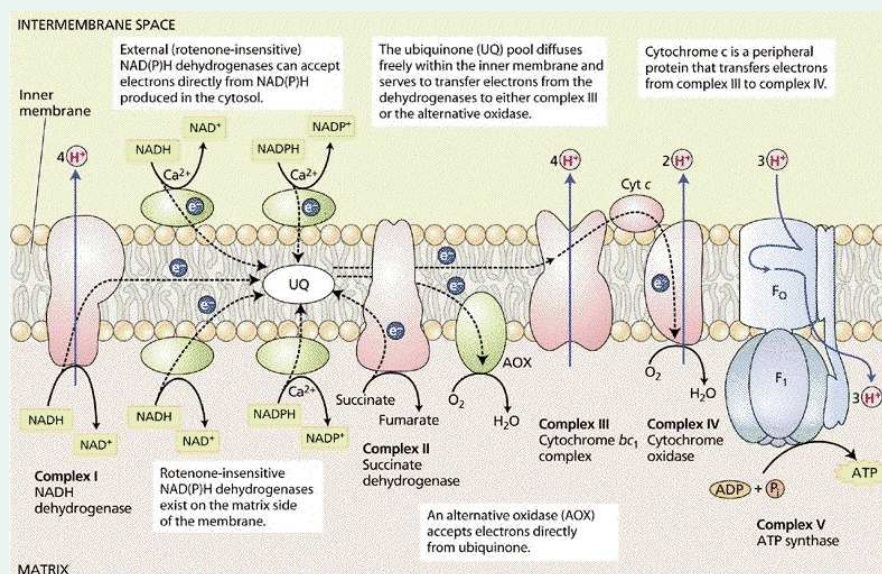


FIGURE 2.8: Chaîne d'électrons de la membrane mitochondriale - Source : E. Jaspard

La chaîne respiratoire ré-oxyde les composés fournis par le cycle de Krebs. Cette ré-oxydation s'accompagne de la production d'un gradient de protons qui va comme dans la photosynthèse permettre la création d'ATP par l'ATP synthétase.

2.1.5 La croissance et le développement des plantes

Les plantes partagent toute le même cycle de développement : graine, phase végétative, phase reproductive. L'organogenèse couplé à l'élongation et la mutiplication cellulaire est le principal facteur de croissance chez les plantes. Il dépend en fait de deux phénomènes distincts : la mérése ou multiplication cellulaire et l'auxèse ou élongation des cellules nouvellement produites. Tous deux dépendent fortement des hormones végétales telles que l'auxine, la cytokinine ou la gybbérelline. L'organogenèse ne s'effectue pas au hasard dans le végétal. En effet, la plupart des cellules sont spécialisées et ne peuvent plus se multiplier pour donner naissance à de nouveaux organes. Les seules cellules ayant gardé cette spécificité sont les cellules méristématiques (totipotentes) qui se situent dans les apex aériens (apical et latéraux) ou dans les racines. Lorsque la multiplication cellulaire prend place dans un bourgeon latéral, on parle de ramification. Ces rameaux et leur disposition vont déterminer la forme de la plante, son architecture. L'architecture d'une plante correspond à la description des différents organes d'une plante et à leur connexion physique (succession, ramification...). Pour sa description, la plante est découpée en phytomère, c'est à dire en modules d'organisation souvent composés d'un noeud et d'un entrenoeuds, pouvant porter d'autres organes tels que les feuilles ou d'autre phytomères. La géométrie d'une plante décrit quant à elle la forme, la taille, l'orientation et la localisation de chacun de ces phytomères. L'architecture et la géométrie des plantes sont des processus plastiques pouvant être soumis à des modifications liées aux interventions de l'homme, aux modifications de l'environnement, à la compétition entre plantes...(Fig.2.9).

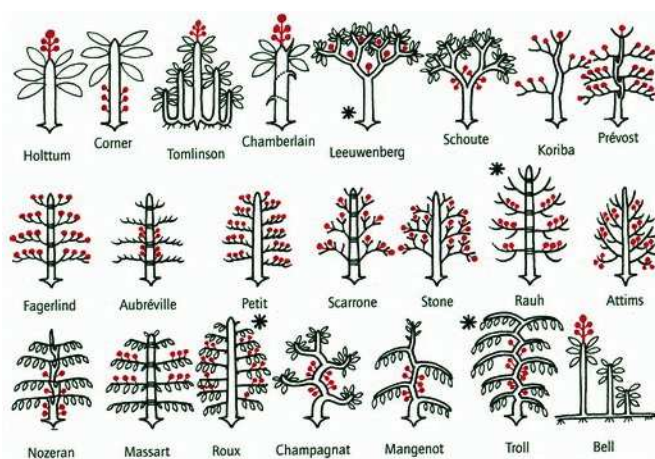


FIGURE 2.9: Les 22 modèles architecturaux des arbres, selon Francis Hallé. Les inflorescences sont en rouge et les types les plus courants sont marqués d'une astérisque - Source : Paul-Robert TAKACS

Il existe également une croissance dite secondaire qui s'effectue par dédifférenciation des cellules (c'est le cas de la création de tissus secondaires du bois, par exemple) et qui

constitue un épaississement des tissus déjà en place.

2.1.6 La reproduction chez les plantes

La reproduction des plantes est un phénomène complexe qui peut se traduire de manière différentes selon les espèces. Les végétaux sont en effet capables de se multiplier par reproduction asexuée c'est à dire par clonage. Cela peut s'effectuer soit par marcottage, une partie aérienne de la plante s'enterrant pour redonner un nouvel individu (branches chez le cyprès de Leyland par exemple ou stolon du fraisier), soit par multiplication souterraine (création de bulbes ou de rhizomes), soit par rejet à la base de la plante (formation de drageons), soit par keikis sur les plantes comme les orchidées ou encore par bulbilles.

La reproduction sexuée, elle, différencie deux catégories de plantes : les angiospermes ou plantes à fleurs et les gymnospermes où les ovules sont nus c'est à dire sans fleurs mais protégés par un cône (chez les conifères par exemple) ou à l'aisselle des feuilles comme chez le ginkgo biloba. Il faut aussi différencier les espèces monoïque, c'est à dire portant des organes mâles et femelles sur la même plante ou les espèces dioïques c'est à dire ne portant qu'un seul type d'organe sexuel par plante. La reproduction peut être croisée (faisant intervenir au minimum deux partenaires) ou en auto-fécondation. L'organe de la reproduction sexuée chez les angiospermes est la fleur. Cette dernière peut être extrêmement variée selon l'espèce de plante considérée. Elle est composée du périanthe avec la corolle de pétales et le calice de sépales, d'étamines avec des anthères et des filets (ce sont les organes mâles), de pistils composé d'un style et de stigmates qui surplombent les ovaires (organes femelles). Ces différents éléments sont représentés sur le schéma de décomposition d'une fleur (Figure 2.10).

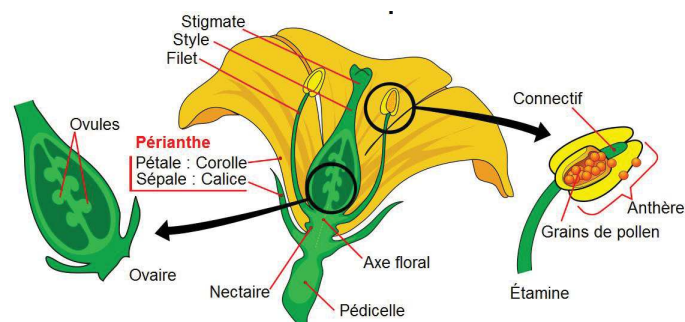


FIGURE 2.10: Décomposition d'une fleur - Source : M. Colin

La germination du grain de pollen sur le pistil puis sa rencontre avec les ovules entraîne la formation de graines. Les parois de l'ovaire se transforment alors en chair épaisse qui constitue le fruit. Lors de cette étape, de 1 à 30% de la production nette primaire sont alloués à la formation des fruits avec une moyenne à 10% [Heller et al., 2000]. L'allocation

dépend fondamentalement de l'espèce considérée mais aussi des conditions climatiques, de la présence ou non de pollinisateurs. Les plantes annuelles accordent généralement plus de ressources à leur reproduction que les plantes pérennes. Cependant, la part réelle d'allocation nécessaire à la reproduction n'est pas toujours facile à évaluer. En effet, dans de nombreux cas, l'inflorescence elle-même ou les feuilles associées produisent, grâce à la photosynthèse les éléments nécessaires à leur développement. C'est le cas par exemple pour les arbres dont les proches feuilles produisent 75% de la matière nécessaire à la reproduction mais aussi pour le blé dont la feuille la plus proche de l'épi fournit toute l'énergie nécessaire au remplissage des grains.

2.1.7 Les défenses des plantes

Puisqu'elles ne peuvent pas fuir physiquement, les plantes ont développé de nombreuses stratégies de défenses. Ces stratégies de défenses leur permettent d'éviter ou de limiter les impacts de stress biotiques comme abiotiques : stress hydrique, températures extrêmes, sol salé, insectes phytophages, mammifères pâturent, champignons, bactéries parasites... Les défenses peuvent être décrites en tant que défenses structurales (pubescence, présence d'épines, de cires...) ou défenses chimiques (émissions de composés volatiles, productions de protéines de défenses...); en tant que défenses constitutives (qui est présente tout le temps, même en cas d'absence d'herbivores) ou défenses induites (uniquement provoquée par la présence de ravageurs); en tant que défense directe (composés structuraux qui diminuent les performances et/ou les préférences des ravageurs) ou défense indirecte (composés volatiles dont le but est d'attirer un troisième niveau trophique sous la forme d'un prédateur/parasitoïde).

2.1.7.1 Les défenses structurales

La définition de la défense structurale a été donnée par Hanley et al. [2000] : *“tout trait morphologique ou anatomique qui confère un avantage à une plante en dissuadant directement les herbivores de se nourrir”*. Les défenses mécaniques ou structurales se traduisent par la production d'épines, de pilosité ou de renforcements des parois cellulaires [Fernandes, 1994, Hanley et al., 2000, Lucas et al., 2000] ou de substances ayant un impact négatif sur les insectes phytophages (cires, latex, résine, mucilage...) [Hanley et al., 2000]. Ce type de défense structurale est bien souvent constitutive mais de nombreux exemples prouvent qu'elles peuvent également être induites par la présence de ravageurs [Fox, 1981, Hanley et al., 2000, Rhoades, 1985]. Certaines de ces défenses (comme la production d'épines par exemple - voir Figure 2.11(b)) ont été plus étudiées sur des herbivores de type mammifères plutôt que sur les insectes phytophages. D'autres

comme la pubescence (voir Figure 2.11(a)) n'ont pas un impact identique selon le type d'insectes considéré : elle peut en effet favoriser certains insectes phytophages et nuire à d'autres. Enfin, les défenses structurales des plantes n'ont pas que des effets contre les insectes phytophages, elles peuvent aussi agir comme des barrières contre des stress abiotiques [Gutschick, 1999, Levin, 1973, Manetas, 2003]



(a) Trichomes sur des fleurs et des tiges de compagnon rouge (b) Branche d'*Acacia tortilis* avec ses épines

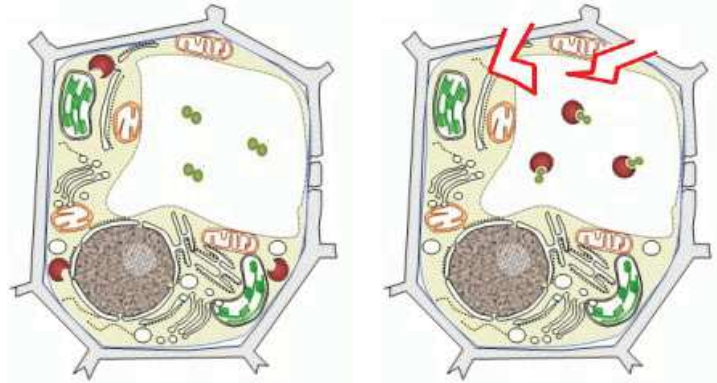
FIGURE 2.11: Deux types de défense structurale, la pubescence et la spinescence

2.1.7.2 Résistance chimique

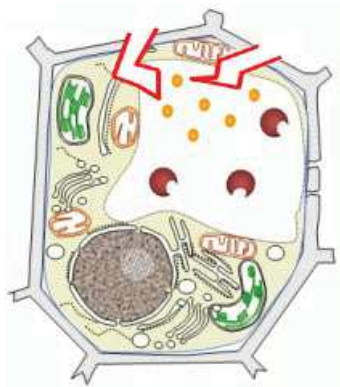
La résistance chimique repose sur l'utilisation de métabolites secondaires c'est à dire de composés, souvent des sous-produits de métabolites primaires, qui n'entrent pas en jeu dans le métabolisme primaire. Les végétaux produisent une très grande quantité de ces métabolites secondaires et donc ont de multiples possibilités en terme de défense chimique. Ces métabolites peuvent être de différentes classes : terpénoïdes, stéroïdes, alcaloïdes, glucosinolates, glycosides cyanogénique, phénols, etc...[Mithöfer and Boland, 2012]. Certains d'entre eux sont communs à toutes les espèces végétales tandis que d'autres sont spécifiques d'un genre ou d'une famille particulière. Le mode d'action exact de ces composés secondaires est souvent peu ou mal connu mais repose sur des processus tels que l'altération de membranes, l'inhibition du transport des nutriments ou des ions, inhibition des signaux de transduction, inhibition du métabolisme ou des contrôles hormonaux des processus physiologiques [Mithöfer and Boland, 2012]. La majorité des composés de résistance chimique est dangereuse pour les insectes mais également pour la plante elle-même. La plante a donc développé de multiples techniques afin de les produire pour sa défense tout en évitant de s'auto-empoisonner :

- stockage dans des zones à faible activité métabolique (apoplasme ou vacuole) de la molécule de défense inactive, séparément de son enzyme activatrice (voir Fig. 2.12) [Mithöfer and Boland, 2012],
- production dans des organes spécifiques (canaux résinifères par exemple) [Fernandes, 1994],

- réponse uniquement induite par la présence des ravageurs [Arimura et al., 2005, Stotz et al., 1999, ten Hoopen, 2002]
- émission de composés volatils induits par l’herbivorie (HIPVs) [Arimura et al., 2005, Dicke et al., 2003, Ferry et al., 2004, Sauvion et al., 2013]



(a) Avant l’attaque le composé est stocké sous forme inactive dans un compartiment séparé (ici la vacuole)
 (b) Lors de l’attaque les tissus sont brisés et les contenus cellulaires se mélangent. L’enzyme se fixe alors sur son substrat.



(c) Après réaction, le composé est activé et se retrouve dans le liquide cellulaire. L’enzyme retrouve elle son état initial.

FIGURE 2.12: Activation d’un composé organique inactif lors d’une attaque d’herbivorie. Le composé inactif est en vert, le composé actif en jaune et l’enzyme en rouge.

2.1.8 Récapitulatif de la section

Le fonctionnement d’une plante est un mécanisme complexe qui regroupe de nombreux processus différents. Nous n’en avons abordés ici que les grandes généralités, en mettant de côté les détails biochimiques ou génétiques afin d’en offrir une vision globale. Le tableau 2.1 regroupe les processus essentiels des plantes, détaillant leur rôle et la partie de la plante dans laquelle ils ont lieu. Dans ce travail de thèse, nous nous concentrerons

dans un premier temps sur la modélisation des processus de photosynthèse, respiration, et défenses (voir Chapitre 4).

Processus	Intérêt	Compartiment
Photosynthèse	Création de matière organique	Principalement feuilles (mais aussi tout organe chlorophyllien)
Respiration	Création d'énergie	Tous
Allocation de matière	Transport de la matière	Organes-puits (Fleurs, Fruits, Racines de stocks, Feuilles non photosynthétiquement active ou immatures)
Croissance	Création et extension d'organes	Apex (aérien et racinaire, apical comme latéral)
Reproduction	Multiplication et dispersion	Fleurs
Défenses	Protection de la matière	Organes spécialisés (épines, trichomes...), Tout organe soumis à une attaque

TABLE 2.1: Les différents processus de croissance de la plante, leur rôle et les compartiments concernés.

2.2 L'objet Insecte

La classe des insectes, découpée en de très nombreux ordres, représente près de la moitié des espèces vivantes recensées au monde et près des trois quarts de celle du monde animal [Sauvion et al., 2013]. Si un million d'espèces a déjà été décrites, il en resterait près de 30 millions encore inconnus, présents dans toutes les zones du globe et sous tous les climats.

C'est l'organisation du corps qui détermine l'appartenance d'un animal à la classe des insectes. Il doit comporter : une tête, porteuse des organes des sens (yeux et antennes classiquement) et de la nutrition (pièces buccales), d'un thorax où sont attachés les trois paires de pattes ainsi que les ailes et un abdomen qui contient les organes internes. Ce corps étant entièrement recouvert de chitine (ce qui constitue leur exosquelette), la respiration s'effectue par leur peau au travers de trachées ouvertes sur l'extérieur appelées des stigmates et disposées le long de l'abdomen. Si certains aspects de cette organisation tel que le nombre d'ailes peut être légèrement modifiés (chez les diptères par exemple, une paire d'ailes s'est atrophiée afin de créer ce qu'on appelle les balanciers), la présence des six pattes est obligatoire. C'est le critère essentiel de la détermination des insectes. Par exemple, les acariens qui sont souvent comparés aux insectes ont huit paires de pattes et sont donc des arachnides.

Les insectes sont une classe particulièrement riche, regroupant des cycles de vie, des reproductions, des type d'alimentation, de dispersion très différent. Au travers de cette section, nous tenterons de mettre en avant cette impressionnante diversité.

2.2.1 Les cycles de vie des insectes

La reproduction sexuée est le mode de reproduction le plus répandu chez les insectes. Ainsi, mâles et femelles se recherchent par le biais de phéromones sexuels et de parades nuptiales, et après l'accouplement, la ponte est constituée d'oeufs (bien qu'il existe des espèces ovovivipares ou vivipares). En ce qui concerne l'accouplement en lui même, le mâle introduit habituellement les spermatozoïdes dans les organes génitaux de la femelle. La punaise est un cas particulier où le mâle perce l'abdomen de la femelle déposant les spermatozoïdes dans la cavité abdominale et pas forcément dans les organes génitaux. Cependant, certaines espèces telles que les collemboles (qui ne sont plus considérés comme des "insectes vrais") peuvent se passer d'accouplement. Les mâles déposent leur semences dans des spermatophores dans le milieu, spermatophores que la femelle récupère par la suite.

Néanmoins, il existe également chez les insectes, des cas de reproduction non sexuée : c'est la parthénogenèse. Elle est connue chez les pucerons mais aussi chez les phasmes. Le cycle de développement des pucerons contient en fait les deux types de reproduction. Pendant le printemps et l'été, la reproduction est parthénogénétique. Ce type de reproduction permet une multiplication extrêmement rapide et un chevauchement très important des populations. Puis à l'automne, une reproduction sexuée se met en place afin de produire des oeufs qui passeront l'hiver [Fraval, 2006, Simon et al., 2002].

Dans le cadre d'insectes herbivores, après accouplement, la femelle recherche le site de ponte sur une plante hôte. De ce choix va dépendre la survie de la descendance car la plupart du temps les larves phytophages sont peu mobiles et ne quittent pas la plante sur laquelle elles sont apparues. Ainsi, la qualité nutritionnelle mais aussi la quantité de ressources accessible dépendent directement du choix fait par la femelle au moment de la ponte. Il existe différentes stratégies dans le choix de la plante hôte. Ce choix peut être basé sur l'hypothèse de "préférence-performance" [Thompson and Pellmyr, 1991], c'est à dire que les critères de préférence des femelles (nutrition et/ou refuge) correspondent à une amélioration de la performance des descendants. Cependant, ce n'est pas toujours le cas. Ainsi, certaines espèces favorisent non pas la descendance mais les adultes. Par exemple, la mouche mineuse *Chromatomyia nigra* qui n'a qu'une plante hôte pour son alimentation et sa reproduction, choisit le support de ponte dans le but d'améliorer la longévité et la fécondité des adultes. Cette stratégie lui permet de produire plus de

descendants [Scheirs et al., 2000]. D'autres stratégies peuvent également exister. Les femelles ayant des descendance très nombreuses ou peu de temps pour la recherche de sites de ponte peuvent favoriser des plantes hôtes de moindre qualité [Sauvion et al., 2013].

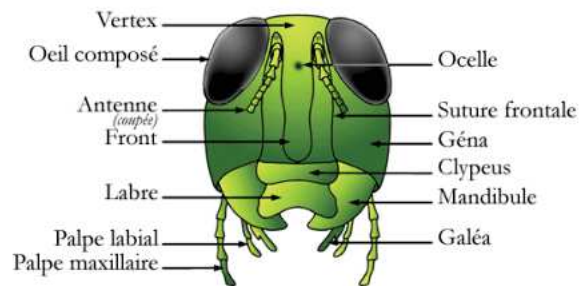
Le développement des insectes passe classiquement par plusieurs stades : l'oeuf, la larve, la nymphe et l'imago ou adulte. Il existe deux différentes modalités à ce développement : les hétérométaboles et les holométaboles. Les hétérométaboles sont des insectes dont les stades larvaires et adultes ont globalement le même fonctionnement (les pucerons par exemple) alors que les holométaboles ont un stade larvaire très différent de l'imago (les lépidoptères par exemple). Les larves d'holométaboles passent toutes par une métamorphose complète au cours d'un stade immobile appelé phase nymphale.

Dans le cas des insectes dépendant d'une plante hôte, ce cycle de vie peut être fortement adapté au cycle de vie de la plante. En effet, la phénologie des plantes a un impact important sur les périodes d'émergence des adultes (phase nymphale) mais aussi sur les périodes de reproduction [Sauvion et al., 2013]. La dépendance entre le cycle de vie de l'insecte et celui de sa plante hôte s'explique par plusieurs facteurs : la co-évolution des deux protagonistes, la stabilité de la ressource végétale et la capacité de dispersion des insectes. Cette synchronicité s'effectue par le biais d'un retard au développement appelé diapause. La diapause est un phénomène physiologique qui est caractérisé par une activité métabolique, une croissance et un développement ralentis accompagnés d'une résistance accrue aux facteurs extérieurs (température, humidité,...). La levée de la diapause passe par une cascade métabolique déclenchée par des variations de températures ou de photopériode [Peterson and Hamner, 1968, Sieber and Benz, 1980]. La mise en place d'une diapause permet par exemple le passage de la mauvaise saison où la ressource végétale est peu disponible. Ainsi, le carpocapse du pommier, *Cydia pomonella* entre en diapause en période hivernale.

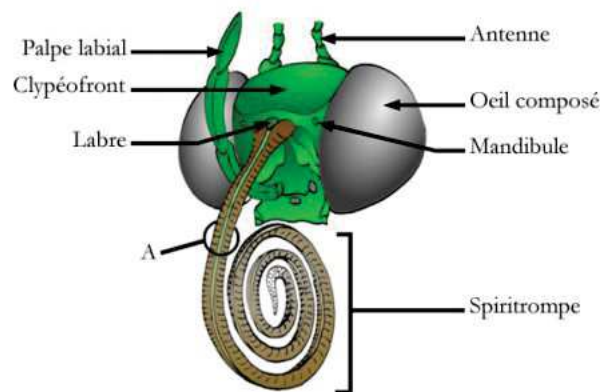
2.2.2 Les grands types d'alimentation chez les insectes

La classe des insectes regroupent des individus ayant des régimes alimentaires très variés. Certains se nourrissent d'autres insectes, de feuilles, d'autres de bois, de graines ou encore de fluides (sang, sève, nectar...). Ces différents régimes ont donné lieu à une évolution des pièces buccales des insectes. Par exemple, la larve d'un Lépidoptère aura une alimentation de type broyeur de feuilles alors que l'adulte est de type "sucur-lécheur". Les deux grands types principaux sont les broyeurs et les lécheurs (dont les pièces buccales sont représentées dans la figure 2.13) mais chacune de ces catégories peut encore être découpées en :

- broyeur-suceur qui ne se nourrit que d'aliments liquides ou liquéfiés (Thysanoptères, Névroptères)
- broyeur-lécheur qui récupère la nourriture grâce à la présence d'une "langue" (pièce buccale atrophiée) tels que les abeilles domestiques
- suceur-lécheur qui possède une trompe (Diptère supérieurs) (voir figure 2.13(b))
- piqueur-suceur qui possède un stylet qui leur permet de percer les tissus végétaux (pucerons, cicadelle)



(a) Tête de type broyeur.



(b) Tête de type suceur-lécheur

FIGURE 2.13: Différents appareils buccaux d'insectes. Source : François Panchout

Néanmoins, tous les insectes sont hétérotrophes. Ils ont donc besoin de retrouver dans leur alimentation du carbone, de l'azote, des minéraux, des acides aminés, des vitamines et des lipides qu'ils sont incapables de synthétiser. L'eau est également un composant essentiel à la survie des insectes et peut être obtenue directement par boisson, par l'ingestion d'aliment riches en eau, par l'absorption de vapeur ou par production métabolique (c'est le cas de certains insectes qui vivent dans les déserts). Les ratios selon lesquels les insectes ingèrent ces différents composants sont variables et peuvent changer selon l'âge, le stade de développement ou même le statut reproductif de l'insecte. Néanmoins les sources alimentaires des insectes sont loin d'être stable dans le temps et c'est pourquoi les insectes ont dû mettre en place des processus de régulation de leur prise alimentaire [Spit et al., 2012]. Cette régulation s'effectue principalement sous contrôle neuro-hormonale [Audsley et al., 2008, Lwalaba, 2010, Woodring et al., 2009].

Les prises de nourritures chez les insectes sont la plupart du temps courtes et espacées d'intervalles de temps variables (15 minutes pour les chenilles, 1 à 2 heures pour les criquets). Les quantités ingérées peuvent être variables (10% du poids de l'insecte voire beaucoup moins pour les insectes butineurs). La prise de nourriture est influencée par de nombreux facteurs. Dans le cadre d'un insecte herbivore, outre l'odeur dégagée par la plante et le moment de la journée, l'insecte teste la plante qu'il veut consommé avant toute prise réelle d'alimentation. Les piqueurs-suceurs effectuent par exemple, des piqures de test avant de se nourrir.

2.2.3 Les interactions avec l'environnement

Les insectes sont capables de percevoir et d'interagir avec leur environnement de diverses manières. Ils sont pour la plupart sensibles aux variations de couleurs, de silhouette, de réfraction lumineuse grâce à leurs yeux (simples ou composés - voir figure 2.14), aux sons (principalement utilisés pour la reproduction ou la reconnaissance entre individus) mais aussi au toucher et au "goût" grâce à des récepteurs mécanorécepteurs ou chimiorécepteurs appelés sensilles. Ces outils sont complétés par l'intégration de la polarisation de la lumière et du flux optique (la vitesse angulaire de défilement du paysage).

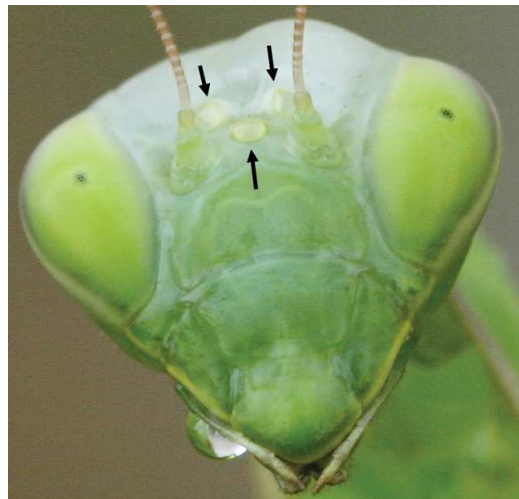


FIGURE 2.14: Exemple d'yeux composés et d'yeux simples (ocelles) sur une mante religieuse. Les ocelles sont désignés par les flèches noires. Source : Yves Baniere

Les insectes communiquent la plupart du temps par signaux chimiques. Les phéromones, molécules chimiques utilisées en intra-espèce, permettent par exemple aux individus de se reconnaître, chacun disposant de sa propre signature chimique. Ces mêmes phéromones peuvent également servir à la reproduction (phéromones sexuelles) ou à l'exploitation des ressources (phéromones de recrutement). Il existe aussi des alarmes chimiques en cas d'attaque du ravageur. Par exemple, les abeilles disposent de phéromones d'alarme qui

permettent de signaler une agression mais également un venin, injecté lors de la pique [Sauvion et al., 2013]. Les insectes herbivores sont également capable de percevoir les émissions de composés volatils des plantes. De nombreuses espèces trouvent leurs sites de pontes grâce à un signalement chimique. Ainsi, les composés de fermentation comme les terpènes ou les alcools légers sont extrêmement attractifs pour les insectes pondant dans les fruits alors que la colonisation des crucifères est principalement inféodés aux glucosinolates. Dans certains cas, le bouquet odorant développé par les plantes peut être modifié par la présence d’herbivore. Cette modification peut soit attirer de nouvelles femelles pour la ponte, soit au contraire les repousser.

2.2.4 Récapitulatif de la section

Les insectes sont une classe très diversifiée, regroupant des individus aux caractéristiques différentes. Les processus vitaux de cette classe sont en intime relation avec la plante, que ce soit par le biais de la consommation de matière végétale ou par l’utilisation de la plante comme un support de ponte. La modélisation de cet objet insecte semble donc difficilement dissociable de celle de l’objet plante. Cependant, la modélisation des populations d’insectes s’affranchit souvent de ce compartiment plante en ne considérant pas les échanges possibles entre la plante et les insectes.

2.3 Antagonisme plantes-insectes

Les plantes et les insectes étant tous deux des éléments particulièrement complexes et affichant une incroyable diversité, les relations qu’ils ont pu mettre en place durant leur co-évolutions sont tout aussi riches. Il est néanmoins possible de les séparer en deux grandes catégories qui sont les relations antagonistes où plantes et insectes s’opposent, tentant chacun de survivre, et les relations mutualistes où des interactions bénéfiques pour les deux protagonistes apparaissent. Nous commencerons ici par les relations antagonistes car ce sont elles qui ont motivés les hommes dans la recherche de moyens de lutte tels que la lutte biologique, la lutte chimique ou encore la sélection variétale en vue de trouver des plantes plus résistantes.

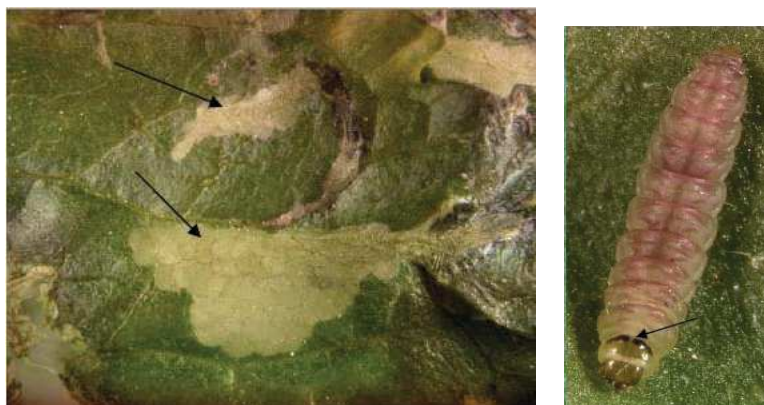
Au vue de la diversité des deux groupes, les relations antagonistes entre plante et insecte peuvent prendre de nombreuses formes. L’herbivorie peut ainsi diminuer la surface foliaire, mais également les stocks de nutriments, la capacité photosynthétique [Zangerl et al., 2002], la capacité reproductrice [Quesada et al., 1995] or encore la croissance

végétative [Meyer, 1998]. Ces différents types d'attaques conduisent à des pertes quantitatives (réduction de la production de biomasse) et/ou à des pertes qualitatives (diminution du contenu nutritionnel, de la qualité commerciale ou de la caractéristique de stockage,... [Oerke, 2006]). Celles-ci peuvent être exprimées en termes de valeurs absolues (kg/ha, ou valeur financière/ha) ou de valeurs relatives (%) [Oerke, 2006]. Dans cette section, nous tenterons d'aborder chacune des attaques auxquelles peuvent être soumises les plantes par le biais d'exemple biologiques et des conséquences sur le végétal.

2.3.1 Les différents types d'attaques

2.3.1.1 Insectes phyllophages

Les insectes phyllophages sont des consommateurs de feuilles soit par ingestion depuis l'extérieur dans le cas des broyeur, soit par consommation du parenchyme chlorophyllien entre les épidermes dans le cas des mineurs. Deux exemples de broyeurs sont la piéride du chou *Pieris brassicae* sur crucifères [Ashfaq et al., 2006] ou de la teigne des crucifères *Plutella xylostella* [Talekar and Shelton, 1993]. Il est également possible de citer la mineuse de la tomate, *Tuta absoluta* [Desneux et al., 2010, 2011]. La conséquence directe de ce type d'alimentation est une réduction de la capacité photosynthétique. Cette réduction photosynthétique peut avoir elle aussi des conséquences importantes sur le reste du métabolisme de la plante telles que une retard de croissance et de développement, voire la mort de la plante en cas de destruction du méristème apical.



(a) Exemple de dégâts sur plant de tomates.

(b) Larve de la mineuse de la tomate, *Tuta absoluta*.

FIGURE 2.15: Cas de la mineuse de la tomate.

2.3.1.2 Insectes foreurs

D'autres insectes sont appelés foreurs de tiges ou xylophages, pour leur capacité à entrer dans les tissus végétaux et à consommer les parties lignifiées de la plante. C'est par exemple, le cas du charançon rouge du palmier *Rhynchophorus ferrugineus* dont les larves dévorent les jeunes palmes. Elles sont capables de perforer le stipe, induisant à plus ou moins long terme la mort complète de la plante [Atakan et al., 2012]. Ces attaques peuvent survenir sur tout endroit de la plante présentant une blessure (et pas obligatoirement à la base des palmes) mais aussi sur des plantes déjà affaiblie par un autre stress biotiques ou non. Si l'attaque a lieu sur une plante saine, une rupture du cambium et/ou du système vasculaire peut induire des perturbations physiologiques et fragiliser les tiges ou branches [Sauvion et al., 2013]. En Italie en 2004, ses dégâts sont présents sur 30,4% du territoire.



(a) Exemple de dégâts sur palmier dattier des Canaries fortement attaqué.



(b) Larve de charançon rouge, *Rhynchophorus ferrugineus*.

FIGURE 2.16: Cas du charançon rouge du palmier.

Focus 3 (Un foreur du palmier, le charançon rouge).

Nom : *Rhynchophorus ferrugineus* ou charançon rouge du palmier

Famille : *Curculionidae*.

Importance : deuxième insecte ravageur de palmier introduit en France depuis 2000 et ravageur majeur des plantations de dattiers dans le monde.

Aire d'origine : Sud-Est asiatique

Répartition : Inde, Pakistan, Iran, Oman, Turquie, Grèce, Egypte, Israël, Arabie Saoudite, Italie, France, Espagne, Portugal, Canaries...

Biologie :

L'adulte est un coléoptère de couleur orange/brun doté d'un long rostre. Se nourrit de n'importe quelle substance sucrée. Présents de mars à décembre et actifs toute la journée au sein des stipes. La femelle peut pondre plus d'une centaine d'oeufs dans les tissus tendres des palmiers (auxquels elles accèdent par des blessures naturelles). Quatre stades différents : 5 jours en oeufs (petite taille et fragile), 3 mois en larves (pas de pattes, se nourrissent des tissus internes, favorisées par la fermentation), 20 jours en nymphe.



FIGURE 2.17: Cycle de vie du charançon rouge du palmier

Moyen de contrôle :

Chimique : par injection (endothérapie) ou par épandage interdit en France.

Mécanique : Par microondes, pas efficace.

Biologique : Par l'utilisation de mâles stériles : limité à des études en laboratoire. Par l'utilisation de parasites, prédateurs/pathogènes : virus de la polyhédros cytoplasmique ou nucléaire, bactérie *Pseudomonas aeruginosa*, insectes entomophages comme le forficule *Chelisoche moris*, la mouche *Sarcophaga fuscicauda*, la scolie *Scolia erratica*, la punaise *Platymeris laevicollis*, fourmis myrmicines, acariens, nématodes (utilisés en pièges à phéromones). Par pièges à phéromones : plus répandu, efficace, existence de pièges plus ou moins améliorés.

2.3.1.3 Insectes piqueur-suceurs

Les piqueurs-suceurs sont une classe d'insectes responsable de la perte directe en assimilats. Outre leur impact immédiat sur la plante, ils sont bien souvent porteurs de virus, bactéries ou phytoplasmes. Ces ravageurs secondaires peuvent avoir de nombreuses conséquences sur le métabolisme végétal : diminution du taux photosynthétique

(par altération des chloroplastes et donc par réduction de la fixation du CO_2 ou par réallocation de la matière au détriment de la photosynthèse [Boote et al., 1983, Zangerl et al., 2002]), accélération de la sénescence et de l'abscission des feuilles [Boote et al., 1983], apparition de lésions nécrotiques qui peuvent réduire l'interception lumineuse [Boote et al., 1983]. Les pucerons sont les porteurs de virus les plus communs [Brault et al., 2010, NG and Perry, 2004] et concernent entre 30% et 50% des transmissions de virus [Brault et al., 2010, NG and Perry, 2004]. De plus, les pucerons produisent un liquide très sucré appelé miellat favorisant le développement d'un champignon secondaire, la fumagine. Ce dernier a la capacité de recouvrir entièrement une feuille et finir par la tuer. Cependant, les pucerons ne sont pas les seuls insectes piqueurs suceurs capables de transmettre un virus ou une bactérie. C'est aussi le cas par exemple de la cicadelle porteuse de la flavescence dorée [Lefol et al., 1994] ou encore des mirides qui se nourrissent sur les cacaoyers [Muhamad and Way, 1995]. Les feuilles soumises à la présence de piqueurs suceurs présentent généralement des déformations, des marbrures, des taches, des décolorations ou colorations anormales, des brûlures.



FIGURE 2.18: Feuilles de pêcher infestées par des pucerons verts, *Myzus persica*

2.3.1.4 Insectes floricoles

Certains insectes dits floricole (pollinivore et carpophage) s'attaquent principalement aux pièces florales et respectivement aux étamines et aux ovaires non fécondés. Ils se retrouvent principalement chez les Coléoptères et certains Lépidoptères. Les mélégièthes, *Meligethes aeneus* (Coleoptera, Nitidulidae), détruisent par exemple les anthères du colza, y causant d'importants dégâts [Hansen, 2004]. Les dégâts directs sont une diminution de la reproduction sexuée des plantes.



FIGURE 2.19: Exemple de mélégèthes - Source : ©entomart

2.3.1.5 Insectes frugivores

D'autres insectes sont dits frugivores ou séminivores et consomment les fruits et les graines en croissance ou matures. Les dégâts s'expriment surtout par une dépréciation de l'aspect qualitatif ou une altération des capacités de stockage (attaque secondaire de champignons ou de bactéries) mais aussi par d'autres aspects tels que la réduction du nombre de graine par fruits, le retard à la maturation des fruits, la modification de la taille des graines et leur compétitivité ou ou la réduction leur capacité d'attraction d'agents de dispersion. *Hypothenemus hampei*, le scolyte du caféier a ainsi plusieurs impacts sur la plante : le premier est qu'il fore des galeries dans les grains de café matures ce qui induit une diminution de rendement et de qualité finale ; il crée également ainsi des portes d'entrées pour des ravageurs secondaires de type champignon ou bactéries ; enfin si les grains matures viennent à manquer (par récolte préventive ou au tout début de la saison), il est également capable de forer des baies encore vertes [Damon, 2000]. Certaines espèces ont aussi la possibilité de continuer leur cycle de croissance après récolte. C'est le cas des bruches par exemple [Horne and Bailey, 1991].



FIGURE 2.20: Population de bruche du haricots et dégâts sur graines

Des larves sont également capables de consommer les fruits tant de l'intérieur que depuis l'extérieur, comme par exemple la tordeuse de la vigne [Bartier, 2012] ou le ver rose du cotonnier [Attique et al., 2004]. Les mouches des fruits sont aussi un exemple d'insectes ayant un fort impact sur la reproduction des plantes [Stonehouse et al., 1997]. Les mirides sont quant à elles considérées comme un des ravageurs les plus importants de la culture du cacao et peuvent induire des pertes de rendements allant jusqu'à 75 %, selon l'organisation internationale du cacao¹.

Focus 4 (Un foreur de grains de café, le scolyte du caféier).

Nom : *Hypthenemus hampei* ou scolyte du caféier, scolyte des grains de café

Famille : *Curculionidae*.

Importance : premier ravageur mondial du café.

Aire d'origine : Afrique centrale

Répartition : quasi-totalité de l'aire de culture du caféier (Asie, Afrique, Océanie, Amérique centrale et Amérique du Sud)

Biologie : Espèce synovogénique (qui produit des oeufs tout au long de sa vie). Quatre stades différents : 4 jours en oeufs, 15 jours en larves, et 7 en pupes (pour une température de 27 degrés). Environ huit générations par an. Se nourrit et se reproduit sur l'endosperme du grain de café (le cycle de vie pouvant se poursuivre sur des graines tombées au sol).

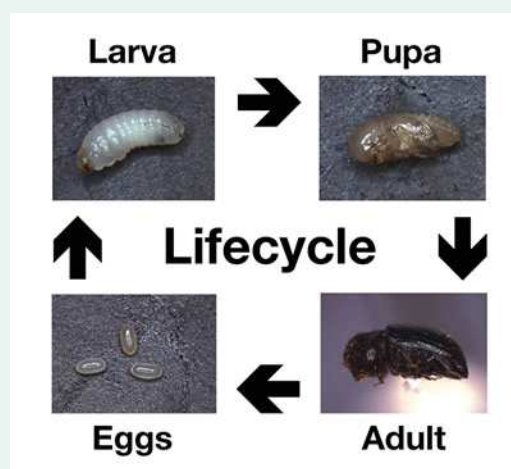


FIGURE 2.21: Cycle de vie du scolyte du caféier

Moyen de contrôle :

Chimique : Utilisation de l'endosulfane malgré l'apparition de résistances

Mécanique : Retrait des grains infestés (ce qui risque d'impacter les populations de prédateurs naturellement présentes)

Biologique : Utilisation de produits à base de neem. Prédateurs, parasites ou pathogènes : champignon pathogène *Beauveria bassiana*, insectes parasitoïdes *Cephalonomia sp. near waterstoni*, *Prorops nasuta* ou *Cephalonomia stephanoderis* mais aussi des lépidoptères, des coléoptères prédateurs, des nématodes.

1. <http://www.icco.org/about-cocoa/pest-a-diseases.html>

2.3.1.6 Insectes rhizophages

Il existe deux types d'insectes rhizophages, ceux qui ne s'attaquent qu'aux racines simples (et qui de fait ne sont pas endophytes) et les insectes qui s'attaquent aux organes souterrains (rhizome, bulbes, tubercules) et qui eux peuvent parfois être endophytes. Dans le premier cas, les insectes herbivores peuvent induire des déséquilibres de l'alimentation hydrique et minérale ce qui peut entraîner des retards de croissance, des avortements de fruits et/ou de fleurs dans le cadre de la reproduction, voire la mort si la plante est à un jeune stade phénologique. Cette diminution du système racinaire peut également induire une fragilisation de l'enracinement au sol de la plante. Dans le second cas, il s'agit principalement d'un détournement des réserves effectuées par la plante dans ces organes de stockage (rhizome, bulbes, tubercules). Les insectes s'attaquant à ces organes sont également capables de poursuivre leur cycle dans l'organe en question (endophytie). Ils peuvent perturber la stabilité de ces organes lors du stockage. Les insectes appartenant à ce groupe sont surtout des larves de diptères, de noctuelles telles que le vers-gris, ou de Coléoptère Scarabaeoïdés (vers blancs) [Sauvion et al., 2013].



FIGURE 2.22: Larve de vers blancs *Melolontha melolontha*

2.3.2 La protection des cultures : l'intervention de l'homme sur ces relations antagonistes

2.3.2.1 L'historique de la lutte contre les ravageurs

Les pesticides (insecticides et acaricides) ont une très long histoire qui débute avec des composés hautement toxiques tels que l'arsenic et le cyanure d'hydrogène. Heureusement, leur utilisation a été rapidement laissée de côté du fait de leur faible efficacité et de leur haute toxicité. Une seconde génération de pesticides a donc par la suite, vue le jour,

basée sur la découverte récente de l'activité insecticides de certains composés organiques comme les hydrocarbures chlorés (DDT ou lindane) ou les organophosphorés. Le DDT qui est certainement un des pesticides les plus connus, a été découvert par Paul Muller en 1939. On l'a rapidement traité de miracle et ce pour diverses raisons : il est à large spectre, il est persistant, insoluble, facile à appliquer et très peu cher. Son utilisation s'étend donc au monde entier et ne se restreint pas forcément à la lutte contre les ravageurs (utilisation lors de la guerre contre les soldats mais aussi dans la lutte contre les moustiques). Cependant, Rachel Carson écrit en 1962 "Le printemps silencieux", un livre à propos des effets nocifs du DDT et des organophosphorés [Carson, 1962]. Elle démontre les liens entre la mort d'organismes non cibles (poissons, crabes, oiseaux...) et la persistance et la bioaccumulation du DDT dans les éco et agrosystèmes. D'autres pesticides font alors leur apparition dans le but de contrôler les populations de ravageurs : pyréthrianoïde, inhibiteur d'acétylcholinestérase, néonicotinoïdes, ligands de récepteur GABAA et régulateur de croissance des insectes Oerke [2006]. Cependant, l'utilisation répétée de certaines classes de pesticides fait apparaître des résistances de plus en plus inquiétantes [Kranthi et al., 2002, Oerke, 2006, Sparks et al., 2012, Troczka et al., 2012].

2.3.2.2 Le contrôle biologique : une voie pour réduire l'utilisation des pesticides

En réponse à l'apparition d'insectes résistants aux pesticides et suite au mouvement vert qui tend à diminuer l'utilisation des pesticides, des méthodes alternatives de lutte ont été mises en place. La lutte biologique qui peut être décrite comme "l'utilisation d'un organisme vivant dans le but de réduire la densité de population d'un autre organisme vivant" Van Lenteren [2012], a ainsi été étudiée. Elle existe en fait, depuis les toutes premières pratiques agricoles avec l'utilisation de fourmis prédatrices afin de protéger les cultures dans l'Antiquité. Dans les temps modernes, sa réapparition se fait avec l'introduction de *Rodolia cardinalis* pour le contrôle d'une population de cochenilles farineuses du citronnier aux Etats-Unis en 1888 [Caltagirone and Doult, 1989].

Différents types de lutte biologique peuvent être distingués : la lutte par conservation, la lutte inoculative (qui est en fait, la lutte biologique classique) et la lutte inondative (ou augmentative) [Van Lenteren, 2012]. La différence entre chacune de ces pratiques repose en fait sur la méthode de protection ou d'introduction des agents de lutte (prédateurs/parasitoïdes). Dans le cadre de la lutte par conservation, le but est de développer ou de protéger l'environnement naturel favorable à la présence des ennemis naturels du ravageur [Gurr and Wratten, 2002]. Dans le cadre de la lutte inoculative, le prédateur/parasitoïde naturel du ravageur est prélevé dans sa zone native afin d'être réintroduit dans de faibles proportions, dans des zones infestées. L'objectif de ce contrôle



FIGURE 2.23: *Rodolia cardinalis* dévorant une cochenille farineuse du citronnier -
Source : Mark Hoddle

est d'installer une population d'ennemis naturels dans une zone où est présent le ravageur afin de le contrôler. C'est la traditionnelle lutte biologique qui est encore et toujours utilisée contre de nouveaux ravageurs [Van Lenteren \[2012\]](#). Pour la lutte inondative ou augmentative, les ennemis naturels sont produits en masse dans des laboratoires de productions puis relâchés en de très grandes quantités sur les zones infestées. Ce contrôle est à la base de la production commerciale de masse d'agent de lutte biologique. En 2010, il existe plus de 230 espèces différentes, la plupart étant des Arthropodes [[Van Lenteren, 2012](#)].

2.3.2.3 La sélection variétale : quand la génétique devient moyen de lutte

La sélection variétale est un procédé extrêmement répandu dans la gestion des agrosystèmes. En effet, elle ne s'applique pas uniquement au contrôle des ravageurs mais aussi à ces critères qualitatifs comme l'homogénéité des fruits, la quantité de sucres des fruits, la couleur ou la forme ou encore à des critères quantitatifs comme le rendement attendu. En tant que moyen de lutte, la sélection variétale a souvent été utilisée contre les maladies bactériennes ou virales des plantes [[Miklas et al., 2006](#), [Stuthman et al., 2007](#)]. Cependant, elle a également été utilisée dans le contrôle des ravageurs. Les résistances contre les insectes sont la plupart du temps basées sur des critères quantitatifs et polygéniques. Elles peuvent être de différents types, soit non-hôte ou totales, soit mécaniques ou chimiques comme décrit précédemment. Il existe de nombreux cultivars de différentes espèces présentant des résistances aux insectes. C'est le cas par exemple du sorgho. Le sorgho est une culture très importante dans les milieux semi-arides. Néanmoins, il est soumis à une pression parasitaire très forte qui peut induire des pertes de rendements très importants. C'est pourquoi il existe de nombreux cultivars présentant des résistances à ces différents ravageurs [[Sharma, 1993](#)]. Des cultivars de blé et d'orge résistants à certaines espèces de pucerons ont également été obtenus par

sélection naturelle de variétés [Westwood and Stevens, 2010]. Il existe aussi des variétés de riz résistants aux insectes herbivores [Xia et al., 2010].

De nombreuses techniques ont été mise en place dans le cadre de la sélection des plantes. Outre le choix des espèces cultivées sur la base de mutations naturelles (fruits plus gros, couleur ou odeur agréables, plus productive...) [Acquaah, 2007, Gepts, 2002], une autre méthode de sélection variétale est connue en tant que sélection “classique”. Il s’agit de produire de nouvelles variétés (ou hybrides) selon un processus cyclique. Ce processus comprend trois phases principales : la première est la création d’un pool génétique de départ ; la seconde le test et la sélection de recombinants (c’est à dire de croisements) plus efficaces et enfin la troisième est la multiplication et la distribution voire la commercialisation de ces nouveaux cultivars [Acquaah, 2007, Gepts, 2002]. Lors de la phase de sélection, il existe différentes stratégies [Acquaah, 2007, Bos and Caligari, 2008]. Une de ces stratégie est dite de stabilisation et repose sur la sélection d’individus moyens d’une population à l’équilibre. Une autre de ces stratégies est dite de perturbation car au contraire, elle considère les individus extrêmes d’une population. Enfin une dernière méthode est dite dirigée car les sélectionneurs vont imposer les mutations en changeant les conditions de croissance des plantes par exemple. Les croisements peuvent eux aussi être soit aléatoire, soit par rapprochement génétique, soit par rapprochement phénotypique [Acquaah, 2007, Bos and Caligari, 2008]. Un des outils les plus utilisés dans le cadre de la sélection variétale classique est les marqueurs génétiques. Il en existe de plusieurs types mais ils permettent tous de reconnaître de manière indirecte la présence ou non d’un gène particulier [McCouch, 2004, Stuthman et al., 2007, Westwood and Stevens, 2010].

Une dernière technique de sélection variétale est basée sur les biotechnologies et plus particulièrement la recombinaison génétique [Bos and Caligari, 2008]. Cette technique consiste à créer un recombinant génétique (un morceau de gène d’intérêt viable) puis à l’inclure dans le génome existant de la plante.

Cette méthode de sélection aboutit à la création d’organismes génétiquement modifiés. Ces organismes constituent près de 175 millions d’hectares en 2013 selon le service international pour l’acquisition d’applications agricoles biotechnologies (en anglais ISAAA², International Service for the acquisition of agri-biotech applications).

2.3.2.4 La lutte intégrée : une combinaison de toutes les autres méthodes

La lutte intégrée (Integrated Pest Management ou IPM) a été décrite pour la première fois par Stern et al. [1959] qui la définit comme “une lutte appliquée contre les ravageurs

2. <http://www.isaaa.org>

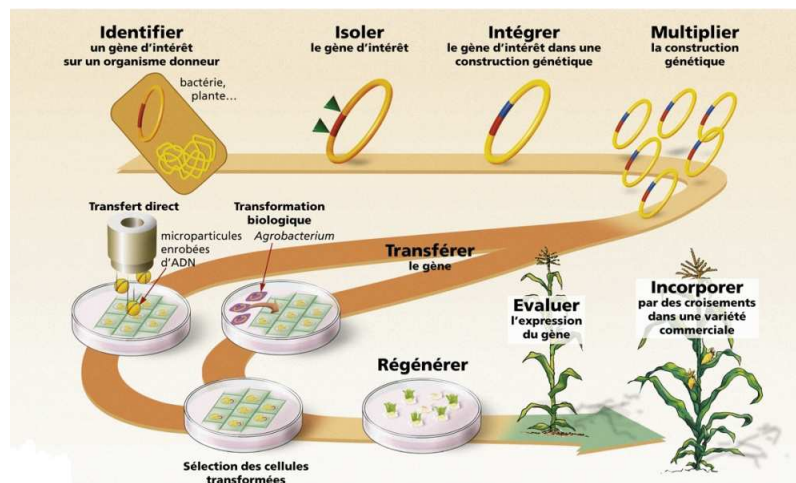


FIGURE 2.24: Les différentes étapes de la transgénèse - Source : GNIS

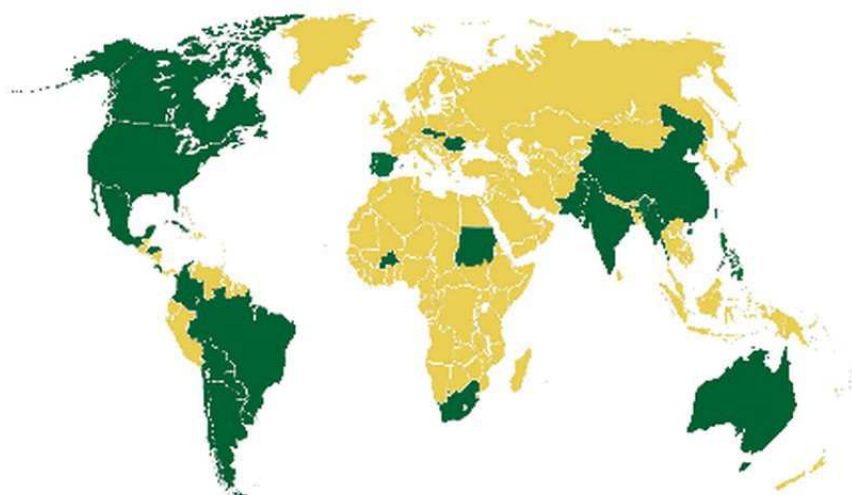


FIGURE 2.25: La répartition mondiale des cultures d'OGM - Source : ISAAA

qui combine et intègre lutte biologique et lutte chimique”. En fait, l’utilisation des composés chimiques peut être effectuée en collaboration avec une lutte biologique si tant est qu’elle ne soit pas trop destructrice pour respecter les populations d’ennemis naturels en place. Les interventions chimiques sont donc réfléchies en fonction du risque d’attaque du ravageur. Dans le cadre de la lutte intégrée, les interventions se raisonnent en fonction de seuil économique et seuil d’intervention. Le seuil économique représente la plus petite quantité de ravageur qui va induire des dommages à la culture et le seuil d’intervention qui permet de maintenir la population sous ce seuil économique. La plupart du temps la population de ravageurs n’est pas entièrement éradiquée mais juste maintenue sous ce niveau par des traitements réguliers. De nos jours, la lutte intégrée ne regroupe pas uniquement lutte biologique et lutte chimique : il est possible d’y retrouver des méthodes de lutte génétique, physique et aussi culturale. Dans leurs travaux, [Finch and Collier \[2000\]](#) exposent les différentes pratiques appliquées (réduction de la dose d’insecticide

ou du nombre d'application, utilisation de nématodes, de champignons parasites, de bactéries, de prédateurs ou de parasitoïdes, d'insectes stériles, de plantes résistantes, de couvertures végétales...) sur deux ravageurs principaux dans des champs de légumes : la mouche du chou *Delia radicum* et la mouche de la carotte *Psila rosae*.

2.3.3 Récapitulatif de la section

Le monde des insectes phytophages est très riche et regroupe de nombreuses classes d'insectes. Dans cette partie, nous avons tenté d'en balayer la diversité en la divisant en différents types d'attaque. Ces différents types d'attaques sont présentés dans le tableau 2.2) ainsi que le compartiment de la plante touché, les conséquences directes de l'attaque et les processus végétaux perturbés par la présence des insectes.

Type d'attaque	Compartiment	Conséquence directe	Processus
Phyllophage (mineur et broyeur)	Feuilles	Diminution de la capacité photosynthétique	Photosynthèse, Croissance
Foreur	Système vasculaire (tiges, tronc, branches...)	Fragilisation de la structure, désordres physiologiques	Allocation de matière
Piqueur-suceur	Système vasculaire (sève élaborée)	Affaiblissement de la plante, nécrose, déformations (dégât surtout indirect liés au transfert de virus, bactérie et phytoplasme)	Allocation de matière
Floricoles	Fleur	Destruction des organes reproducteurs	Reproduction
Frugivore	Fruits et graines	Dépréciation du produit récolté, Destruction de la descendance	Reproduction
Rhizophage	Racines	Perturbation et déficit en alimentation hydrique et minéral, sensibilisation au déracinement	Apport en eau et en nutriments

TABLE 2.2: Les différents types d'attaques, leur conséquences, les compartiments attaqués, et les processus perturbés.

Les hommes n'étant pas restés inactifs face à ces dommages sur les plantes cultivées, des méthodes de contrôle des populations de ravageurs ont été mises en place. La plupart des méthodes de lutte sont basées sur une diminution de la natalité des ravageurs ou une augmentation de leur mortalité (lutte mécanique, chimique, biologique, intégrée). La sélection génétique reste une méthode un peu différente des autres car elle permet d'améliorer les résistances (naturelles ou non) des plantes sans impacter directement la population de ravageurs.

2.4 Mutualisme plantes-insectes

Cependant, les relations plantes-insectes ne se résument pas à des interactions de type antagonistes. Nombreuses sont les plantes qui ne pourraient se reproduire, se disperser voire survivre sans la présence d'insectes. Il s'agit donc de relations mutualistes. Le mutualisme est défini comme une interaction bénéfique entre deux individus (ou deux populations) d'un point de vue reproduction et/ou survie. Cette relation peut être obligatoire (les deux protagonistes ne peuvent pas survivre l'un sans l'autre) ou facultative [Holland and Bronstein, 2008]. Charles Darwin a probablement été le premier à mettre en avant le mutualisme et plus particulièrement la pollinisation, le désignant comme une exception à sa théorie de l'évolution. Mais le mutualisme peut prendre d'autres formes telles que le mutualisme de protection, de dispersion ou même de nutrition. Cependant les limites du mutualisme restent floues et ce qui apparaît comme d'un mutualisme à une échelle large peut être en fait, tout autre lorsque l'on change d'échelle. Dans cette section, nous passerons en revue ces différents types de mutualisme que sont le mutualisme de pollinisation, de protection, de dispersion, de nutrition mais également un dernier type de mutualisme fondé sur une base d'antagonisme et une réaction de défense de plante très particulière appelée tolérance.

2.4.1 Le mutualisme de pollinisation

La pollinisation est un exemple de mutualisme obligatoire. La pollinisation est considérée comme un des services écosystémiques les plus importants dans la production végétale. Près de 35% de la production mondiale est dépendante de la pollinisation [Klein et al., 2007, Schulp et al., 2014] (84% pour l'Union Européenne [Potts et al., 2010]) et cette tendance ne fait que croître depuis ces dernières années [Lautenbach et al., 2012]. Bien qu'il existe des exceptions comme la pollinisation par les animaux (les oiseaux pour le feijoa et les chauve-souris pour le darian, par exemple [Klein et al., 2007] ou comme la pollinisation manuelle (comme pour la vanille ou le cacao [Lautenbach et al., 2012]), les pollinisateurs sont majoritairement des insectes. Ces insectes pollinisateurs peuvent être classés en deux catégories distinctes : les pollinisateurs naturels et les abeilles domestiques. Dans la plupart des agrosystèmes, il y a un apport d'abeilles domestiques afin de réaliser la pollinisation (c'est par exemple le cas dans les vergers d'amandiers en Californie [Ollerton et al., 2011]). Cependant, dans certains pays, l'impact réel des abeilles domestiques sur la pollinisation semblent être exagéré. Ainsi, Ollerton et al. [2011] explique que dans les écosystèmes anglais, les abeilles domestiques ne représentent que 3,3% du total des pollinisateurs alors que les abeilles sauvages représentent 22,1 % et les syrphes près de 45,8 %. Des études similaires menées en Irlande ont également prouvé

ce type de résultats. Cependant, il existe des preuves d'une diminution importante des abondances de pollinisateurs [Bommarco et al., 2011, Ghazoul, 2005, Ollerton et al., 2011, Potts et al., 2010], diminution qui peut avoir des impacts tant économique que écologique [Ghazoul, 2005]. Cette diminution de populations peut être expliquée par plusieurs faits comme par exemple la perte ou la fragmentation des habitats naturels favorables à ses pollinisateurs [Winfree et al., 2009], l'utilisation accrue des pesticides [Johnson et al., 2010], une augmentation de la pollution, une augmentation du nombre de pathogènes [Cox-Foster et al., 2007], des espèces invasives nouvelles [Stout and Morales, 2009] ou encore les changements climatiques [Lautenbach et al., 2012].

Les abeilles domestiques ou sauvages, ne sont pourtant pas les seuls insectes pollinisateurs. Les fourmis peuvent également intervenir dans le cadre de pollinisation très particulière. Par exemple, le genre *Cytinus* est un ensemble de plantes parasites dépourvues de racines, de tiges ou de feuilles, dont les fleurs n'apparaissent qu'à la période de reproduction au travers des tissus de leur hôte. de Vega et al. [2009] ont démontré que les fourmis étaient les seuls organismes à visiter ces fleurs et donc agissaient comme de véritables pollinisateurs. Dans le cadre des figuiers, les fourmis jouent également un rôle dans la pollinisation en protégeant les larves des pollinisateurs du figuier [Harrison, 2013].

2.4.2 Le mutualisme de protection, de nutrition et de dispersion au travers du mutualisme plante-fourmi

Les plantes et les fourmis ont une co-évolution importante qui a mené à de nombreux cas de mutualisme. En effet certaines espèces de fourmis peuvent (i) protéger les plantes des herbivores et autres ennemis, (ii) apporter des nutriments essentiels à la croissance des plantes, (iii) disperser des graines voire des fruits (iv) et polliniser les plantes (comme cité dans la section sur la pollinisation).

La qualité protectrice des fourmis est depuis longtemps reconnue. Ainsi, il existe une espèce de fourmi, *Monomorium floricola* capable de pénétrer dans les mines de la larve d'un coléoptère afin de les tuer [Beattie, 1985]. En Chine, des nids de *Oecophylla smaragdina* sont placés dans les vergers de letchis et de citrons afin de les protéger des insectes herbivores [Beattie, 1985].

Les fourmis jouent également un rôle important dans la nutrition de certaines plantes, la plupart du temps épiphyte et considérées comme carnivores. Il s'agit de myrmécophilie. La plante se nourrit alors des défécations des fourmis ou encore des débris accumulés par celles-ci. Par exemple, *Nepenthes bicalcarata* est une plante poussant dans les forêts de Bornéo qui a une relation mutualiste avec une espèce de fourmi, *Camponotus schmitzi*. La

présence de la fourmi induit un gain de près de 200% en azote pour la plante (déjections et recyclage des cadavres) et celle-ci produit de plus grandes feuilles et en plus grand nombre [Bazile et al., 2012] .

Enfin, les fourmis ont un rôle prédominant dans la dispersion des fruits et des graines [Lengyel et al., 2010]. En effet, les graines disposent d'une excroissance charnue, l'élaïosome, qui permet d'attirer les fourmis. Celui-ci est consommé par les larves des fourmis dans les fourmilières. Puis les graines nues restantes sont stockées dans la zone d'élimination des déchets, qui est un lieu très favorable à la germination.

Si les avantages pour la plante sont régulièrement mis en avant, il existe également des bénéfices pour les fourmis. Par exemple, certaines plantes comme les Acacias présentent des structures appelées domaties qui facilitent l'installation des fourmis [Beattie, 1985, Brouat and McKey, 2000]. De nombreuses espèces produisent également du nectar extrafloral (comme décrit dans la résistance chimique indirecte).



(a) Domatie à l'aisselle des feuilles



(b) Une fourmi à l'entrée de la domatie

FIGURE 2.26: Domaties d'un acacia abritant des *Pseudomyrmex ferrugineus* - Source : Valéry Fuzeau

2.4.3 Un mutualisme sur base antagoniste

Il existe un dernier type de mutualisme assez particulier qui reste toujours actuellement un sujet de débat chez certains auteurs. Il s'agit en effet d'un mutualisme basé sur une stratégie de défense des plantes, la tolérance. Cet échange positif entre plante et insecte herbivore repose donc à l'origine sur une relation purement antagoniste.

2.4.3.1 La tolérance et la compensation : deux phénomènes à l'origine de ce mutualisme

Les plantes ne réagissent pas toutes de la même manière suite à une attaque d'herbivore. Par exemple, seuls 10 % de perte de la surface foliaire de *Piper aricianum*, Piperaceae (Marquis 1984) induit une perte de sa capacité reproductive alors que la ravenelle, (*Raphanus raphanistrum* peut supporter une défoliation allant jusque 25% sans la traduire par une diminution de son nombre de graines [Strauss and Agrawal, 1999]. Cette capacité à conserver le potentiel végétatif ou reproductif malgré un stress biotique ou abiotique est appelé tolérance. La tolérance est la capacité des plantes à diminuer l'impact négatif d'un stress sur la production de biomasse végétative ou reproductive (nous nous concentrerons exclusivement aux stress biotiques liés à une attaque d'herbivores). Elle est associée à un phénomène dit de compensation qui permet à la plante de répondre de manière positive à la présence des insectes phytophages, c'est à dire de produire plus ou mieux lors d'une attaque d'herbivorie dans le but de "compenser" les pertes potentiellement engendrées. Cette réponse positive peut être de deux sortes : soit apparente (augmentation de la production végétative et/ou reproductive visible) [Agrawal, 2000, McNaughton, 1983, Trumble et al., 1993] ou directe (augmentation de la vitesse de croissance ou de reproduction, augmentation de l'efficacité de croissance ou de reproduction, augmentation de l'efficacité de la photosynthèse...) [Strauss and Agrawal, 1999, Thomson et al., 2003].

Cette capacité a souvent intéressé les agronomes pour les systèmes cultivés [Agrawal, 2000, Thomson et al., 2003]. Par exemple, [Thomson et al., 2003] a mis en évidence une compensation végétative des plants de concombre avant floraison lorsqu'ils sont confrontés à une herbivorie allant de 40 à 80% par les escargots classiques, *Helix aspersa*. Cependant, cette notion trouve également un intérêt dans les écosystèmes naturels. Ainsi, Strauss and Agrawal [1999] présentent le cas de la compensation (surtout reproductive) chez des populations de gentianes des champs (lors d'une herbivorie artificielle provoquée par pincement).

La tolérance chez les plantes découle de la co-évolution de différents traits chez les insectes comme chez les plantes. Elle peut ainsi être expliquée par de multiples mécanismes

tant sur le plan de l'écosystème complet que sur le plan physiologique. A l'échelle écosystémique, les herbivores peuvent impacter la compétition présente entre individus pour la lumière, l'eau ou les nutriments [Center et al., 2005, Crawley, 1989] mais également accélérer le turnover des nutriments dans le sol [DeAngelis and Huston, 1993]. Les processus physiologiques intrinsèques qui sous-tendent le phénomène de compensation peuvent eux aussi, être de différentes sortes. Par exemple, Strauss and Agrawal [1999] évoquent cinq processus primaires qui peuvent induire la tolérance des plantes : une augmentation du taux net de photosynthèse après l'attaque [Trumble et al., 1993], des taux de croissance naturellement élevés, une augmentation du tallage ou du branchage liée à la levée de dormances des méristèmes apicaux, des réserves pré-existantes de carbone dans les racines ou les organes de stockage qui peuvent être allouées à la croissance ou à la reproduction [Mabry and Wayne, 1997, Trumble et al., 1993], une capacité à court-circuiter la mise en réserve pour redistribuer les ressources disponibles [Paul and Foyer, 2001, Poveda et al., 2010, Thomson et al., 2003, Trumble et al., 1993]. De nombreuses études présentent l'importance des facteurs extrinsèques. Ainsi une attaque précoce dans le cycle de développement des plantes (avant la floraison [Thomson et al., 2003]) mais aussi une faible compétition entre individus augmenteraient les chances de présenter une tolérance [Strauss and Agrawal, 1999].

Peu de travaux ont été réalisés sur le coût de la tolérance [Strauss and Agrawal, 1999]. En effet, la mesure de ce coût induit le fait que l'on puisse comparer sans inter-relation des plantes non attaquées et des plantes attaquées, présentant ou non de la tolérance. Néanmoins, il serait logique que les plantes tolérantes soient moins compétitives que celles non tolérantes dans un environnement dénué d'herbivores et inversement.

2.4.3.2 L'hypothèse d'optimisation par l'herbivorie : le grand débat

L'expression de la tolérance et donc de la compensation peut se décliner en plusieurs niveaux qui se traduisent sur l'état final de la plante : impact négatif des insectes phytophages et donc une biomasse ou une fitness diminuée (souscompensation), impact neutre, l'herbivorie est entièrement compensée (compensation complète ou pleine), impact positif (surcompensation). Ce dernier cas revêt l'aspect d'un mutualisme très particulier. En effet, la plante produirait mieux/plus en présence de ravageurs qu'en leur absence.

L'exemple le plus classique de surcompensation est le cas de la *Gilia écarlate*, *Ipomopsis aggregata* [Agrawal, 2000, Paige, 1999, Paige and Whitham, 1986] (voir le focus 5) mais il existe de nombreuses autres exemples : études sur les grands herbivores et les pâtures [McNaughton, 1983, Paige and Whitham, 1986], sur les herbacées ou les plantes agricoles et les oiseaux [Dyer, 1975], sur les plantes-insectes [Dyer et al., 1993, Poveda

et al., 2010]. Dyer [1975] met en avant une surcompensation reproductive du maïs en présence d'un oiseau ravageur, le carouge à épaulettes. Poveda et al. [2010] démontrent sur le modèle pomme de terre/*Tecia solanivora*, qu'une faible infestation pouvait presque doubler la production de tubercules alors qu'une forte infestation pouvait la réduire de moitié.

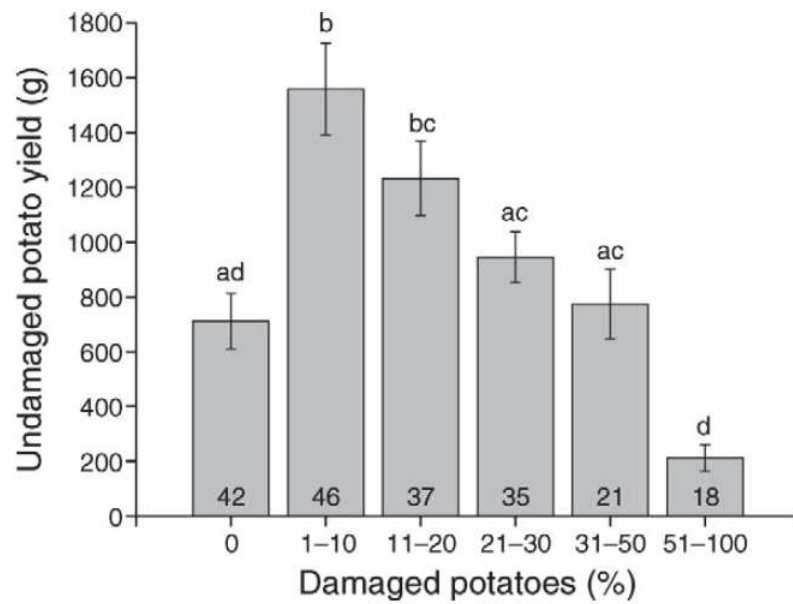


FIGURE 2.27: Impact du nombre de tubercules infestés par *Tecia solanivora* sur la production de tubercules sains - Source : Poveda et al. [2010]

Focus 5 (La sur-compensation chez la *Gilia* écarlate).

La *Gilia* écarlate est une herbacée à fleur rouge poussant dans la partie occidentale de l'Amérique du Nord. Elle mesure entre 15 et 20 centimètres et présente un appareil végétatif restreint sous la forme d'une rosette de feuille. La floraison, rouge à orangé prend la forme d'une panicule racémeuse, les fleurs se plaçant à l'aisselle des feuilles.



FIGURE 2.28: Inflorescence de *Gilia* écarlate - Source : Walter Siegmund

Les avantages de l'herbivorie ont été particulièrement mis en avant sur la *Gilia* écarlate. [Paige and Whitham \[1986\]](#) démontrent ainsi que si 95% ou plus de la biomasse foliaire de la *Gilia* est détruite par herbivorie (grands mammifères), la production de graines est 2,4 fois plus importante que si la plante n'avait pas été attaquée.

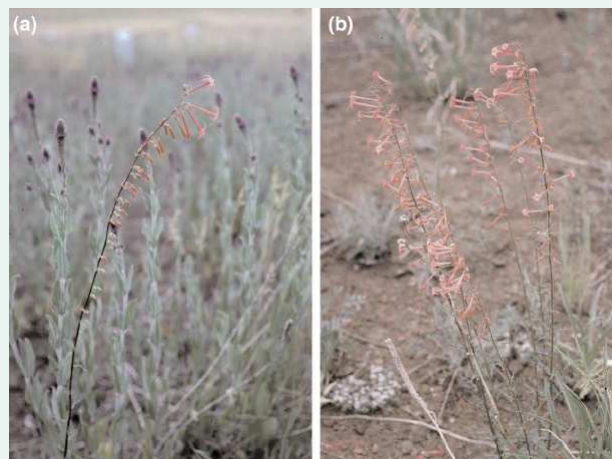


FIGURE 2.29: Overcompensation chez la *Gilia* écarlate - Source : [Agrawal \[2000\]](#)

Cette notion de sur-compensation a été reprise dans une hypothèse écologique importante : la HOH ou hypothèse d'optimisation par l'herbivorie [[Dyer, 1975](#), [Hilbert et al., 1981](#), [Paige and Whitham, 1986](#)]. Cette hypothèse stipule que des niveaux d'herbivorie bas ou moyen peuvent induire des réponses positives chez les plantes. [Owen and Wiegert \[1976\]](#) ont été les premiers à suggérer un impact positif des herbivores (ici des grands mammifères) sur les prairies grâce au renouvellement du cycle des nutriments du sol. Cette hypothèse a été soutenue par une modélisation mathématique [[Stenseth, 1978](#)] puis par une multitudes d'autres études sur le sujet [[Dyer, 1975](#), [Hilbert et al., 1981](#),

McNaughton, 1979, Pearson, 1965]. McNaughton [1979] suggèrent alors que la production primaire nette peut être optimisée par une certaine intensité d'herbivorie (voir Fig. 2.30). Hilbert et al. [1981] a également mis en évidence les relations entre le taux de croissance relative de la plante et son augmentation de production primaire nette.

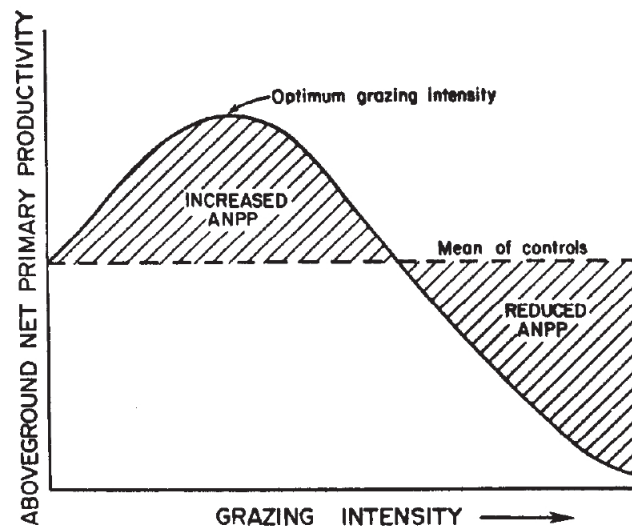


FIGURE 2.30: Courbe de l'optimisation de la production primaire nette selon la HOH
- Source : Williamson et al. [1989]

Néanmoins, l'effet positif des herbivores a longtemps été source de débat dans la communauté scientifique. Ainsi, Belsky [1986] étudie de nombreux cas d'herbivorie et démontre qu'il existe très peu de justifications biologiques à ce potentiel mutualisme entre herbivores et plantes. Cette étude est étayée par d'autres auteurs ([Painter and Belsky, 1993] et les références associées) qui tendent à prouver que la sur-compensation n'est pas un phénomène significatif et encore moins général des grands pâturages. Cependant les études menées sur la *Gilia* écarlate par Paige [1999], Paige and Whitham [1986] mais aussi celles Dyer et al. [1991] sur le brome s'opposent à ces résultats.

Belsky et al. [1993] dénonce également la confusion possible entre la compensation des plantes après une attaque (qu'elle soit biotique ou non) et un mutualisme entre plantes et herbivores. Ainsi, le processus de regain de croissance est un phénomène qui n'est pas exclusivement lié à l'herbivorie et il y a peu de raisons pour que celle-ci ait développé une co-évolution spécifique dans le cadre d'un mutualisme plantes-insectes. De plus, les auteurs mettent en avant trois défaillances dans les hypothèses de la HOH. La première est que l'herbivorie doit être ponctuelle et ne pas survenir dans la phase de regain de croissance (ou de fitness) de la plante. La seconde est qu'une plante plus grande ou avec plus de graines est forcément un avantage face aux autres plantes. Or, Belsky et al. [1993] rappelle qu'une plante plus haute peut être plus exposée à des attaques biotiques ou abiotiques. Enfin, la troisième défaillance mise en avant dans cette étude est la nécessité

pour la plante de disposer de ressources suffisantes pour le regain de croissance lié à la compensation. Cependant, ce conflit est remis en question par plusieurs auteurs et sera détaillé dans l'introduction du chapitre 4.

2.4.4 Récapitulatif de la section

Le mutualisme dans les interactions plantes-insectes peut prendre diverses formes selon les insectes considérés. Dans cette partie, nous en avons évoqué trois dont deux "classiques" reposant sur une relation positive pour les deux compartiments (pollinisation et relation plante-fourmi). La troisième est à la base une relation antagoniste qui par le biais de la tolérance des plantes aux ravageurs peut devenir selon les conditions, une relation tant positive pour la plante (cas de surcompensation) que pour les insectes. Le tableau 2.3 décrit ces trois mutualismes et rappelle leur avantages pour chacun des compartiments.

Type de mutualisme	Conséquence pour la plante	Conséquence pour l'insecte
Pollinisation	Amélioration de la reproduction	Alimentation
Fourmis/Plante	Protection contre les ravageurs, Pollinisation, Dispersion des graines, Apport nutritif	Protection et Alimentation
Sur base antagoniste	Amélioration de la production végétale et/ou reproductive	Alimentation

TABLE 2.3: Les différents types de mutualisme entre plante et insectes et leurs conséquences sur les deux compartiments.

Chapitre 3

Modélisation des plantes, des insectes et de leur interactions

Une définition de ce qu'est un modèle est proposée par [Coquillard and Hill, 1997] : "Un modèle est une abstraction qui simplifie le système réel étudié en ignorant de nombreuses caractéristiques du système réel étudié, pour se focaliser sur les aspects qui intéressent le modélisateur et qui définissent la problématique du modèle." Un modèle est donc une représentation idéalisée et simplifiée d'un système biologique complexe. Il se restreint à quelques aspects essentiels de son objet d'étude afin de répondre à un questionnement précis. La démarche de modélisation passe ainsi par tout d'abord, la détermination d'un objet d'étude, puis la formalisation d'une problématique, la définition des hypothèses ainsi que de l'échelle de modélisation, l'évaluation des processus internes, la simulation de l'évolution du système puis sa validation par comparaison aux données expérimentales ou aux théories [Davi et al.].

La modélisation est un outil très performant dans le domaine de l'agronomie ou de l'écologie. Elle remplit de nombreux objectifs : de simplification, de quantification, de test d'hypothèses, de détermination de paramètres, d'études de systèmes ainsi que de comparaison et de généralisation mais aussi de prévision. En agriculture par exemple, la modélisation peut fournir des informations quantitatives sur la période de culture, l'irrigation, la fertilisation, la lutte contre les ravageurs, et le climat.

Selon l'objet d'étude et la problématique choisie, il existe de multiples modèles. Cependant, leur classification n'est pas une chose aisée. Marcelis et al. [1998], par exemple, séparent la modélisation en deux groupes distincts : les modèles descriptifs et les modèles

explicatifs. Les modèles descriptifs, aussi appelés modèles de régression, modèles boîte-noire, modèles statistiques ou empiriques, ne prennent pas en compte les processus sous-jacents du système mais se bornent à le décrire. Les modèles descriptifs ont pour avantages leur relative simplicité (peu de variables) et leur temps de calculs courts. Ils sont utilisés en agriculture ou en horticulture pour de la prédiction de rendement. Cependant, ils sont souvent construits sur un modèle biologique spécifique et leurs extrapolations à un autre système ou à d'autres conditions de croissance sont souvent impossibles [Marcelis et al., 1998]. Les modèles explicatifs prennent quant à eux, en compte au moins certains des processus intrinsèques au système et au moins un niveau hiérarchique de plus que le processus décrit (la photosynthèse pour décrire la croissance d'une plante par exemple). Ils sont souvent utilisés pour tester des hypothèses, synthétiser des connaissances ou encore faciliter la compréhension de systèmes complexes [Marcelis et al., 1998].

Pourtant, cette séparation est fragile car certains modèles explicatifs pris à leur niveau hiérarchique le plus bas redeviennent des modèles descriptifs. Dans ce chapitre, nous avons donc décidé de présenter la diversité de la modélisation des systèmes plantes-insectes selon un autre découpage. Nous présenterons avant tout les différentes notions de temps (continu et discret) puis les notions de déterminisme et stochasticité. Dans une seconde partie, nous présenterons des modélisations dites "simples" basées sur une unique équation et centrées sur un unique objet d'étude. Puis nous analyserons des modélisations plus détaillées mettant en jeu plusieurs équations afin de décrire toujours, un seul objet d'étude (modélisation de la structure des plantes, modèles compartimentaux, modèles de métapopulation,...). Enfin, nous développerons le couplage de ces modèles pour décrire la modélisation des interactions entre objets (entre populations d'insectes, de plantes ou entre plante et insecte).

3.1 Des hypothèses générales de modélisations

3.1.1 La notion de temps dans la modélisation

Il existe deux manières différentes de prendre en compte l'évolution du temps dans la modélisation d'un système. La première considère que l'évolution du système est continue au fil du temps, ou que le pas auquel des changements peuvent lui être appliqué est beaucoup plus petit que sa durée de vie et donc qu'il est possible de les considérer comme continus. La seconde consiste à considérer que l'évolution du système se fait par pas de temps discrets (tous les x pas de temps, le système évolue). Chacune de ces hypothèses de temps se retrouve dans la modélisation. Néanmoins, un modèle discret peut être transformé en modèle continu tout comme un modèle continu peut être discrétisé.

Historiquement, la modélisation des dynamiques de populations a été établie en temps discret (voir la modélisation de Fibonacci par exemple dans la section 3.2.1). Beaucoup de systèmes biologiques se basent sur des pas de temps discrets. Cette échelle de temps peut varier selon le système considéré : une journée pour l'émergence d'insectes depuis leurs pupes, une heure pour la multiplication cellulaire, etc... Le pas de temps choisi correspond à une itération du modèle. Le système peut alors s'écrire sous la forme :

$$N_{t+1} = f(N_t)$$

où $f(N_t)$ est une fonction, linéaire ou non, décrivant l'évolution de la population N .

Néanmoins, les outils d'analyse de la modélisation continue (sous la forme d'équations différentielles) sont plus développés que ceux pour la modélisation discrète (linéarisation, matrice jacobienne, fonction de Lyapunov, critère de Routh-Hurwitz,...) [Auger et al., 2010]. Ainsi, l'utilisation des modèles continus est de plus en plus répandue dans la modélisation de la dynamique des populations (lorsque les caractéristiques du système biologique ne nécessitent pas une modélisation discrète).

3.1.2 La notion de déterminisme et de stochastique

Une autre hypothèse de modélisation est la prise en compte de l'aléatoire dans les phénomènes modélisés. Les modèles dits déterministes sont des modèles qui reposent sur des variables, des paramètres et des hypothèses non aléatoires. A l'opposé, un modèle stochastique fait appel à des lois de probabilités, que ce soit pour déterminer la valeur d'un paramètre ou même pour la réalisation d'un phénomène. La taille de la population n'est plus certaine mais probable. Un exemple de modèle stochastique de dynamique de population prenant en compte un aléa sur les naissances est décrit par Chasnov [2009]. La probabilité que la population soit de taille N à un instant t est donnée par une fonction de masse de probabilité $p_N(t)$. De plus, la natalité est également donnée par une probabilité b qui représente la probabilité pour un individu de donner naissance à un second individu. Cette équation peut être rapportée à l'équation différentielle de Kolmogorov (mouvement de Markov en continu) [Chasnov, 2009].

La stochasticité peut parfois avoir des impacts considérables sur l'étude d'un système. Ainsi, Campillo and Lobry [2012] démontre en ajoutant un paramètre aléatoire, ω représentant la quantité de proie dans le modèle classique proie/prédateur, que la persistance ou l'extinction d'une des espèces repose en grande partie sur ω . Gard and Kannan [1976] ainsi que Leslie [1958] ont également introduit de la stochasticité dans l'équation proie/prédateur afin d'en étudier les différences avec les résultats déterministes classiques.

3.1.3 Récapitulatif de la section

L'échelle de temps de modélisation représente donc un choix essentiel. Il est possible de représenter les processus soit sous la forme continue où l'arsenal mathématique est beaucoup plus important, soit sous la forme discrète afin de prendre en compte différentes générations d'une population ou encore l'échelle de temps de certains processus. Il est également possible de prendre en compte des éléments aléatoires des dynamiques de croissance dans un modèle stochastique ou de considérer des variations déterminées des paramètres dans un modèle déterministe. Chacun de ces choix de modélisation conduira à un modèle différent qui sera étudié de manière différente. Certains de ces modèles sont présentés dans les sections suivantes.

3.2 La modélisation d'un objet d'étude au travers d'une unique équation

Bien souvent, la première approche de la modélisation d'un système biologique passe par une équation simple représentant globalement son fonctionnement. Ces modèles à une seule équation ont été aussi utilisés pour décrire des croissances de plantes et des rendements en agriculture que des dynamiques de populations d'insectes.

3.2.1 La modélisation théorique

La modélisation théorique consiste en la construction d'un "petit" modèle (souvent une équation pour un objet d'étude) sur base des processus fondamentaux des systèmes et d'hypothèses biologiques théoriques simples. L'analyse de ce type de modèle permet de tirer des conclusions générales sur le comportement attendu de dynamiques de populations.

Historiquement, ce type de modèle de dynamique de population remonte à Léonard de Pise aussi connu sous le nom de Fibonacci [Bacaer, 2011]. Originellement le modèle repose sur la dynamique d'une population de lapin initialement composée d'un seul couple. Les hypothèses de croissance sont les suivantes : les couples de lapins ne sont fertiles qu'au bout d'un mois de vie, chaque couple donne naissance à un autre couple une fois leur maturité atteinte. Ces hypothèses biologiques se traduisent donc en termes mathématique par l'équation discrète suivante :

$$P_{n+1} = P_n + P_{n-1}$$

où P_n représente le nombre de couple à l'instant n . Cette équation a mené à la fameuse suite de Fibonacci, 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, .. qui se retrouve dans de très nombreux domaines (comme par exemple celui de la phyllotaxie).

La forme classique des équations de croissance de populations (voire de biomasse), en temps continu, est donnée par l'équation très générale :

$$\frac{dN}{dt} = \text{naissance} - \text{mortalité} + \text{migrations}$$

où $N(t)$ représente la population concernée. Selon le système biologique modélisé, les termes de droite peuvent varier. Par exemple, dans le cas de la croissance des plantes le terme de migration est abandonné. Les naissances peuvent également traduire, selon l'échelle de modélisation choisie, la création de matière par photosynthèse aussi bien que la germination de nouveaux individus.

Les modèles de croissance les plus simples sont ceux où les migrations sont inexistantes et les termes de naissances et de mortalité sont proportionnels à la population N . Cette idée a été présentée pour la première fois par Euler en 1748 [Bacaer, 2011]. Considérant une population initiale P_0 , la population P à l'instant n est donnée par :

$$P_n = (1 + x)^n P_0$$

où x est le taux de croissance de la population. Tant que ce taux de croissance est positif, la population croît de manière exponentielle.

Basé sur les mêmes hypothèses, le modèle de Malthus (1798) est la version continue du modèle de croissance exponentielle d'Euler [Malthus, 1798]. L'équation devient alors :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = bN - dN, \\ N(t_0) = N_0. \end{cases} \quad (3.1)$$

où b et d sont des constantes positives et dont la solution est donnée par :

$$N(t) = N_0 e^{(b-d)(t-t_0)}.$$

Dans le cas où $b > d$ la population N croît de manière exponentielle; dans le cas où $b < d$, elle s'éteint; et dans le cas où ($b = d$), la population stagne.

Cependant, ce modèle présente un défaut majeur. En effet dans le cadre de ce modèle, la population s'accroît indéfiniment. Or, l'environnement et les ressources disponibles à la croissance ne sont la plupart du temps pas infinis et des processus naturels de régulation

apparaissent au sein de la population. Ce sont ces mécanismes qui sont développés dans le modèle de Verhulst [Bacaer, 2011, Verhulst, 1838, 1845], aussi appelé modèle logistique. Ce dernier présente un paramètre K qui définit la capacité limite du milieu dans lequel croit la population. L'équation de croissance de la population devient alors :

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right), \\ N(t_0) = N_0. \end{cases} \quad (3.2)$$

où r est le taux de croissance de la population et dont la solution est

$$N(t) = \frac{N_0 K e^{r(t-t_0)}}{[K + N_0(e^{r(t-t_0)} - 1)]}.$$

Avec cette nouvelle fonction de croissance, la population croit de manière monotone jusque K si $N_0 < K$; dans le cas contraire, la population décroît. Si $N_0 < \frac{K}{2}$, la courbe d'évolution de la population devient sigmoïde (voir Fig.3.1).

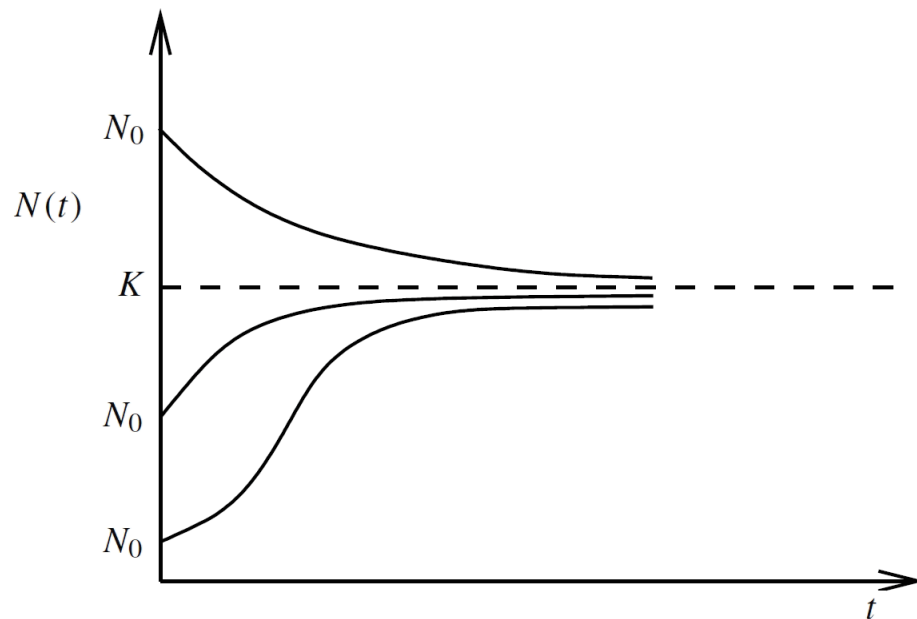


FIGURE 3.1: Différentiation des différents cas, $N_0 < K$, $N_0 > K$ et $N_0 < \frac{K}{2}$ pour une croissance logistique d'une population

Le modèle de Gompertz s'appuie sur la structure du modèle de Verhulst en ajoutant une hypothèse supplémentaire, celle impliquant un facteur limitant sous la forme d'un taux de mortalité augmentant de manière exponentielle. Ce modèle peut s'écrire :

$$\frac{dN}{dt} = rN \ln\left(\frac{K}{N}\right).$$

Cette écriture n'est en fait qu'un cas limite de l'équation généralisée de la croissance logistique Birch [1999] qui est :

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \left(\frac{N}{K} \right)^{\frac{1}{\nu}} \right).$$

Un second facteur limitant peut être la taille de la population. Ainsi si la population est en trop petit nombre, elle tend à disparaître (à cause du peu de partenaires sexuels par exemple). Si la population est au dessus de ce seuil critique, elle survit et tend vers la capacité limite du milieu comme dans un modèle de Verhulst. Cet effet est appelé effet Allee [Stephens et al., 1999] et peut être décrit par l'équation :

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \left(\frac{N}{K} \right) \right) \left(\frac{N}{K_e} - 1 \right)$$

où K_e représente le seuil en dessous duquel l'effet Allee se fait sentir (voir Fig.3.2).

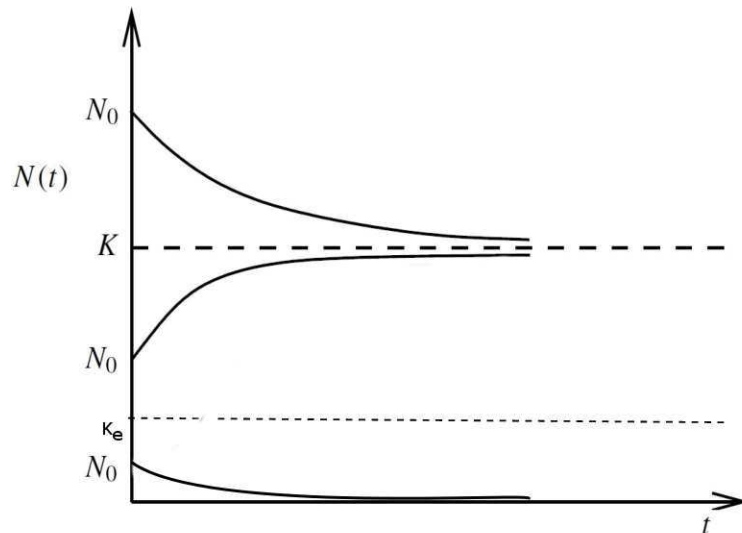


FIGURE 3.2: Effet Allee en fonction du positionnement de la population initiale

D'autres modèles de croissance s'appuient sur un aspect biochimique comme par exemple les équations de type Michaelis-Menten [Michaelis and Menten, 1913]. Ce type de modélisation décrit l'évolution d'un système selon sa consommation d'un substrat. La vitesse de croissance du système peut alors s'écrire sous la forme de l'équation :

$$\text{vitesse}_i = \frac{\text{vitesse}_{max}[\text{substrat}]}{K + [\text{substrat}]},$$

où vitesse_{max} est la vitesse maximale de croissance, substrat la concentration en substrat et K une constante spécifique au système (et dite de Michaelis dans le cadre des réactions enzymatiques).

3.2.2 Des exemples de modélisation "simple"

Cette modélisation théorique a donné naissance à une famille de petits modèles basés sur des hypothèses biologiques précises. Cependant, ils ont été appliqués au-delà de ces hypothèses pour décrire la croissance de divers organismes biologiques. Dans cette thèse nous appellerons ces modèles des modèles "simples" mais ils sont également dits empiriques, ou encore descriptifs, statistiques, à régression ou boîte noire [Marcelis et al., 1998]. Ils décrivent directement les données biologiques ou écologiques sans se baser (ou peu) sur des processus intrinsèques. Ce sont d'excellents modèles pour résumer les données et fournir des prédictions. Ils ont aussi des temps de calculs courts et peu de variables. De plus, les paramètres utilisés dans ce type de modèle sont la plupart du temps faciles à estimer. Les modèles empiriques sont utilisés dans de nombreux domaines même si l'extrapolation à des espèces, des conditions ou une localisation différentes est souvent impossible. C'est pourquoi de nombreux modèles empiriques ont été développés. Par exemple, Lieth et al. [1991] ont représenté l'évolution du poids sec d'une pousse de pétunia grâce à la combinaison d'un modèle de type Michaelis-Menten avec un facteur quadratique. Ce modèle se base également sur le flux photosynthétique. Thornley and France [2005] utilisent une modélisation de type logistique dont l'asymptote finale dépend des conditions de croissance [Thornley and France, 2005, Thornley et al., 2007]. Birch [1999] présente également une équation logistique généralisée et la compare avec la fonction de Richards. Invernizzi and Terpin [1997] utilisent également une logistique généralisée dans un modèle de photosynthèse. Fink and Feller [1998] décrivent quant à eux, la croissance et les prélèvements en azote du chou blanc par un modèle empirique basé sur le modèle de Richards.

Sur la base d'une seule équation, les modèles de croissance des populations peuvent également prendre en compte des processus divers tels que le retard ou les phénomènes de diffusion-réaction.

3.2.2.1 Le retard dans la modélisation

Dans les modèles continus, tout comme dans les modèles discrets, certains processus, comme la natalité ou la croissance, sont considérés comme des phénomènes instantanés. Or, il est courant d'admettre qu'il existe un temps entre l'apparition d'un nouvel individu et son activité reproductive ou productive. Par exemple, une feuille mettra un certain temps avant que son activité photosynthétique soit suffisante pour couvrir ses besoins et participer à la production de biomasse. De même, un oeuf d'insecte passera par différents stades avant de donner un adulte capable de se reproduire à son tour. Certains insectes, comme par exemple les cigales, ont des phases larvaires extrêmement longues et des

phases adultes très courtes, concentrées uniquement sur la reproduction, qui peuvent nécessiter la mise en place de ce type de modélisation.

Un moyen de prendre en compte ce retard peut être par le biais d'un paramètre τ sous la forme :

$$\frac{dN_t}{dt} = f(N(t), N(t - \tau)).$$

D'autres formes d'équations à retard existent également : comme par exemple la "nicholson's blowfly equation" [Berezansky et al., 2010]. De nombreux exemples de modélisation à retard ainsi que l'étude de leurs propriétés peuvent être retrouvés dans les ouvrages de Kuang [1993] et Forde [2005].

3.2.2.2 Les processus de diffusion-réaction

Les phénomènes de réaction-diffusion sont des processus courant en chimie ou en physique. Cependant, ces notions peuvent également être appliquées à des dynamiques de populations afin de considérer une dimension spatiale supplémentaire. Ces processus peuvent être modélisés par des équations aux dérivées partielles ou edp (également utilisées dans de nombreux autres domaines : physique, mécanique des fluides, biologie ou même astrophysique). L'équation la plus connue de réaction-diffusion est celle dite FKPP (Fischer-Kolmogorov-Petrovski-Pisnoukov) [Branco et al., 2007].

Grâce à ce type d'équation, des processus de mouvement ou de transport variés comme la dispersion des populations d'insectes (souvent volants) dans l'environnement [Volpert and Petrovskii, 2009] peuvent être intégrés à des équations d'évolution de population. La forme générale des équations de réaction-diffusion est donnée par

$$\frac{\partial u(r, t)}{\partial t} = D\Delta u + F(u),$$

avec u , la population concernée, $F(u)$ la fonction de multiplication de la population, et D le facteur de diffusion. Cette dispersion peut être fortement influencée par des paramètres à large échelle de l'environnement tels que la température, l'humidité ou les vents. L'intégration de ces paramètres peut se faire d'un point de vue topologique par des systèmes d'informations géographiques (SIG). C'est par exemple le cas de l'étude de risque de la maladie de Lyme aux États-Unis [Guerra et al., 2002]. Cependant, ce type d'études ne prend pas en compte la composante temporelle et ne sont donc pas efficaces pour des études dynamiques. Des modèles de diffusion représentent donc une alternative intéressante pour ce type d'étude [Shigesada, 1980]. Cette notion de diffusion est largement utilisée dans l'étude des populations d'insectes volants (ravageurs ou porteurs de

maladies) [Adams et al., 2005, Ciss et al., 2013, Dufourd and Dumont, 2013, Tang and Lin, 2011, Yang et al., 1998].

Les modèles de type réaction-diffusion correspondent également particulièrement bien à des populations qui présentent un chevauchement des générations et qui peuvent donc facilement être représentées par des équations continues. Dans le cadre d'un modèle discret, donc sans chevauchement de générations, il existe une autre approche dite de Kernel [Volpert and Petrovskii, 2009]. Elle s'appuie principalement sur le découplage dans le temps de la phase reproductive et diffusive de la population. Ainsi, la population va d'abord se reproduire puis la diffusion est calculée grâce à la probabilité de trouver une descendance de cette population à un endroit donné. Dans le cadre d'un environnement homogène et isotrope, la densité de population après dispersion est donnée par

$$u(x, t + T) = \int_{-\infty}^{\infty} K(x - y)F(u(y, t))dy,$$

avec u la population concernée, $F(u(y, t))$ représentant la population après reproduction, et $K(x - y)$ la probabilité de trouver une descendance.

A l'échelle de l'individu, le mouvement des insectes peut également être décrit par un mouvement brownien. Cette approche permet de caractériser les déplacements des insectes souvent qualifiés d'aléatoires [Knighton et al., 2014, Petrovskii et al., 2012, 2014].

Les processus de diffusion et leurs modèles aux équations à dérivées partielles sont également utilisés pour représenter des plantes. Par exemple, Bessonov et al. [2008] décrit la croissance des plantes et plus particulièrement la branchaison par des modèles de type advection-diffusion. En effet, il est couramment admis que les hormones de croissance telles que l'auxine et la disponibilité en nutriments sont des facteurs clés dans l'apparition et le développement de nouveaux méristèmes. Bessonov et al. [2008] ont donc créé un modèle décrivant la croissance des plantes en fonction de ces deux paramètres. Pour cela, ils ont mis en place deux équations, l'une représentant la diffusion des nutriments dans la plante

$$\frac{\partial C}{\partial t} + \mu \frac{\partial C}{\partial x} = d \frac{\partial^2 C}{\partial x^2}$$

où C est la concentration en nutriments, x la longueur de la tige considérée et μ la vitesse de mouvement des nutriments dans la plante ; et la seconde équation représentant l'évolution du facteur de croissance dans les tissus végétaux

$$h \frac{dR}{dt} = F(A, K)g(R)C - \theta R$$

avec h un paramètre lié à la largeur du méristème, la fonction $F(A, K)$ qui décrit la composition du facteur de croissance en quantité auxine A et de cytokinine K et la

fonction $g(R)$ qui intègre la régulation par les cellules souches. Grâce à ce modèle, [Bessonov et al. \[2008\]](#) démontre que l'apparition de nouveaux méristèmes est fortement dépendant de la fonction $F(A, K)$ alors que leur croissance relève plus de la concentration en nutriments. Le même type de raisonnement et d'équations d'advection-diffusion sont utilisés dans la modélisation des systèmes racinaires par [Bonneu et al. \[2012\]](#).

3.2.3 Récapitulatif de la section

La modélisation théorique a permis de créer de nombreux modèles "simples" représentant des cas biologiques multiples (croissance des plantes, dynamiques de populations d'insectes). Ces modèles représentent tous les processus d'un point de vue global décrivant parfois des données sans intégrer les processus intrinsèques à la dynamique, soit en les intégrant de manière très générale. L'étude qualitative de ces modèles permet de mettre en avant les propriétés intrinsèques du système modélisé, comme les différents équilibres (constants ou périodiques) possibles, et leurs éventuelles stabilités locales ou globales.

3.3 La modélisation d'un objet d'étude au travers de plusieurs équations

Jusqu'à présent, la dynamique d'une population n'a été représentée que par une unique équation. Pour différentes raisons, il peut être nécessaire de décrire plus précisément certaines étapes du développement de l'insecte (stades larvaires par exemple) ou de la plante (compartiments ainsi que processus associés). Cette notion est reprise dans la dénomination de modélisation "explicative" [[Marcelis et al., 1998](#)]. Elle a pour but de tester des hypothèses sur chacune de ces étapes afin de mieux comprendre leurs interactions et leurs impacts sur l'évolution globale du phénomène représenté. Mais là encore, chaque choix d'hypothèse mène à un type de modélisation.

3.3.1 Les modèles compartimentaux

Les modèles compartimentaux ont été historiquement utilisés en épidémiologie dans la description de l'évolution des maladie [[Bacaer, 2011](#), [Kermack and McKendrick, 1927](#), [McKendrick, 1925](#)]. Ces modèles se basent sur l'interaction entre trois compartiments, les sains (S), les infectieux (I) et ceux en rémission (R). Chaque compartiment est un groupe homogène et isotope. Cependant, cette idée de compartiments ne s'est pas restreint à la seule étude des maladie infectieuses et a été reprise dans des modélisations des dynamiques d'insectes et de plantes.

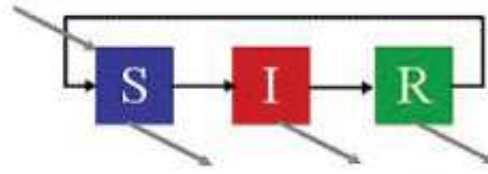


FIGURE 3.3: Modèle de type SIR

3.3.1.1 La notion de structure de population chez les insectes

La modélisation des insectes a mis à profit cette compartimentation pour détailler l'évolution des différentes classes d'une population : ce sont les modèles structurés en âge ou en classe. Les premières utilisations de la différenciation en âge ont été faites par [McKendrick, 1925] et [Lotka, 1925] et font intervenir des taux de mortalité et de fertilité (ou natalité) liés à l'âge des individus. Cependant, ces taux ne prennent pas en compte l'évolution totale de la population et font donc apparaître les mêmes défauts que le modèle de dynamique de population de Malthus [Malthus, 1798]. Des modèles de type non linéaire comme celui de Gurtin-MacCamy ont par la suite été créés afin de dépasser cette incohérence [Abia et al., 2005]. Dans ce type de modélisation, la structure de la population avec ces caractéristiques et ses implications avec l'environnement, traduit directement la dynamique de la population [Abia et al., 2005, De Roos and Persson, 2001]. Par exemple, dans le cadre de la description d'une maladie portée par le moustique, le Chikungunya, Dumont and Tchuenche [2012] décrivent une population de moustiques au travers de plusieurs stades de vie : les stades aquatiques et larvaires (A_m), les stades adultes (Y_m pour les femelles immatures et M_m pour les mâles), puis adultes porteurs de maladie ou sains (S_m ou I_m).

Briggs and Godfray [1995] ont quant à eux, étudié les effets de cette décomposition en différentes classes d'âge par l'étude de la dynamique de population de pathogènes et d'insectes. Cette décomposition permet de différencier des classes d'adultes susceptibles à la maladie et des classes de juvéniles résistantes ou inversement.

D'un point de vue mathématique, cette notion de structuration d'une population peut être représentée de diverses manières. Dans le cas d'une évolution discrète, les caractéristiques de la population sont souvent repris dans une matrice de Leslie [Franco et al., 2014, Picart, 2009]. Cette matrice comprend les différents paramètres dépendant de l'âge (ou de la classe des individus) et la population s'exprime par un vecteur représentant la densité de population dans chacun des âges (ou classes). Dans un cadre continu, la structuration se retrouve dans un système d'équations différentielles partielles [De Roos, 1997] ou d'équations intégrales [Diekmann et al., 1994]. L'étude mathématique

et numérique des modèles de population structurée est un domaine très riche : discrétisation des équations différentielles ordinaires, représentation théorique de la solution [Abia et al., 2005, 2014, Claessen and de Roos, 2003, De Roos, 1997, De Roos et al., 1992, Diekmann et al., 2003].

Certains modèles de plantes s'appuient également sur la description des plantes grâce à des compartiments. On retrouve la plupart du temps, des compartiments feuilles, tiges, racines, fleurs, fruits ou parfois des compartiments selon les processus représentés : interception de la lumière, photosynthèse, respiration, allocation de matière... Il existe par exemple des modèles empiriques très complexes comme le modèle PILOTE [Mailhol et al., 1997] qui décrit l'évapotranspiration et le rendement du sorgho et du tournesol à partir de la surface foliaire. Le modèle prend en compte les radiations lumineuses et la température pour simuler l'évolution de la surface foliaire ce qui implique des variations de rendement ainsi que les données météorologiques et celles du sol afin de déterminer l'évapotranspiration. Les processus sont représentés par des équations mathématiques. Le rendement est donné par l'équation suivante :

$$Y_a = Y_m \min\left(1, \frac{LAI_{av}}{LAI_{opt}}\right)$$

avec Y_m le rendement final sans stress hydrique, LAI_{av} le LAI moyen calculée sur la période de stress, et LAI_{opt} la valeur maximale atteinte par le LAI en condition "normale" de croissance. D'autres modèles comme celui de Kage and Stützel [1999] représente la croissance et le partitionnement de la matière dans le tournesol. Ici, aussi les processus pris en compte sont représentés par des équations différentielles. Par exemple, le nombre de feuilles est donné par :

$$n_L = n_{L0} \exp k_1 TS$$

avec n_{L0} le nombre de feuilles mesuré lors du début de l'expérience (ici cela correspond au transplant), k_1 une constante empirique et TS la moyenne des températures.

3.3.1.2 Les modèles compartimentaux de plantes

Deux catégories très connues en modélisation des plantes reprennent cette idée de compartiments. Il s'agit des modèles basés sur les processus ou PBM et les modèles incluant de la structure en plus de la physiologie, c'est à dire les FSPMs.

Les modèles de plante basés sur des processus ou PBM Les "process-based model" ou PBM ont été développés pour prendre en compte les processus physiologiques des plantes laissés de côté par les modèles empiriques [Vos et al., 2010]. La plupart du

temps, le végétal est décrit par plusieurs compartiments (feuilles, tiges, racines et organes reproductifs ou de stockage), chacun étant représenté par des variables d'état (poids, taille, âge, surface...) [Marcelis et al., 1998]. Dans la plupart des PBM, l'acquisition de la ressource se faisant par interception lumineuse [Marcelis et al., 1998, Vos et al., 2010] mais ils incluent également de nombreux phénomènes physiologiques tels que le prélèvement d'eau, de nutriments, la photosynthèse, l'allocation de matière, la sénescence avec principalement un focus sur les ressources en carbone et en azote et leur distribution dans la plante. Tous ces processus affectent la croissance végétale qui est par la suite représentée. Les PBM ne prennent par contre pas en compte la géométrie, la disposition dans l'espace des organes végétaux. Ils ont été développés dans de très nombreux cas, pour de très nombreuses plantes [Baey et al., 2014, Bouman et al., 1996, Brisson et al., 1998, Grossman and Dejong, 1994, Heuvelink, 1999, Marcelis et al., 1998].

Focus 6 (Un exemple de PBM : STICS).

Brisson et al. [1998] ont développé un PBM nommé STICS (Simulateur multi-disciplinaire pour les Cultures Standard) qui permet de représenter de nombreux processus comme la croissance de la plante (rendement et consommation en intrants) mais aussi les données du sol (balance en eau et en nutriments, les pertes en azote) [Brisson et al., 1998, 2008]. Il peut s'adapter à de nombreuses cultures (maïs, tomate, blé, betteraves...) et représenter un cycle de production ou plusieurs. La croissance de la plante est ici dirigée par l'accumulation de carbone (interception lumineuse par la canopée puis transformation en matière allouable à différents organes de la plante). La quantité d'azote de la plante varie elle en fonction de la quantité de carbone présente dans la plante et la quantité d'azote disponible dans le sol. Le temps est découpé en degré jours. STICS regroupe plusieurs modules, certains pour la plante (phénologie, croissance des tiges, rendement) et d'autres pour le sol (croissance des racines, balance en eau et en azote, transferts). Il existe également un module particulier pour prendre en compte plusieurs méthodes de cultures.

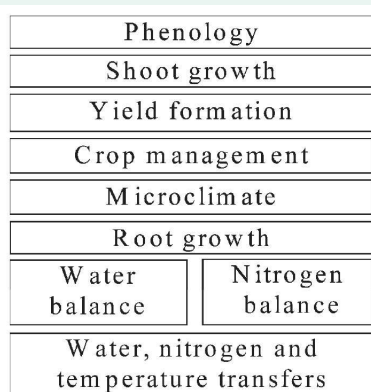


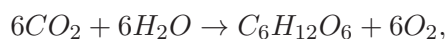
FIGURE 3.4: Les différents modules de STICS - Source : Brisson et al. [1998]

Les PBMS ont fortement contribué à une meilleure compréhension des plantes et de leur modes de fonctionnement. Ils ont permis de mettre en avant les différences dans les potentiels de production lorsque les paramètres culturaux, la température, la quantité d'apport nutritif, les espèces végétales changent mais aussi l'importance des paramètres phares tels que la photosynthèse dans la productivité végétale et l'effet de ses variations (liés à des changements génétiques) dans les propriétés internes des plantes.

Dans les paragraphes suivants, nous décrirons les modélisations choisies pour quelques uns des processus classiques pris en compte dans la croissance des plantes. Il est à noter que la littérature peut être très riche pour chacun de ces processus et nous ne présentons donc là qu'un échantillon de ce qui peut être trouvé. Il existe d'ailleurs des articles comparatifs qui permettent de retrouver les différentes modélisations dans un cadre plus ou moins général [Garbey et al., 2006, Marcelis et al., 1998, Verhoef and Egea, 2014].

La modélisation de l'interception de la lumière La plupart des modèles de plantes considèrent une accumulation linéaire de l'interception lumineuse et donc représente la relation entre biomasse créée et interception lumineuse de manière également linéaire. Cependant, cette méthode peut faire débat et plus particulièrement dans le cadre de culture en serres où les effets du CO_2 et de la température peuvent se faire sentir sur la linéarité de l'accumulation de l'interception lumineuse. Dans ce contexte, une méthode classique de représentation de l'interception lumineuse prenant en compte la surface foliaire mais également l'effet d'ombres réciproques, se base sur la loi de Beer-Lambert. De nombreuses modifications peuvent être apportées à cette équation en fonction de la diffusion de la lumière mais aussi, de l'échelle de mesure considéré (canopée ou feuille individuelle) ou la structure de la population végétale.

La modélisation de la photosynthèse Si l'équation biologique de la photosynthèse s'écrit



la plupart des modèles de photosynthèse brute (P_g) à l'échelle de la feuille ou de la canopée peut s'exprimer sous la généralisation suivante :

$$P_g = P_{g,max} * f(x)$$

avec $P_{g,max}$ la photosynthèse brute maximale potentiellement atteinte et x qui s'exprime sous la forme de $\frac{\epsilon H}{P_{g,max}}$ avec ϵ l'efficacité d'utilisation de la lumière initiale et H la quantité de radiations absorbées par surface foliaire [Gijzen, 1992, Pachepsky et al.,

1996, Thornley, 2002]. La fonction $f(x)$ varie elle de 0 à l'obscurité à 1 en pleine lumière. Il existe de nombreuses expressions de cette fonction mais la plus connue est l'hyperbole non rectangulaire :

$$f(x) = \frac{1 + x - \sqrt{(1 + x)^2 - 4x\theta}}{2\theta}$$

La position du point d'inflexion de la courbe est donnée par le paramètre θ qui peut varier de 0 (réponse rectangulaire légèrement arrondie) à 1 (réponse plus anguleuse de type Blackman). ϵ et $P_{g,max}$ sont respectivement liés au CO_2 et à la température. Ces deux effets sont pris en compte dans la plupart des modèles de photosynthèses soit au niveau canopée soit au niveau de la feuille individuelle.

Il existe un autre modèle de photosynthèse plus centré sur une approche biochimique du phénomène. Il s'agit du modèle de photosynthèse de Farquhar, publié pour la première fois en 1980 [Pachepsky et al., 1996]. Le but de ce modèle est tout d'abord de relier la biochimie et les échanges gazeux de la photosynthèse dans un unique modèle mathématique. L'équation de cinétique de la Rubisco (enzyme permettant la fixation du CO_2 lors de la photosynthèse) est mise en relation avec la stoechiométrie du cycle photosynthétique de réduction du carbon et le cycle d'oxydation du carbon par photorespiration et plus particulièrement de leurs demandes en énergie. Ce modèle de photosynthèse permet de prendre en compte la température et la teneur en dioxygène de manière à prévoir une température optimale pour la photosynthèse des feuilles en lumière saturée, qui augmente avec l'augmentation de la teneur en CO_2 . La photosynthèse des plantes en C_3 peut également être représentée par des modèles plus complexes s'appuyant en partie sur celui de Farquhar comme le modèle de Farquhar, von Caemmerer et Berry [Yin and Struik, 2009]. Les équations de ce modèle représentent l'évolution des niveaux de CO_2 et O_2 , la réponse de la photosynthèse au changement de radiation mais aussi aux changements de températures et d'alimentation azotée. La plupart des paramètres (efficacité d'assimilation du CO_2 en condition de lumière limitée ou saturante) habituellement calibrée de manière empirique peuvent être calculée à partir de ce modèle. Afin de relâcher certaines hypothèses de ce modèle (comme celles liées aux flux d'électrons), il existe en existe également une version "étendue" [Yin and Struik, 2009]. Il est aussi possible de le coupler à des modèles de conductance et de diffusion de CO_2 [Yin and Struik, 2009]. Cependant, la représentation de l'équation chimique de la photosynthèse peut être également faite par des modèles mathématiques plus simples tels que ceux de Hahn [1991]. Ce modèle repose sur trois équations différentielles dont deux concernent la photosynthèse (et une la respiration) : l'une pour la photosynthèse brute et la seconde pour la photorespiration.

Les plantes en C_4 où le CO_2 s'accumule dans les tissus le jour sous forme de malate, ont leur propre modèle de photosynthèse. Ce modèle prend en compte la diffusion du

CO_2 et sa saturation (sous la forme d'une courbe de Michaelis-Menten) mais aussi les variations d'activité des sites actifs de la photosynthèse (PSII) [Yin and Struik, 2009].

La modélisation de la respiration La plupart du temps la respiration dans la modélisation des plantes est décomposée en deux grandes catégories : la respiration de maintenance et la respiration de croissance. Bien souvent la respiration liée aux échanges des ions dans la plante est laissé de côté (ce qui est sûrement dû au manque de connaissance sur ce phénomène) [Marcelis et al., 1998]. La respiration qu'elle soit de maintenance ou de croissance est calculée grâce à un coefficient (de maintenance ou de croissance) appliqué respectivement à la biomasse sèche totale de la plante ou à son taux de croissance [Marcelis et al., 1998]. Lorsque l'on considère la modélisation d'une plante entière dépendant d'un ou de deux pools de matière (azote N et carbone C), il existe différents schémas de priorité entre la respiration de maintenance et celle de croissance. Le premier donne la priorité à la respiration de maintenance. Il s'agit des premiers modèles développés [Thornley, 1970]. Dans ces modèles, la maintenance est perçue comme une taxe prélevée sur la biomasse créée, le reste servant à la croissance avec une efficacité dépendante du coefficient de respiration de croissance. Cela peut se traduire par des équations du type :

$$R = (1 - Y_G)P + Y_G k_m M$$

avec Y_G le rendement de croissance (ratio entre la matière produite et la matière utilisée pour la croissance), P le taux de matière disponible, M la biomasse sèche de l'organe ou de la plante entière et k_m le coefficient de maintenance. Le second modèle repose sur une différenciation entre la biomasse disponible (le substrat représenté par P dans le premier modèle) et la biomasse réellement créée. Cela donne une priorité à la respiration de croissance. L'équation est la même que le modèle précédent à l'exception faite que M représente exclusion la biomasse créée. La respiration de croissance a lieu en premier puis la respiration de maintenance s'effectue sur la biomasse créée (c'est à dire M). Le troisième modèle décompose la matière en une partie dégradable et une partie non dégradable. La respiration de maintenance ne s'applique alors qu'à la partie dégradable de cette matière. La respiration de croissance est alors issue de la différence entre le processus de respiration globale et cette composante de maintenance.

La modélisation de l'allocation de la matière L'allocation de matière dans la plante est un processus très important dans la croissance même si globalement mal compris. Cinq concepts de modélisation ont donc été développés afin de représenter ce phénomène. Le premier de ces concepts est appelé allométrie descriptive et se base

sur des coefficients d'allocation prédéterminés (souvent en lien avec les croissances relatives des différents organes). Cette méthode est hautement empirique et ces coefficients dépendent fortement des conditions environnementales souvent oubliées dans les modélisations. La seconde méthode de représentation est l'équilibre fonctionnel. Il existe un équilibre entre les fonctions d'absorption aux niveaux des racines et aux niveaux des feuilles. Cet équilibre peut permettre de traduire l'allocation de matière au travers de la plante car celle-ci dépend de cet équilibre entre racine/feuille. Cependant, si cette méthode indirecte est efficace pour traduire les échanges entre la partie souterraine et la partie aérienne de la plante, elle est plus délicate à appliquer entre différents organes car les mécanismes sous-jacents sont plus complexes. La troisième méthode de représentation des flux de matière dans la plante est à mi-chemin entre une méthode empirique et une méthode plus complexe. L'approche canonique est construite sur des équations différentielles non linéaires à partir d'une étude qualitative des flux de carbone et des variables l'influençant dans la plante. Cependant, peu de modèles incluent ce type de représentation d'allocation. La quatrième modélisation des flux de matière de la plante se base sur un principe souvent utilisé : la force puits des organes. Celle-ci, mesurée à partir de la capacité potentielle de croissance ou d'accumulation d'assimilats de l'organe, permet de déterminer la fraction de biomasse à allouer à ce dernier. Une notion de hiérarchie peut également être ajoutée à cette notion de force puits. La plupart des exemples reprenant cette modélisation d'allocation sont des exemples de modèle de plante où le rendement se calcule en force reproductive (concombre, poivron, tomate, pêche...) [Marcelis et al., 1998]. La dernière méthode est la plus complexe d'un point de vue physiologique. Il s'agit des modèles de transports-résistances qui représentent la formation des assimilats mais aussi leurs transports au travers de la plante et leur utilisation par les différents organes. La plupart de ces modèles s'appuie sur des notions de pression osmotiques et de cinétique de type Michaelis-Menten. Malgré sa complexité et la difficulté de calibrer les paramètres utilisés, le modèle de transport-résistance a été utilisé pour simuler la distribution des assimilats entre les racines et les tiges des jeunes tomates [Thornley, 1976].

Les modèles incluant de la structure en plus de la physiologie, les FSPMs

Ce n'est qu'à la fin du XX^e siècle que la modélisation des plantes s'intéresse au développement végétal par le biais de deux types de travaux différents : les modèles architecturaux et les modèles géométriques. Les modèles architecturaux, développés par Hallé et Oldeman, sont nés d'une adaptation de la classification des inflorescences à l'étude du branchage tout entier des arbres Hallé et al. [1978]. Les modèles architecturaux peuvent être définis comme un ensemble de formes définies, c'est à dire d'architectures de plante, s'étendant de la germination à la floraison, en fonction des conditions de croissance et du

patrimoine génétique de la plante considérée. Il ne s'agit donc pas de visions statiques mais bien dynamiques avec la mise en place séquentielle de l'organogenèse depuis les méristèmes qui peut être soumise à des variations en fonction du contexte de croissance. Les modèles de géométrie informatique quant à eux, se sont appuyés sur une grammaire créée par Aristid Lindenmayer ou L-système [Prusinkiewicz and Lindenmayer \[1990\]](#). Cette grammaire permet la représentation du développement des méristèmes, leur ramification et leur différenciation. Cette approche convient parfaitement aux herbacées et a été adaptée pour les arbres fruitiers.

Focus 7 (Les L-systèmes).

Les L-systèmes ont été créés par Lindenmayer en 1968 puis utilisés dans la description de la croissance et la multiplication des plantes et des bactéries [[Prusinkiewicz and Lindenmayer, 1990](#)]. Un L-système est une grammaire formelle permettant de décrire la croissance par exemple, d'une plante par un ensemble de règles très simples^a.

Dans le cadre d'un L-système, chaque composant d'une plante (feuille, tige, noeud, fleurs, fruits) est représenté par un module qui se définit par plusieurs paramètres (longueur, poids, couleur, forme, âge...). Un module feuille peut par exemple s'écrire :

$$[L(\text{age}, \text{longueur})].$$

La plante entière est donc une suite de modules ayant chacun ses caractéristiques propres. Les notions de géométrie des organes sont incorporées à ces modules sous la forme de symboles. Ainsi, un angle de 60° sur une feuille prendra la forme de : $[\&(60)L(\text{age}, \text{longueur})]$.

Un L-système est basé sur la notion de ré-écriture des modules. À chaque itération, le module est ré-écrit afin de visualiser son évolution selon la règle générale :

$$\text{module initial} : \textit{condition} \rightarrow \text{nouvel module}.$$

où la condition inclut les règles logiques nécessaires à la modification de ce module. Par exemple, si une feuille dépasse un certain âge (5 pas de temps par exemple), sa taille augmente d'une certaine valeur (0.1 cm par exemple). Dans le cadre d'un L-système, cette évolution s'écrit :

$$L(\text{age}, \text{longueur}) : (\text{âge} \geq 5) \rightarrow L(\text{age}, \text{longueur} + 0.1).$$

De la même manière, la création d'une feuille L par une tige S peut par exemple s'écrire :

$$S(\text{age}, \text{longueur}) : \rightarrow S(\text{age}, \text{longueur})[L(\text{age}, \text{longueur})].$$

Dans le cadre d'une plante, le premier module est souvent celui de l'apex. À chaque itération, un ensemble de règles de développement lui est appliqué et en fonction des conditions, ces règles font apparaître des tiges, des feuilles ou encore des fruits.

^a. Pour plus d'informations sur le fonctionnement des L-systèmes, voir le site d'Accromath : <http://accromath.uqam.ca/2013/09/l-systemes-les-equations-des-plantes/>

La réunion entre les PBM et les modèles de développement a donné lieu à l'apparition d'un nouveau type de modèle : les "fonctionnel and structural plant model" ou FSPM

ou encore plantes virtuelles Cieslak et al. [2011], Drouet and Pagès [2007], Guo et al. [2011], Perttunen et al. [1998], Vos et al. [2007b]. Ces modèles compartimentaux complexes décrivent l'évolution dans le temps l'architecture ou la structure 3-D des plantes dont la croissance est dirigée par les processus physiologiques classiques, dépendant des conditions environnementales [Buck-Sorlin et al., 2009]. En tant que modèle compartimental, les plantes sont découpées en métamères et répondent aux variations de l'environnement de croissance par des changements de croissance (photosynthèse, allocation de matière...) mais aussi de structure (orientation des nouvelles branches/organes, mise en dormance des bourgeons...).

Différentes questions se posent lors de la création d'un FSPM : tout d'abord quel est le modèle architectural habituel de l'espèce considérée, souvent rapporté aux travaux de Hallé et al. [1978] ; puis quand apparaissent les différents organes et existe-t-il un ordre prédéfini à leur apparition. Ce dernier questionnement s'appuie bien souvent sur la notion de 'RPN' ou 'nombre relatif de phytomère'. Cette recherche en amont de la création d'un modèle de type FSPM laisse sous-entendre l'existence de nombreuses données descriptives sur le type d'organe, ses caractéristiques globales mais aussi les temps d'organogenèse. L'acquisition de ces données peut s'avérer complexe et couteuse en fonction de la plante considérée [Van der Heijden et al., 2007]. En plus de ces données de géométrie et de développement, des données supplémentaires peuvent être nécessaires pour décrire les différents processus repris par le modèle. Le premier des processus à devoir être décrit est l'acquisition de lumière. Pour cela, la plante peut être décomposée selon différents niveaux : soit en un ensemble de polygones dont chacune des coordonnées est connues, soit en volumes ou voxels dans lesquels les quantités de biomasse foliaire ainsi que ses caractéristiques sont décrites [Godin, 2000]. L'absorption de la lumière de ces différents composants est ensuite calculée selon des algorithmes variés (méthode de Monte Carlo, radiosité) qui commencent cependant tous avec la définition et l'émission d'une source de lumière. Les processus classiques des PBM peuvent également être inclus dans un modèle de type FSPM (photosynthèse, respiration allocation de matière...)[Lacointe, 2000].

Les FSPMs sont particulièrement utilisés dans l'analyse, la décomposition, la meilleure compréhension de certains processus en lien avec la structure spatiale de l'environnement, comme par exemple les phénomènes de compétition intra ou interpopulation ou encore des problèmes d'interception lumineuse dans une canopée (avec les différentes stratégies de branchage ou de tillage en fonction de l'espèce considérée) [Vos et al., 2010]. En effet, les plantes ont mis en place différentes stratégies d'adaptation de leur architecture dans le cadre de compétition : création de nouvelles branches ou de nouvelles talles, changement de la taille, de la longueur, de la masse, de l'angle de la longévité

des feuilles, etc...Cependant, ils peuvent aussi être utilisés pour digitaliser des structures existantes, analyser des données collectées et pour reconstruire le plus fidèlement possible des structures réelles *in silico* [Vos et al., 2010].

Focus 8 (Un exemple de FSPM : GreenLab).

Greenlab est un modèle mathématique discret de type FSPM qui fournit une représentation dynamique de la morphogenèse et de l'architecture des plantes [Baey et al., 2014, Kang et al., 2008a, LeTort, 2008, Rostand-Mathieu, 2006, Yan et al., 2004]. Il se veut également capable de représenter la plasticité d'un phénotype en fonction des ressources disponibles si tant est que cette plasticité s'exprime par des variations de biomasse végétale. Il se veut suffisamment générique pour être utilisé sur des herbacées ou des arbres. Cependant, le modèle n'est pas un modèle mécaniste et la plupart de ses hypothèses restent purement empiriques et construites sur peu de règles mathématiques.

Le modèle s'organise selon deux notions principales : celle du temps thermique et du cycle de croissance et celle de la topologie. Le cycle de croissance sur base thermique sert d'incrément pour le fonctionnement du modèle : il définit la production de nouveaux organes, la fabrication de biomasse et son partitionnement. L'organisation topologique est elle basée sur les organes de la plante qui peuvent être décrits en tant que phytomères (un entrenoeud et un bourgeon terminal). L'organogenèse depuis la germination jusqu'à la maturité est représentée par un automate calibré sur ces deux notions.

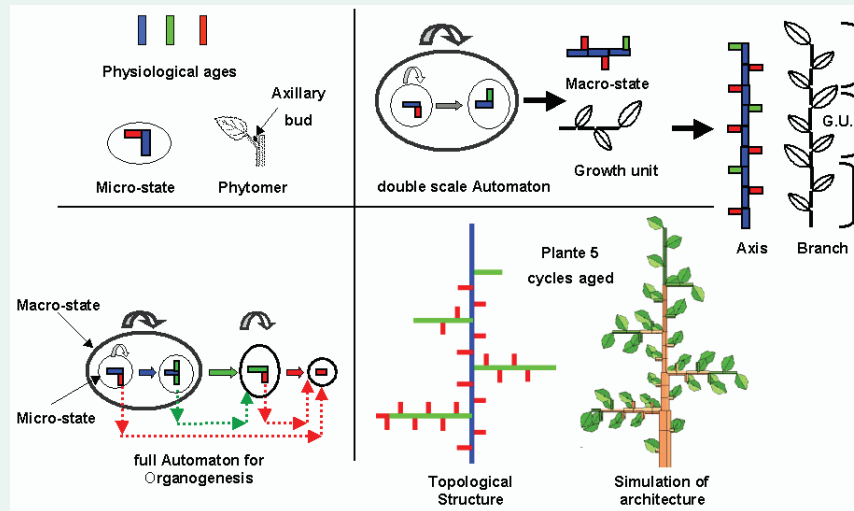


FIGURE 3.5: Automate de construction d'architecture de GreenLab - Source : X. Zhao

La biomasse végétale fraîche est calculée à partir de la transpiration (l'efficacité de la transpiration est supposée constante) sous une hypothèse de non limitation en eau. La biomasse est par la suite distribuée aux différents organes de la plante en fonction de leur demande (force-puits sur une base allométrique), chacun des organes d'un même type étant considéré comme ayant les mêmes variations de force puits. Le modèle est entièrement calibré et estimé par des jeux de données morphologiques empiriques en utilisant différentes méthodes de calculs (méthodes inverses, méthode non linéaire...).

$$Q_n = E \sum_{i=1}^{t_\beta} \frac{N_{n-i+1}^L \sum_{j=1}^i \frac{p_L(j) Q_{n-(i-j)-1}}{D_{n-(i-j)}}}{\alpha + \beta \sum_{j=1}^i \frac{p_L(j) Q_{n-(i-j)-1}}{D_{n-(i-j)}}} \quad D_n = \sum_{o=B,P,I,C,F} \left(\sum_{i=1}^{t_o} p_o(i) N_{n-i+1}^o \right)$$

(a) Equation de création de biomasse (b) Equation de demande des puits

FIGURE 3.6: Principales équations du modèle GreenLab - Source : Kang et al. [2008a]

3.3.2 Les plateformes de simulation

La complexification des systèmes d'équations décrivant la dynamique de populations (tant de plantes que d'insectes) a mené à la création de plateforme de simulations. Ces plateformes permettent de construire des algorithmes informatiques complexes décrivant par exemple, la structure en 3D des plantes. Le premier modèle de ce type permettait de modéliser l'évolution de l'architecture d'une plante seule ainsi qu'au sein d'un paysage composé de plusieurs plantes [de Reffye et al., 1988]. Cette idée a été reprise par Barczy et al. [2008] afin d'intégrer les âges physiologiques des plantes mais aussi un référentiel pour les différents axes de plantes. AmapSim est donc un outil permettant de modéliser la structure d'une plante selon une base botanique solide et capable de produire des architectures particulièrement détaillées.

D'autres plateformes de simulation se basent principalement sur l'utilisation des L-systèmes Prusinkiewicz and Lindenmayer [1990] (et voir focus 7). C'est par exemple le cas du logiciel L-Studio/Vlab¹ ou encore celui de GroImp [Vos et al., 2007a]. Grâce aux L-systèmes, le développement des plantes est dirigé par un ensemble de lois informatiques plus ou moins souples et interconnectées. GroIMP (growth-grammar-related interactive modeling platform) est, par exemple, basée sur les RGG (relational growth grammar), une simplification des "L-systems" [Hemmerling et al., 2008]. GroIMP constitue un des multiples outils de modélisation de ces modèles structure-fonctions. GroIMP permet de modéliser, de visualiser et d'interagir avec des objets. Cette plateforme est celle décrite et utilisée dans le chapitre 6.

Un autre exemple actuel de ce type de plateforme de simulation est AMAPstudio [Griffon and de Coligny, 2014]. Il s'agit d'une plateforme dédiée à la topologie et la structure des plantes. Ces plantes peuvent être prises individuellement ou intégrées dans un paysage complet, composé d'une ou plusieurs espèces. Dans ce but, la plateforme se décompose en deux outils différents, Xplo et Simeo qui se concentrent respectivement sur la modélisation des plantes seules et la modélisation des paysages. Ces deux outils sont très interactifs et permettent d'importer, de vérifier, d'éditer, de visualiser et d'exporter des données sur la structure des plantes. Outre la topologie et la structure, AMAPstudio permet également d'intégrer des modèles individuels de croissance des plantes selon le même formalisme que Capsis, une plateforme de modélisation forestière [Dufour-Kowalski et al., 2012]. AMAPstudio ne comporte pas de modèle fixe mais peut intégrer différents modèles temporaires en fonction de la demande.

1. http://algorithmicbotany.org/virtual_laboratory/

Il existe également des modèles de simulations spécialisés permettant par exemple de visualiser l'interception lumineuse des plantes dans le cadre de modélisation statiques (VegeSTAR [Adam et al., 2004], ARCHIMED [Dauzat et al., 2006]).

3.3.3 D'autres exemples de modélisation complexe

Bien que la modélisation compartementale soit une modélisation très connue que ce soit du point de vue de la croissance des plantes ou de la dynamique de la population d'insecte, il existe d'autre type de modèles décrivant leur objet d'étude au travers de plusieurs équations. Par exemple, les modèles de métapopulation s'intéresse aux mouvements spatiaux et temporels entre différents patchs (différent géographiquement) d'une même ou de plusieurs populations. Un autre exemple de ces modélisations complexes est celui des modèles individus centrés, reprenant le concept de populations en les décomposant au niveau de leurs individus.

3.3.3.1 Les modèles de métapopulation

Les modèles de métapopulation incluent de multiples patchs de populations liés entre eux par des phénomènes de diffusion et dispersion [Hanski and Gilpin, 1991]. La métapopulation peut être constituée d'une unique espèce ou de plusieurs (on peut alors parler de méta-communauté). Les questions principales de cette modélisation repose sur la compréhension de la dynamique des différents patchs (extinction, extension,...). Le premier modèle de métapopulation a été proposé par Levins [Hanski and Gilpin, 1991]. Ce modèle est basé sur la notion de présence/absence. Ainsi si $p = 1$, tous les sites sont occupés par la population, si $p = 0$ tous les sites sont vides (la population s'éteint). Le modèle prend alors la forme de :

$$\frac{dp}{dt} = \text{taux d'immigration} - \text{taux d'extinction}$$

Le taux d'immigration représente le taux auquel les sites sont colonisés par l'espèce considérée alors que le taux d'extinction représente le taux auquel les sites se vident. Le modèle de Levins s'écrit plus précisément :

$$\frac{dp}{dt} = ip(1 - p) - ep$$

où i et e sont les probabilités d'immigration et d'extinction.

Hanski [1982] a par la suite, lié la probabilité d'extinction d'un patch à la présence régional de la population. Cette dépendance a permis de faire apparaitre l'effet "sauvetage" des patchs c'est à dire la possibilités pour des émigrants de patchs proches de

diminuer la probabilité d’extinction d’un patch. Ce modèle prédit une distribution bimodale connue sous le nom de l’hypothèse ”coeur-satellite” [Gotelli, 1991]. Ces premiers modèles et leurs hypothèses ont été largement utilisés [Cornell and Ovaskainen, 2008, Moilanen, 2004, Ovaskainen and Hanski, 2001]. Cependant, il existe un autre type de modèle de métapopulation : ce sont les modèles de métapopulation structuré (Structured Metapopulation models ou SMMs en anglais) [Gyllenberg and Hanski, 1992, Hilker et al., 2006, Smith et al., 2014]. Dans ce type de modèle, le nombre d’individus, leurs naissances, leurs morts et leurs migrations sont directement représentés. Si les paramètres des SMMs sont plus facilement abordables (taux de naissance, de mortalité et de migration) que ceux des modèles classiques de métapopulation (taux de colonisation et d’extinction). Cependant, ils reposent parfois sur des hypothèses peu réalistes comme l’homogénéité des flux entre les différents patches. Cette modélisation de métapopulation peut être utilisée à des fins de contrôle biologiques des insectes [Gilioli et al., 2013, Moulay and Pigné, 2013].

3.3.3.2 Les modèles individus centrés

L’approche individus centrée (Individual-Based Models ou IBMs en anglais) s’est principalement développée à la fin des années 90 bien que son origine semble remonter aux années 60 [DeAngelis and Mooij, 2005]. Ces modèles s’appuient sur des parallèles en économie et sciences sociales, les systèmes multi-agents ou encore l’intelligence artificielle et les modèles particuliers de la physique [Beslon, 2008]. Selon Grimm and Railsback [2005], il n’existerait pas de définition absolue des IBMs [Roughgarden, 2012]. Les IBMs simulent des populations ou des ensembles de populations en les décomposant à un niveau local, c’est à dire en individus (ou groupe restreint d’individus). Chaque individu interagit de manière indépendante avec son environnement et avec les autres individus. La dynamique globale de la population émerge donc naturellement des ”choix” de chaque individu. Différents processus peuvent être pris en compte dans le cadre des IBMs : la variabilité spatiale, le détail du cycle de vie de chaque individu, les variations comportementales, l’apprentissage et l’évolution. Griebeler and Gottschalk [2000a] a ainsi mis en place un IBM afin de déterminer l’importance des habitats sous-optimal dans la survie des dectinelles chagrénées, *Platycleis albopunctata*. Son modèle est en fait constitué de deux sous modèles : l’un pour la croissance démographique des dectinelles qui dépend principalement de la température et le second pour la simulation de deux zones de reproduction distinctes. Ce modèle a permis de mettre en évidence que la présence d’un environnement sous-optimal encerclant une zone favorable à la reproduction permettait de diminuer de près de 50 % la population de dectinelles. Ce même modèle avait déjà été utilisé afin de déterminer l’impact des hypothèses de températures

sur l'évolution des populations de dectinelles [Griebeler and Gottschalk, 2000b]. Myers [1976] ont également utilisé un IBM afin de déterminer les changements de comportement de ponte en présence d'habitat dispersé ou non. Griebeler and Seitz [2002] ont développé un IBM pour déterminer les conditions de conservation de l'azuré du serpolet. Le modèle prend en compte la spécificité de ce papillon à savoir que les larves dépendent des fourmis pour leur survie. Dans la plupart des cas d'IBMs, la méthode numérique de résolution des modèles se base sur du Monte-Carlo [Griebeler and Gottschalk, 2000a,b, Griebeler and Seitz, 2002]. Cependant, il existe une méthode d'analyse des modélisation individu-centrée appelée modélisation orientée mécanisme qui permet d'optimiser le réalisme des modèles en terme de structure et de complexité [Piou et al., 2009]. En effet, la plupart du temps la compréhension d'un mécanisme à une échelle donnée ne permet pas de comprendre l'intégralité d'un processus ou d'une population [Grimm et al., 2005]. La modélisation orientée mécanisme permet de prendre en compte les effets d'échelle, d'aborder des modélisations de type individus centrée par une approche d'aggrégation de connaissances, et de détailler les différents processus pris en compte dans la modélisation [Grimm et al., 1996].

3.3.4 Récapitulatif de la section

Les modélisations détaillées d'objet tels que les plantes ou les populations d'insectes sont des systèmes plus complexes que les modélisations théoriques et globales. Elles reposent sur des systèmes de plusieurs équations représentant les différents processus qui dirigent le système biologique. Si certaines d'entre elles peuvent encore être étudiées d'un point de vue mathématique (comme les systèmes d'équations différentielles des modèles compartimentaux), d'autres telles que les modèles de simulation sont beaucoup plus compliqués à étudier. Cependant, les outils informatiques peuvent apporter une aide précieuse, permettant de visualiser les résultats de la modélisation. Chacun des types de modélisations détaillées s'attarde sur un aspect plus ou moins précis de l'objet représenté. Cette spécialisation peut rendre leur couplage avec d'autre type d'équations plus ou moins complexes.

3.4 La modélisation couplée

Jusque là, il n'était question que d'un objet (plante ou insecte) modélisé soit de manière globale (une équation), soit de manière détaillée (plusieurs équations). Cependant, il existe de très nombreux modèles couplant des populations de plantes entre elles (comme évoqué dans le paragraphe sur les métapopulations 3.3.3), des populations d'insectes entre elles et même des populations de plante en interactions avec des insectes. Comme

vu dans les sections précédentes, ces couplages peuvent faire intervenir des équations globales (une seule équations par objet) ou plusieurs équations détaillées représentant chacun des protagonistes.

3.4.1 Les modèles de type proie-prédateur et leurs dérivés

Les modèles d'interactions entre populations sont donc également particulièrement connus, avec des modèles classiques tels que ceux de Lotka-Volterra [Bacaer, 2011, Harrison, 2013, Kostitzin, 1937, Volterra and Brelot, 1931] qui peuvent représenter des relations proies/prédateurs, de compétition voire même de coopération. Ces modèles reposent sur au minimum deux équations différentielles pour chacun des deux compartiments. Dans ce type de modélisation, il s'agit souvent de coupler deux équations globales ce qui donne d'un point de vue général :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) - g(\cdot)y, \\ \dot{y} = h(\cdot)y - m(\cdot)y. \end{cases} \quad (3.3)$$

Les proies sont soumises à une fonction de croissance ($f(x)$) qui peut prendre différentes formes [Nundloll, 2010] (voir la section 3.2.1) et les prédateurs à une loi de mortalité ($m(\cdot)$). L'interaction entre les deux populations se fait sous la forme des réponses fonctionnelles ($g(\cdot)$) et numériques ($h(\cdot)$) [Solomon, 1949]. La réponse fonctionnelle (le nombre de proies tuées par prédateur et par unité de temps) peut être soit dépendante de la densité des proies mais indépendante de celle des prédateurs (courbe de Holling par exemple [Holling, 1961]; soit directement dépendant de la densité de prédateur [Arditi and Ginzburg, 1989, Beddington, 1975, DeAngelis et al., 1975]. Ainsi, Beddington [1975] met en avant les possibles interférences entre les prédateurs (R) dans l'équation d'efficacité de recherche des proies (E) :

$$E = \frac{a}{1 + at_h N + bt_w R}$$

où a est le taux d'attaque, b , la fréquence de rencontre d'une proie, t_h le temps perdu à manipuler la proie, t_w le temps perdu entre deux proies et N le nombre de proies. La réponse numérique (l'augmentation de la population de prédateur due à la consommation de proies) peut également être représentée par trois courbes de Holling [Holling, 1961]. Ces modèles ont été largement utilisés afin de déterminer les conditions de co-existence ou d'exclusion des populations d'insectes. Ainsi, Edmunds [2007] présente un modèle discret structuré en âge avec deux espèces compétitives basé sur un modèle lpa :

$$l_{t+1} = ba_t \exp^{-c_{el}l_t - c_{ea}a_t}, p_{t+1} = l_t(1 - \mu_l), a_{t+1} = p_t \exp^{-c_{pa}a_t} + a_t(1 - \mu_a)$$

avec l_t le nombre de larves, p_t le nombre d'individus qui ne se nourrissent pas (nymphes, pupes,...), a_t le nombre d'adultes sexuellement actifs, le paramètre b représente la natalité des larves, les paramètres μ leur mortalité et les paramètres c les taux de cannibalisme. Il met en évidence l'importance des conditions initiales dans l'existence de bassins d'attractions qui déterminent les notions de co-existence ou d'exclusion. Ce type de modélisation de la compétition des espèces a également donné lieu à la modélisation des contrôles biologiques [Mills and Getz, 1996, Nundloll, 2010]. En effet, les contrôles biologiques sont principalement basés sur l'utilisation d'espèces prédatrice ou parasites des ravageurs afin d'en contrôler la population (voir section 2.3.2). Il est à souligner l'absence souvent complète d'un compartiment plante dans cette modélisation du contrôle.

Découlant plus ou moins directement des relations de type Lotka-Volterra, la modélisation de type hôte-parasite est l'une des modélisations les plus répandues lorsque l'on considère les interactions plantes-insectes. Principalement basée sur des lois de Holling, elle peut intégrer plus ou moins de raffinements (toxicité, impact de la qualité nutritionnelle des plantes, intervention d'un troisième étage trophique sous la forme de prédateurs...) mais repose la plupart du temps sur des équations globales. Par exemple, Kang et al. [2008b] décrit l'étude d'un modèle mathématique discret sur la dynamique plante-herbivore (qui est ici un insecte : la spongieuse *Lymantria dispar* L.) sur la base du système suivant, dérivé du modèle classique de Nicholson Bailey [Horne and Bailey, 1991] pour les hôtes-parasitoïdes :

$$\begin{cases} P_{n+1} = \lambda P_n g(P_n) f(H_n), \\ H_{n+1} = c \lambda P_n g(P_n) [1 - f(H_n)]. \end{cases} \quad (3.4)$$

avec P pour la population de plantes, H pour la population d'herbivores, et $f(H_n)$ la fraction des herbivores parasités qui survit.

Il met en évidence deux stratégies de contrôle (soit réduire la population de ravageur, soit augmenter le taux de croissance végétatif de la plante). Feng et al. [2008] et Feng et al. [2011] décrivent également un système plantes-insectes sous la forme hôte-parasite mais avec une réponse fonctionnelle de type Holling 2 modifiée

$$C(N) = f(N) \left(1 - \frac{Tf(N)}{M}\right).$$

Ainsi, cette nouvelle réponse fonctionnelle prend en compte un impact négatif des plantes sur les ravageurs $(1 - \frac{Tf(N)}{M})$ qui peut dépasser l'impact positif lié à l'apport nutritif végétal lors de forts taux de toxicité. Les auteurs décrivent alors deux types de comportement face à cette toxine : soit les herbivores sont capables de réguler cet apport nocif soit ils ne le peuvent pas. Les conséquences de ces deux comportements sont étudiés dans

des diagrammes de bifurcation. Ainsi, pour des taux de consommation relativement bas, l'effet toxique a tendance à augmenter les risques de cycle limite de type "paradoxe de l'enrichissement" alors qu'à fort taux de consommation, cette probabilité est diminuée. Ces études ont également été étayés par d'autres travaux [Li et al., 2006, Liu et al., 2008].

D'autres modèles s'appuient également sur des relations de type proie prédateur ([Allen et al., 1993] et les références associées) mais couplent des équations complexes de type compartemental. Le modèle de Gutierrez et al. [1985] reprend par exemple les effets des herbivores sur les différentes allocations de matière dans la plante (ici la vigne), sur la base du modèle de McKendrick von Foerster [Kermack and McKendrick, 1927, McKendrick, 1925]. Allen et al. [1993] et Allen et al. [1991] considèrent l'impact du foreur de sarment de la vigne (*Amphicerus bicaudatus*) sur un vignoble (l'échelle est donc ici celle de la population contrairement aux deux modèles cités précédemment). La population de ravageurs est découpée en trois classes (selon l'impact sur le matériel végétal) tandis que les équations de type proie-prédateur sont modifiées afin de prendre en compte les spécificités de cette interaction foreur de sarment de vigne et vigne. Ce modèle est utilisé à des fins de contrôle de populations.

Les équations à retard peuvent aussi être utilisées afin de modéliser les interactions entre plusieurs antagonistes. Par exemple, Sun et al. [2014] présente un modèle à retard afin de mieux comprendre les invasions importantes d'insectes ravageurs. Le modèle couple une équation de réaction diffusion des herbivores à une équation de retard représentant les réactions de défenses des plantes. Ce modèle permet de mettre en évidence une valeur seuil déterminant l'occurrence de l'invasion.

Une autre branche de la modélisation des interactions plantes-insecte phytophage s'oriente plus particulièrement sur la théorie écologique classique de consommateur-ressource [Murdoch et al., 2003]. Les ressources sont des facteurs biotiques ou abiotiques qui permettent la croissance la population de consommateur selon leur disponibilité. Ces ressources peuvent être des individus à part entière (proie), des portions d'individus (feuilles d'une plante) ou un apport produit par des individus (nectar). Les consommateurs diminuent ces ressources mais la situation peut être soit bi-directionnelle, soit unidirectionnelle soit même indirecte (c'est à dire par l'intermédiaire d'une troisième entité dont le consommateur et la ressource dépendent) [Holland and DeAngelis, 2009]. Cette théorie permet d'englober de nombreuses situations dont les dynamiques peuvent être diverses : stabilité ou non, extinction locale mais régulation à plus haute échelle...La modélisation de type consommateur-ressource a ainsi permis de mettre en évidence différentes situations telles que les situations antagonistes entre les deux protagonistes mais également des situations de type mutualiste [DeAngelis and Huston, 1993, Holland and DeAngelis,

2009, 2010, Wang and DeAngelis, 2012, Wang et al., 2011]. Ces derniers modèles sont bien souvent des adaptations de modèles de type Lokta-Volterra [Volterra and Brelot, 1931] et prennent la forme générale de :

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1[r_1 + c_1 f_1[R_2(N_1, N_2)] - q_1 g_1[R_1(N_1, N_2)] - d_1 N_1, \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2[r_2 + c_2 f_2[R_1(N_1, N_2)] - q_2 g_2[R_2(N_1, N_2)] - d_2 N_2. \end{cases} \quad (3.5)$$

avec r les taux de croissances, la fonction f le gain apporté par l'interaction et la fonction g les couts de cette interaction.

Néanmoins, la modélisation consommateur-ressource bien que pouvant être appliquée au cas plante-herbivore n'est pas totalement spécifique à ce cas.

3.4.2 Les modèles de simulation

La modélisation couplée se retrouve également dans les modèles de simulations. Ces modèles sont utilisés dans le cadre de l'épidémiologie ou la mise en évidence de perte de rendement chez les plantes. Ils couplent souvent des équations complexes de plantes à des équations plus globales d'insectes ou même à des modélisations d'insectes structurées en âge. Les modèles de simulations sont des modèles conçus principalement pour répondre à des questionnements précis sur des systèmes biologiques bien définis. Ils sont utilisés pour tester des scénarios de contrôle et de lutte, pour explorer certaines hypothèses difficilement testables d'un point de vue expérimental ou pas encore mises au point, ou pour l'étude de sensibilité de certains paramètres des systèmes biologiques. Ils nécessitent une bonne compréhension du système biologique ainsi que du questionnement auxquels ils se rattachent. Les modèles de simulation sont également des outils éducatifs performants.

L'association du système d'équation de Manetsch de 1976 et du modèle de flux énergétique (pool de carbone) a permis le développement des premiers modèles de simulations sur coton, pommier, niébé, vigne et manioc ([Bonato, 1995] et les références associées). Par exemple, Bonato [1993] a développé un modèle à deux compartiment, l'un pour la plante (manioc) et l'autre pour le ravageur (acarien vert et rouge). Du point de vue de la plante, le suivi est effectué sur la dynamique de la biomasse sèche des feuilles, tiges, racines non tubérisées, tubercules et fruits, ainsi que sur le nombre de fruits et de feuilles. Du point de vue des ravageurs, seuls le nombre d'oeufs et de stades mobiles sont suivis. L'interaction se fait par détournement d'une partie des assimilés destinés à l'origine à la reproduction. Il s'agit donc ici d'un couplage complexe.

D'autres modèles de simulation ont également été développés dans le but d'intégrer les attaques de ravageurs au fonctionnement de la plante et plus particulièrement à

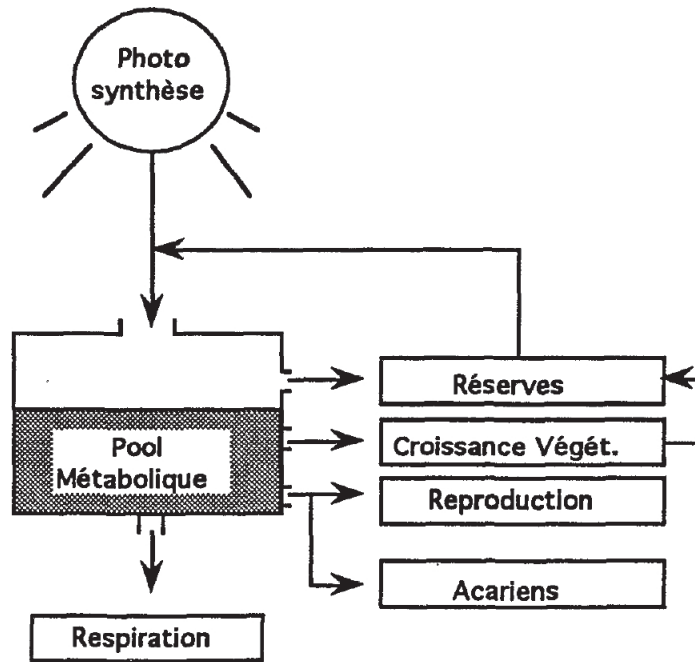


FIGURE 3.7: Modèle de pool métabolique des assimilats. Les flèches indiquent les flux de masse.

l'élaboration du rendement. Ainsi, [Aggarwal et al. \[2006\]](#) ont créé InfoCrop, un modèle dynamique générique couplant une description complexe de la plante à des équations plus globales afin de répondre à cette question. Ce modèle intègre l'effet du climat, de la variété, du sol, des ravageurs et des pratiques culturales sur la dynamique des nutriments dans le sol et dans la plante. Sa structure, contenant les processus clés de la croissance des plantes et de leur interactions avec l'environnement, est basée sur le modèle Sucros et ses dérivés [[van Laar and Goudrian, 1997](#)]. Les modèles de simulation ont aussi été utilisés pour comparer différents scénarios de management des cultures [[Grechi, 2008](#)] ou de régime alimentaire des herbivores [[Hutchings and Gordon, 2001](#)].

3.4.3 Les modèles couplés spatialisés

L'hétérogénéité spatiale est un phénomène répandu dans le cadre de la modélisation hôte-parasite (ou proie-prédateur). Elle peut tout aussi bien prendre la forme de scénarii de parasitisme différents [[Hassell, 2000](#)], de division de l'habitat [[Hanski and Ovaskainen, 2000](#), [Lutscher et al., 2005](#)], ou encore de processus de dispersion [[Briggs and Hoopes, 2004](#)]. Selon le processus pris en compte, il existe différents types de modélisations : les modélisations par patchs [[Kang and Armbruster, 2011](#)], les modélisations de réaction-diffusion [[Medvinsky et al., 2004](#), [Zhang and Li, 2014](#)], l'approche par métapopulations et les modèles basés sur les flux [[Edelstein-Keshet, 1986](#), [Lopes et al., 2007](#)].

Cette dernière approches combinent le concept de métapopulation et celle de la structuration en âge des populations d'insectes. Ce type de modélisation a été utilisé, par exemple, par [Lopes et al. \[2007\]](#) dans un contexte d'environnement spatialement hétérogène afin de démontrer l'efficacité d'un contrôle par parasitoïdes (*Lysiphlebus testaceipes*) sur les pucerons (*Aphis gossypii*) en serre de melon. Il a également été repris par [Edelstein-Keshet \[1986\]](#) qui décrit la fréquence de distribution de la qualité nutritionnelle des plantes (quantité de fibres, d'azote, de composés de défense...) en fonction de la densité de ravageurs par un système d'équations différentielles. Bien que cette qualité nutritionnelle dépende fortement de l'âge physiologique de la plante, elle peut également varier lors d'une attaque d'herbivore. Par exemple, la tordeuse grise du mélèze induit une augmentation de la quantité de fibre dans les aiguilles du mélèze [[Edelstein-Keshet, 1986](#)].

Le concept de population sous la forme de patches couplé à un phénomène de dispersion des insectes est utilisé par [Kang and Armbruster \[2011\]](#). Ce travail reprend le modèle mathématique discret de [Kang et al. \[2008b\]](#). Le modèle est en fait décomposé en trois étapes différentes : la croissance de la plante, la dispersion des insectes et l'attaque des insectes. Le but de cette modélisation est d'étudier les modifications engendrées par les insectes sur la dynamique globale et locale de deux patches de plantes. En sus de ceci, un effet d'Allee est rajouté à un exemple de population de plantes afin de comprendre son influence. De la réflexion issue de cette modélisation découle des stratégies de contrôle des insectes.

Enfin, certains modèles de simulation peuvent également inclure des notions de spatialité. Ainsi, Cosmos [[Vinatier et al., 2009](#)] est un modèle stochastique, basé sur l'individu qui reproduit les mouvements locaux des adultes du charançon du bananier (*Cosmopolites sordidus*), le dépôt des oeufs par les femelles ainsi que le développement, la mortalité et l'attaque des larves. Ce modèle est principalement utilisé afin de concevoir des arrangements spatiaux des bananeraies et leur effets sur l'infestation du charançon du bananier.

3.4.4 Les modèles complexes

Il existe des modèles de dynamiques de populations prenant en compte des contraintes de croissance extérieures tels que le modèle de [Saudreau et al. \[2013\]](#) où le microclimat de la plante induit des modifications de développement de la population d'insecte. Ces travaux s'appuient sur un modèle biophysique couplant un modèle de distribution des radiations au travers de la canopée, un modèle biophysique traduisant le budget énergétique des mines et un modèle empirique représentant la température du ravageur (ici une larve

mineuse). Cet ensemble de modèles permet de (i) prédire la répartition spatiale des microclimates dans la plante (un pommier) en tenant compte de l'architecture de la plante mais aussi de la structure du verger et des conditions climatiques, (ii) de prédire la température à l'intérieur des mines et (iii) de simuler le temps de développement et la survie des larves en fonction de ces microclimates. Cette modélisation permet d'étudier au final les effets de différentes pratiques telles que l'élagage sur la population d'insectes ravageurs. Un autre modèle prenant en compte une contrainte extérieure sous la forme de la disponibilité en ressource et du coefficient de maturation des larves est le modèle de De Roos et al. [2007] évoqué précédemment.

3.4.5 Récapitulatif de la section

Les modèles couplés peuvent mélanger aussi bien deux équations simples dont l'étude mathématique peut encore être effectuée, que des modélisations déjà détaillées (avec plusieurs équations) telles que des modèles compartimentaux à des modèles individus centrés ou des modèles de métapopulations à des populations structurées en âge ou en classes physiologiques. La plupart du temps, ces modèles couplent deux équations de populations d'insectes ou de plantes afin de mettre en évidence des situations de compétition ou de prédation. Les modélisations de type plante-herbivore reposent en général sur des idées de prédation, intégrant l'impact des herbivores sur les plantes et moins souvent l'effet des défenses des plantes sur les herbivores. Néanmoins, il existe un autre pan des relations plante-herbivore qui a été laissés de côté jusque là. Il s'agit de la modélisation de la tolérance ou de la compensation. Ce type de modèles sera détaillé dans le chapitre suivant. Nous y présenterons également une modélisation couplée simple basée sur des modèles de type théorique (section 3.2.1) pour les compartiments plante et insecte. Dans le chapitre 6, nous nous concentrerons sur un autre type de modèle, informatique cette fois, construit sur une plateforme de simulations comme celles présentées dans le paragraphe 3.3.2.

Chapitre 4

Première approche : Un exemple de modélisation mathématique de la compensation

4.1 Introduction

La tolérance et sa compensation telles que présentées dans le chapitre 2 (section 2.4.3.1, page 42) sont des processus intéressants de défense des plantes tant d'un point de vue écologique qu'agronomique. Néanmoins, il est complexe de les saisir dans leur intégralité et de comprendre toutes leurs conséquences sur l'interaction plantes-insectes. Par exemple, Thomson et al. [2003] montrent que des plants de concombre attaqués par des escargots ont la capacité d'augmenter leur taux de photosynthèse. Cette augmentation peut conduire, sous certaines conditions (que nous présenterons un peu après) à une compensation complète de la biomasse végétative des plants. Poveda et al. [2010] observent quand à eux, une surcompensation dans la production de tubercules de plants de pomme de terre mis au contact de leur ravageur *Tecia solanivora* (1 à 20% des tubercules attaqués) qu'ils imputent à une amélioration du métabolisme de base. Agrawal [2000] va au delà de la simple observation de la compensation et présente, la tolérance et plus particulièrement la surcompensation (la production plus importante de biomasse végétative ou reproductive en présence de ravageurs) comme un mutualisme conditionnel, c'est à dire un mutualisme qui n'aurait lieu que sous des conditions environnementales particulières.

La compensation chez les plantes et plus particulièrement lorsqu'elle aboutit à des situations de surcompensation est encore malgré tout, débattue dans la communauté

scientifique. Outre la remise en cause de l'utilisation du terme "mutualisme" qui sous entendrait une notion de co-évolution [Belsky et al., 1993] (voir la section 2.4.3.2, page 43), l'idée même de la compensation conduisant à de la surproduction végétative et/ou reproductive est discutée tant d'un point de vue d'échelle que de terminologie. Brown and Allen [1989] démontrent qu'il existe un flou sémantique lié au terme de surcompensation et à sa définition. La plupart du temps, les auteurs ne définissent pas clairement s'ils parlent d'individus, de communautés ou d'écosystèmes complets ce qui amène à des confusions. Par exemple, Belsky [1986] définit la notion de compensation au niveau de la croissance d'un individu. Elle applique ensuite cette définition de la compensation individuelle à des études menées au niveau de la communauté ou de l'écosystème (grand pâturage) et prouve qu'il est impossible de mettre en avant une surcompensation. Or, il ne s'agit pas de la même échelle d'étude. De même, les conclusions faites au sujet de l'impact de l'herbivorie à une échelle de mesure (tant spatiale que temporelle) sont souvent reportées telles quelles sur les niveaux d'organisations inférieurs ou supérieurs. [Brown and Allen, 1989] décrivent par exemple que les notions de surcompensation chez les individus proviennent la plupart du temps d'études menées sur une communauté ou une population prouvant un effet positif des herbivores sur la communauté ou la population. Or un effet direct sur toute une communauté ne se traduit pas forcément sur chacun des individus qui la composent et vice et versa. Brown and Allen [1989] ajoutent également une composante temps à prendre en compte lorsqu'on parle de compensation. Une plante peut exprimer une compensation qui se traduit en surcompensation sur une certaine période (souvent à court terme) de temps puis en souscompensation (à long terme) [Brown and Allen, 1989]. La composante temporelle se retrouve également dans la date de l'attaque des herbivores en fonction de l'âge physiologique de la plante. Par exemple, si l'on reprend l'exemple évoqués plus tôt de Thomson et al. [2003] sur les concombres et les escargots : les auteurs démontrent que les plantes sont capables de compenser jusqu'à 80% d'herbivorie avant la floraison mais que cette capacité n'est pas maintenue lors d'une attaque d'herbivores après la floraison. La traduction de la compensation en surcompensation reste donc une notion floue fortement dépendante de l'échelle d'observation, tant d'un point de vue organisationnel (échelle de l'individu ou de la communauté) que temporel (effet à court ou long terme).

La mesure même de la compensation peut s'avérer complexe. En effet, la présence d'une capacité de compensation chez une plante n'aboutit pas forcément à la compensation complète de la perte liée aux herbivores ou à une surcompensation végétative et/ou reproductive. Par exemple, lorsqu'une plante compense, c'est à dire lorsque son taux de croissance ou de reproduction augmente par rapport à une plante non attaquée, elle peut malgré tout présenter une biomasse végétative et/ou reproductive cumulée inférieure à

celle d'une plante non attaquée car le taux d'herbivorie subi est plus important que le gain en taux de croissance ou de reproduction [Belsky, 1986, Brown and Allen, 1989].

La compensation et plus particulièrement son expression sous la forme de sous ou surcompensation, apparaît donc comme complexe et fortement contrainte par de multiples facteurs. Ainsi, l'utilisation de l'outil de modélisation semble donc être particulièrement approprié que ce soit pour une meilleure compréhension de l'apparition de cette surcompensation ou encore dans un but de protection et d'amélioration des cultures. En effet, s'il était possible de prédire sous quelles conditions environnementales particulières la compensation amène à de la surcompensation, cela permettrait d'améliorer les rendements des plantes cultivées voire même d'améliorer la productivité d'agrosystèmes tels que les prairies.

L'une des premières études prenant en compte la compensation, sous la notion de HOH (voir le paragraphe 2.4.3.2 du chapitre 2, page 43) est celle de Hilbert et al. [1981]. Les auteurs discutent d'un point de vue mathématique de la variation nécessaire dans le taux de croissance d'une plante, capable de compensation, pour observer une augmentation de la production primaire aérienne nette. Pour cela, ils dérivent les équations de production de biomasse de plantes soumises ou non à de l'herbivorie et comparent les variations du taux de production des deux types de plantes en considérant un épisode ponctuel d'herbivorie dont l'intensité est fixée. Cette étude a permis de soutenir mathématiquement la théorie de la HOH (voir le paragraphe 2.4.3.2, page 43). Elle décrit également la complexité des relations entre le taux de croissance et la production nette. Ainsi la variation nécessaire à l'expression d'une compensation au niveau de la production végétale nette est dépendante à la fois du taux moyen de croissance des plantes non attaquées, de l'intensité de l'herbivorie ainsi que de la durée entre deux attaques d'herbivores. La figure 4.1 (page 84) présente les différentes réponses possibles du taux de croissance relative d'une plante attaquée (R_g) en fonction de l'intensité de l'attaque des herbivores. L'isoligne représente l'évolution de la valeur du taux de croissance relative nécessaire pour que la production nette de la plante attaquée soit égale à la production nette de la plante non attaquée (compensation complète). Plus l'intensité de l'herbivorie augmente, plus le taux de croissance relative doit être important pour compenser la perte liée à la consommation des herbivores. D'autre part, plus on se rapproche des fortes intensités d'herbivorie, plus une petite augmentation d'intensité nécessite une forte variation du taux de croissance relative pour maintenir la compensation complète. Tant que la courbe de réponse à l'herbivorie se trouve au dessus de l'isoligne de production, la plante réagit de manière positive à l'herbivorie (elle surcompense en terme de production nette) et si cette réponse est en dessous, elle y répond négativement (elle souscompense en terme

de production nette). La distance entre la courbe de réponse et l'isoline détermine l'intensité de la réaction nette de la plante.

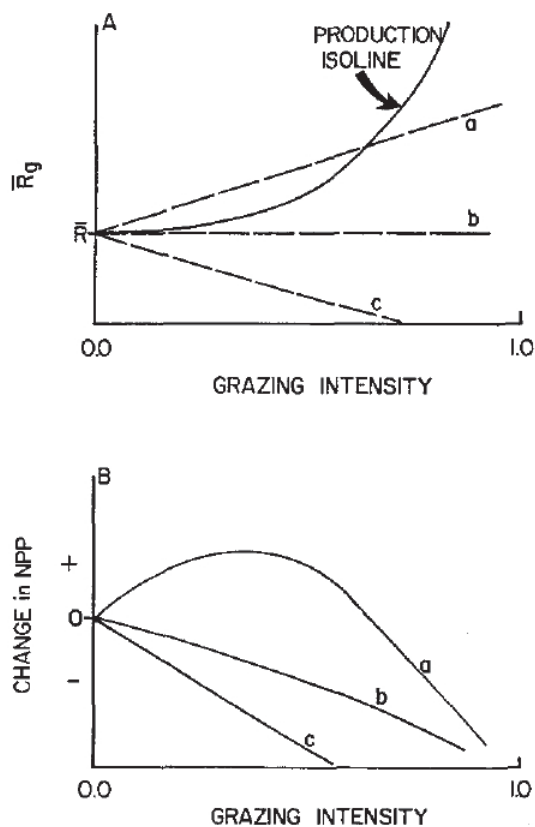


FIGURE 4.1: Trois réponses possibles du taux de croissance d'une plante à l'herbivorie en comparaison avec l'isoline de production. La deuxième partie de la figure représente l'évolution de la production primaire nette en fonction de l'herbivorie (les trois cas représentés sont ceux de la première partie de la figure) - Source : Hilbert et al. [1981]

Trois cas sont décrits par Hilbert et al. [1981] : le cas (a) où la réponse de la plante en terme de taux de croissance relative est d'abord au dessus de l'isoline puis en dessous (c'est à dire que la plante surcompense puis souscompense en terme de production nette) et le cas (b) et (c) où les plantes présentent toutes deux un taux de croissance relative en dessous de l'isoline de production (respectivement constant et décroissant) : les deux plantes sous compensent donc toutes deux mais selon une intensité différente (voir figure 4.1). Selon leur modèle, la position de l'isoline de production varie en fonction du taux moyen de croissance des plantes non attaquées (plus ce taux est bas, plus la variation nécessaire pour obtenir une compensation est faible) et de la période entre deux attaques (plus le temps entre deux attaques est court plus la variation nécessaire pour obtenir une compensation est importante) (voir les figures 4.2 et 4.3).

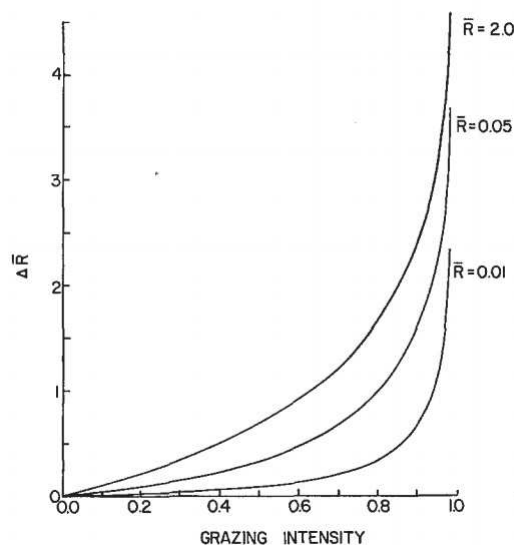


FIGURE 4.2: Variation de l'isoline de production en fonction du taux moyen de croissance des plantes non attaquées - Source : Hilbert et al. [1981]

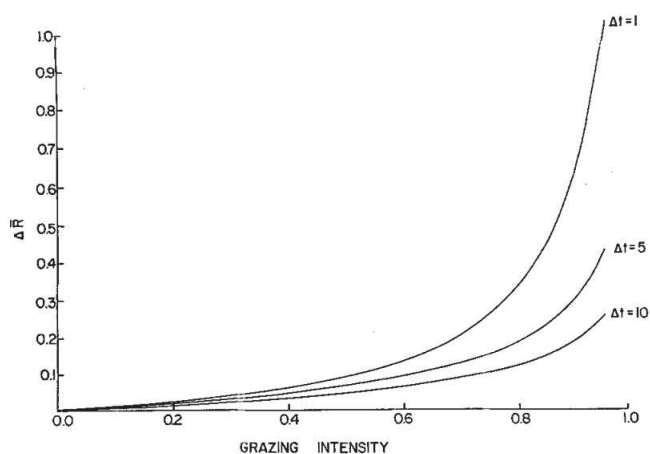


FIGURE 4.3: Variation de l'isoline de production en fonction de la durée entre deux attaques d'herbivorie - Source : Hilbert et al. [1981]

D'autres modèles ont suivi cette première étude. La plupart d'entre eux se sont essentiellement concentrés sur un des aspects écologiques capables d'expliquer la compensation : le cycle des nutriments dans des systèmes plante-herbivores. Ce cycle des nutriments décrit la création de biomasse au niveau de la plante, sa dégradation soit par herbivorie (et production de fécès) soit par sénescence naturelle et sa réutilisation par les plantes pour la création de nouvelle matière. Par exemple, Dyer et al. [1986] ont construit un modèle afin de déterminer si l'herbivorie pouvait avoir un impact suffisant sur le cycle des nutriments du sol pour modifier le taux de production de biomasse des plantes. Ce modèle se base sur l'hypothèse que la disponibilité en nutriments du sol conditionne la croissance des plantes. Il représente les flux de biomasse (ou d'énergie) pour une plante évoluant dans des conditions stables (pas d'enrichissement ou d'appauvrissement

de l'ensemble de système en termes de nutriments). Il est composé de quatre variables : la biomasse végétale, la biomasse du sol ou de la rhizosphère, la quantité de nutriments dans la plante et la quantité de nutriments du sol. Cependant, la quantité de nutriments dans la plante étant supposée fixe et la biomasse du sol ne servant qu'à mesurer la quantité limitante de nutriments disponible, deux équations suffisent donc pour décrire ce système. La première décrit les variations de la biomasse végétale, $B(t)$ au cours du temps (voir également la figure 4.4) :

$$\frac{dB(t)}{dt} = \text{croissance nette} - \text{herbivorie} - \text{production de litière} - \text{production de graine.} \quad (4.1)$$

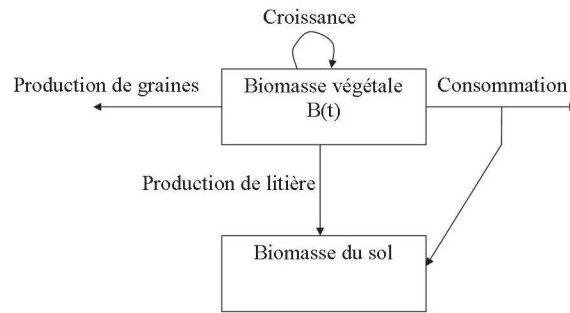


FIGURE 4.4: Diagramme représentant les différents processus intervenant dans la dynamique de la biomasse $B(t)$ de la plante - Source : Dyer et al. [1986]

La croissance nette est considérée comme proportionnelle à la biomasse déjà présente et en relation avec la quantité de nutriment présente dans le sol selon une équation du type Michaelis-Menten (voir la section 3.2.1 du chapitre 3, page 51). La production de litière et l'herbivorie sont elles, simplement proportionnelles à la biomasse végétale déjà produite. A partir d'un certain stade phénologique, la plante détourne continuellement une partie de sa biomasse produite afin de produire des graines. La seconde équation décrit les variations des nutriments du sol ($N(t)$) (voir également la figure 4.5) :

$$\begin{aligned} \frac{dN(t)}{dt} = & \text{apport extérieur} + \text{apport lié à l'herbivorie (par production de fécès)} \\ & + \text{production de litière} - \text{prélèvements par la plante} - \text{lessivage.} \end{aligned}$$

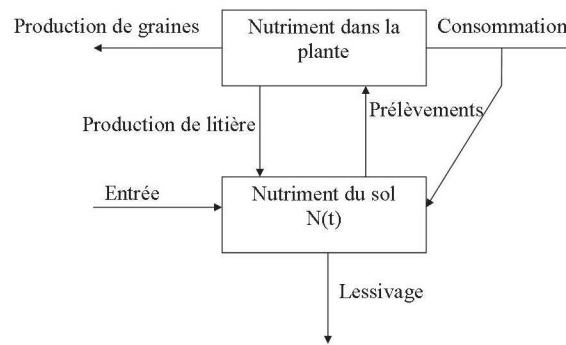


FIGURE 4.5: Diagramme représentant les différents processus intervenant dans la dynamique des nutriments du sol $N(t)$ - Source : Dyer et al. [1986]

L'apport extérieur de nutriments est considéré constant alors que le lessivage est lui proportionnel à la quantité de nutriments présente. L'apport par l'herbivorie (par production de fécès) et par la production de litière sont proportionnels aux fonctions d'herbivorie et de production de litière de l'équation de biomasse végétale (4.1). Les prélèvements effectués par la plante sont proportionnels à la croissance nette de l'équation 4.1. Grâce à ce modèle, Dyer et al. [1986] soutiennent l'hypothèse selon laquelle l'accélération du recyclage des nutriments du sol est une explication plausible de l'augmentation de production nette des systèmes plantes-herbivores. Cependant, les auteurs n'excluent pas qu'il puisse exister d'autres explications à la HOH.

D'autres modèles ont également été développés afin de mettre en évidence la possibilité d'un mutualisme entre plantes et herbivores. De manière générale, Loreau [1995] explore les idées exprimées par Lotka [Lotka, 1925] afin de déterminer dans quelles conditions les consommateurs peuvent augmenter les flux de matière et d'énergie. Ce modèle reprend l'idée du cycle des nutriments tout comme Dyer et al. [1986] en mettant en avant un compartiment spécifique aux décomposeurs de matières (c'est à dire aux herbivores). Le système modélisé se décompose en trois compartiments principaux : le stock disponible de nutriment (N), les producteurs de matières et leurs décomposeurs (X_1 et D_1); et deux compartiments secondaires : des consommateurs et leur décomposeurs (X_2 et D_2) soit cinq compartiments au total. La plupart des flux sont considérés comme proportionnels à la biomasse des différents compartiments mis en jeu à l'exception des flux entre producteurs et stock disponible qui sont eux basés sur des fonctions de Lotka-Volterra (voir le paragraphe 3.4.1, page 74) et de Michaelis-Menten (voir la section 3.2.1 du chapitre 3, page 51). Ces différents compartiments et des liens qui les unissent sont représentés par la figure 4.6.

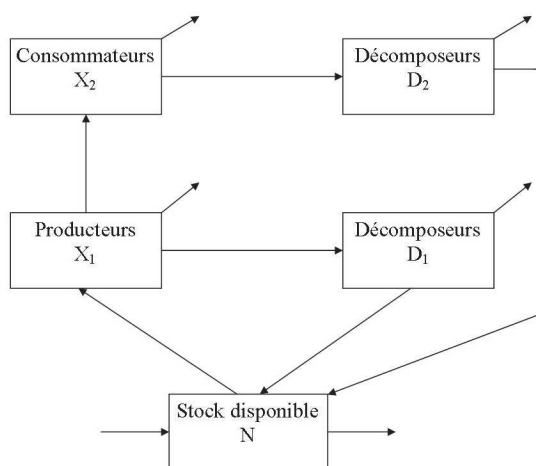


FIGURE 4.6: Diagramme représentant les différents compartiments du modèle de Loreau [1995] et les flux les unissant - Source : Loreau [1995]

Grâce à ce modèle, Loreau [1995] démontre l'importance des consommateurs dans les flux de nutriments des écosystèmes limités en nutriments. Trois conditions semblent nécessaires pour obtenir un impact positif des consommateurs sur le taux de production nette des plantes dans ce modèle : le temps de transit des nutriments doit être court, la quantité de nutriments disponibles doit être suffisante et les taux de consommation des producteurs doivent être modérés.

de Mazancourt et al. [1998] s'appuie sur le modèle précédent de Loreau [1995] en le généralisant et en modifiant les entrées et sorties de chaque compartiment. Grâce à ce modèle, ils décrivent les conditions nécessaires pour que la présence des herbivores induise une augmentation de la production végétale. Ainsi, les auteurs mettent en avant que :

- la perte effectuée lors de la consommation par les herbivores doit être largement inférieure à la part perdue naturellement par le reste de l'écosystème (par les pertes naturelles, les feux et le lessivage),
- l'apport en nutriments doit être supérieur à un certain seuil dépendant des espèces végétales considérées.

Ce modèle est principalement repris dans l'étude de de Mazancourt et al. [1999] qui décrit les flux des nutriments entre le sol, la plante et la population d'herbivores dans le cadre d'un écosystème de savane. Dans cette savane humide de Lamto en Côte d'Ivoire, la condition limitante à la croissance tant des plantes que des herbivores est l'azote (qui quitte le système lors qu'il est consommé par des feux). Une savane humide est une zone de transition entre le climat équatorial et tropical soumise à de très nombreuses

inondations et très peu de sécheresse. Peu d'herbivores sont en place dans cet écosystème mais leur nombre est grandissant et le modèle tend à déterminer leur impact sur la population végétale. Ce modèle est composé de sept compartiments, chacun décrit par une équation : les plantes (G), les herbivores (H), la matière fécale produite par les herbivores (D), la litière (L), l'humus (O), les microorganismes décomposeurs (M) et l'azote minéral du sol (N). Le système peut se représenter sous la forme donnée par la figure 4.7.

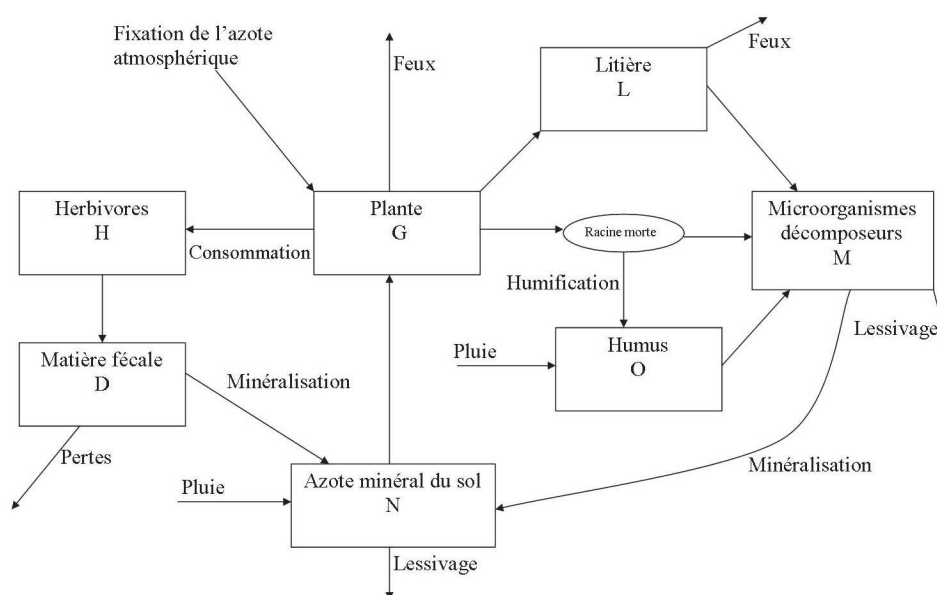


FIGURE 4.7: Diagramme représentant les différents compartiments du modèle de de Mazancourt et al. [1999] et les flux les unissant - Source : de Mazancourt et al. [1999]

Grâce à ce modèle, les auteurs démontrent que l'optimisation par l'herbivorie (c'est à dire l'augmentation du taux de production nette des plantes attaquée par rapport au taux de production nette des plantes saines) peut aussi bien avoir lieu à court (plusieurs décennies) qu'à long terme (plusieurs siècles) dans ce type d'écosystème à condition que la quantité d'azote perdue lors de l'ingestion par les herbivores restent en dessous de certains seuils (24% pour du court terme et 19% pour du long terme).

Ce type de modèles basé sur le cycle des nutriments a également été utilisé pour mettre en avant le fait que la présence d'herbivores permettait le maintien de populations en milieu perturbé. Par exemple, Ryrie and Prentice [2011] s'appuient sur les travaux de de Mazancourt et al. [1998] en modifiant l'équation de consommation des ravageurs (plus générale et non linéaire), ainsi que les prélèvements effectués par la plante en termes de nutriments (non linéaire et avec compétition entre plantes). Les auteurs démontrent

alors que la présence des herbivores est essentielle au maintien des plantes dans des milieux faible en nutriments.

Si tous ces modèles plutôt complexes car basés sur de nombreux compartiments (voir la figure 4.7) sont bien adaptés aux systèmes biologiques du types prairies et grands herbivores, ils semblent difficilement adaptables à d'autres systèmes comme par exemple, les systèmes plantes-insectes (tout simplement à cause des variables prises en compte). En effet, la HOH (voir section 2.4.3.2, page 43) a été principalement développée pour les grands herbivores (pâturage et modification du turnover des nutriments du sol) [de Mazancourt et al., 1998, 1999, Dyer, 1975, McNaughton, 1983, Paige and Whitham, 1986] mais ces résultats semblent présenter des dissemblances lorsqu'ils sont rapportés à des organismes plus petits de type insectes phytophages. Par exemple, la consommation des tissus végétaux se fait plus progressivement chez les insectes que chez les vertébrés (de plus petite quantité mais sur une durée potentiellement plus longue). Elle est également beaucoup plus spécifique chez les invertébrés que chez les vertébrés, ce qui peut induire des dégâts plus importants qu'une prise plus générale (disparition d'un type d'organe particulier) [Kotanan and Rosenthal, 2000].

Pour notre modélisation mathématique, nous avons donc cherché à nous concentrer sur des processus agrégés pouvant s'appliquer à l'échelle des interactions plantes-insectes herbivores. Tout comme l'ont fait Hilbert et al. [1981], nous avons choisi de traduire la compensation des plantes par une augmentation du taux de croissance (plutôt que l'accélération du cycle des nutriments présentés par Loreau [1995] ou de Mazancourt et al. [1998, 1999]).

De plus, la plupart de ces modèles [de Mazancourt et al., 1998, Loreau, 1995, Ryrie and Prentice, 2011] démontrent que la présence des herbivores peut maximiser les flux entre les différents compartiments (plante, sol, décomposeurs...) et potentiellement augmenter le taux de croissance nette (uniquement du point de vue du fonctionnement de la plante c'est à dire sans prise en compte de la consommation des ravageurs) des plantes attaquées par rapport à celui de plantes saines. Cependant, ils démontrent également que la biomasse apparente des plantes attaquées (c'est à dire après retrait de la consommation des ravageurs) à long terme n'en reste pas moins diminuée face à celle normalement atteinte en cas de non-attaque [de Mazancourt et al., 1998, Loreau, 1995, Ryrie and Prentice, 2011]. Seuls Dyer et al. [1986] et de Mazancourt [2001] montrent une surproduction de biomasse. Les questions que nous nous sommes donc posées sont : est-il possible lorsque l'on considère une capacité de compensation (c'est à dire la possibilité d'augmenter le

taux de croissance de la plante attaquée) de faire apparaître ces deux situations de surcompensation et de souscompensation en terme de biomasse apparente (situations qui semblent se retrouver d'un point de vue biologique)? si oui, quelles sont les conditions qui déterminent la réalisation de l'une ou l'autre de ces situations? et donc comment peut-on les atteindre?

Enfin, tous les modèles présentés ici ne prennent en compte que l'impact du compartiment ravageur sur la plante (ou sur l'environnement de croissance de la plante) soit négatif par le biais de la consommation simple soit positif par le biais de la compensation (par l'augmentation du taux de croissance ou par l'accélération du cycle de nutriments nécessaires à la croissance de la plante). La plante n'a quant à elle, qu'un impact positif sur la population de ravageurs (transformation de la matière végétale en matière animale). Or les phénomènes de résistance des plantes aux ravageurs sont des processus connus et communs aux systèmes plantes-herbivores (voir la section 2.1.7 du chapitre 2, page 18) et tendent à impacter négativement la population d'insectes. Certains modèles (comme par exemple ceux de Feng et al. [2008, 2011], Li et al. [2006]) prennent en compte l'idée de résistance par l'intermédiaire de feuilles toxiques impactant la population de ravageurs (dans leur cas, ce sont des grands mammifères). Nous avons donc souhaité intégrer à notre tour, cette rétroaction de la plante sur le compartiment herbivore afin de mettre en avant les modifications que la prise en compte d'un tel paramètre pourraient engendrer sur la réalisation de situations de surcompensation ou de souscompensation.

Dans le but de réintégrer peu à peu la défense des plantes (résistance et tolérance) dans une modélisation d'interactions entre plante et insecte, nous avons tout d'abord considéré un modèle basé sur l'interaction plantes-insectes herbivores prenant en compte la tolérance des plantes face à l'attaque des herbivores sous la forme d'une augmentation de la croissance végétale. Ce premier travail se définit par un système à trois compartiments, représentant respectivement la biomasse végétale, B , la capacité de compensation, V , et la population d'herbivores, R . On obtient un système d'équations différentielles dont l'étude est présentée en Annexe A. Ce premier modèle a fait l'objet d'une communication dans le cadre du 4eme symposium sur la modélisation, simulation, visualisation et application de la croissance des plantes ou (PMA) à Shanghai (Chine), du 29.10.2012 au 04.11.2012 [Kang et al., 2012]. Ce premier modèle nous a permis de mettre en évidence l'existence de paramètres seuils dont les valeurs déterminent la réalisation des situations de sur ou souscompensation. Dans un second temps, ce système d'équations a été réduit à un système de deux équations (l'une pour la biomasse végétale B et l'autre pour les insectes H) en intégrant le phénomène de compensation dans le compartiment plante, tout en conservant globalement les mêmes propriétés. Nous avons

choisi de rester aussi générique que possible tout en modélisant différents processus de l'interaction plantes-insectes comme la création de biomasse par la plante, la consommation par les ravageurs mais aussi la compensation au travers d'une augmentation du taux de création de biomasse et la résistance par un impact sur la réponse numérique des herbivores. La figure 4.8 représente les deux compartiments ainsi que les flux qui les unissent.

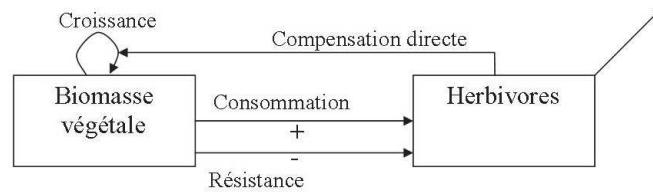


FIGURE 4.8: Diagramme représentant les différents compartiments du modèle de [Lebon et al. \[2014\]](#) et les flux les unissant.

Ce diagramme permet de voir les deux boucles existantes entre le compartiment plante et le compartiment insecte. La première boucle est représentée par la consommation du matériel végétal par les insectes. Plus il y a d'insectes, moins il y a de plantes : ce qui induit donc naturellement une diminution de la population d'insectes. La seconde boucle repose sur la compensation. La présence d'insectes déclenche une compensation chez la plante qui va produire plus de matière végétale, ce qui peut permettre deux situations différentes : soit la consommation des ravageurs est inférieure à l'apport supplémentaire de matière végétale engendrée par la plante et une population plus importante de ravageurs peut se mettre en place ; soit la consommation est supérieure à cet apport et le système se retrouve dans la même situation que pour la première boucle. De la même manière, il existe une boucle de rétro-action négative de la plante envers les ravageurs : plus la biomasse végétale augmente plus la résistance diminue la population de ravageur.

D'un point de vue mathématique, ce système s'écrit de la manière suivante :

$$\begin{cases} \dot{B} = r_B(H)B - \delta(B)B - \phi(B)BH, \\ \dot{H} = \alpha(B)H - \mu H. \end{cases} \quad (4.2)$$

avec B, H dans \mathbb{R}^+ , $B(0) > 0$, et $H(0) \geq 0$. Les différentes fonctions r_B , $\delta(B)$, $\phi(B)$, $\alpha(B)$ et μH modélisent respectivement la croissance brute de la plante, la maintenance de la plante, la consommation par les herbivores, la natalité des ravageurs et leur mortalité. Les hypothèses sur chacune des fonctions du modèle sont présentées dans le coeur de l'article (voir tableau 1 page 38).

Les hypothèses faites sur la fonction $\alpha(B)$ (la réponse numérique des ravageurs) nous permettent de distinguer deux cas différents dans notre modèle : le premier cas où $\alpha(B)$ est uniquement croissante, représente un cas où seule la compensation des plantes est modélisée; alors que le cas où $\alpha(B)$ est croissante puis décroissante correspond à des plantes mêlant compensation et résistance. En effet, la décroissance de la réponse numérique des ravageurs trahit l'impact négatif sur le taux d'apparition des nouveaux herbivores produit par la résistance des plantes : à partir d'un certain seuil, l'effet positif de la plante (qui permet la création de nouveaux individus) est contrebalancé par la réduction du nombre de nouveaux individus due aux résistances chimiques ou mécaniques mises en place par la plante.

Dans le cadre de cette étude, nous avons tenté de clarifier la compensation grâce à deux définitions différentes : la compensation directe qui représente l'augmentation du taux de croissance de la plante et la compensation apparente qui se traduit au niveau de la biomasse finale de la plante (en comparaison avec une plante non attaquée). Cette compensation apparente peut soit être de la surcompensation (la plante attaquée a une biomasse plus importante qu'une plante saine), soit de la souscompensation (la plante attaquée a une biomasse moins importante qu'une plante saine). Grâce au modèle 4.2, nous avons pu mettre en évidence deux paramètres seuils \mathcal{C}_a et \mathcal{C}_s qui permettent de déterminer les différentes dynamiques possibles du système, incluant les cas de sur- et souscompensation. Par exemple, lorsqu'on considère résistance et tolérance, le modèle peut exhiber deux équilibres localement asymptotiquement stables. Selon le niveau d'infestation initiale, le système convergera vers l'un ou l'autre des équilibres de compensation. A la fin de ce travail, nous discutons également des principales implications que ces résultats pourraient avoir sur la protection des plantes et en particulier d'un contrôle assez paradoxal : la diminution de la mortalité des ravageurs afin de rejoindre des zones de surcompensation apparente.

Ce nouveau modèle a été développé, étudié et discuté dans l'article suivant, paru dans la Revue Ecological Modelling.

Direct and apparent compensation in plant-herbivore interactions

A. Lebon^a, L. Mailleret^{b,c,d,e}, Y. Dumont^{a,*}, F. Grognard^e

^a*CIRAD, Umr AMAP, Montpellier, France*

^b*INRA, UMR 1355 ISA, Teapea, Sophia Antipolis, France*

^c*Université Nice Sophia Antipolis, UMR 1355 ISA, Teapea, Sophia Antipolis, France*

^d*CNRS, UMR 7254 ISA, Teapea, Sophia Antipolis, France*

^e*BIOCORE, INRIA, Sophia-Antipolis, France*

Abstract

The potential positive effects of herbivores on plants have been the subject of debates for decades. While traditionally, herbivory was considered to have a negative impact on plants, some studies also reported possible mutualism between plants and herbivores. Plant defences, and in particular tolerance and resistance, seem to play an important role in shaping plant-herbivore interactions. The aim of this study is to show how a direct plant compensation mechanism translates into apparent compensation, *i.e.* the long-term biomass response to herbivory, in simple plant-herbivore models. A special emphasis is then put on how it interacts with resistance mechanisms. A qualitative study of the proposed models shows that they can exhibit different plant-herbivore patterns, including neutral, antagonistic (negative apparent compensation) and mutualistic (positive apparent compensation) interactions. Moreover, it is shown that density dependence plays a crucial role since, for a given system, the realized plant-herbivore pattern critically depends on the initial plant and herbivore levels. Our study shows the importance of direct compensation for the presence of plant-herbivore mutualism, a finding which we show has significant implications both in ecosystems ecology and in agricultural pest management.

Keywords: Mathematical modelling, population ecology, plant-herbivore interactions, plant defences, grazing optimization hypothesis, agronomic application

*Corresponding author. Tel. +33 467 614908; fax. +33 467 615668. Address: CIRAD, TA A51/PS2 34398 Montpellier cedex 5, France. E-mail address: yves.dumont@cirad.fr.

1. Introduction

It has long been considered that herbivory has a negative impact on plants, both in terms of growth and reproduction. Numerous studies and an abundant literature about herbivory for almost all types of ecosystems support this view: herbivory not only can decrease leaf area, but also nutrient stocks, photosynthetic capacity (Zangerl et al., 2002), reproductive success (Quesada et al., 1995) or vegetative growth (Meyer, 1998). Yet, in response to herbivory, plants have evolved different defence strategies, which can be broadly categorized into resistance and tolerance (Strauss and Agrawal, 1999; Agrawal, 2000).

On the one hand, plant resistance relies on the production of defences dedicated to reduce herbivore performances or preferences (Agrawal, 2000). These defences, like mechanical structures (spines, hairs, leaf toughness, ...) or chemical defences (toxins, repellants, ...), may be constitutive or induced by herbivore attacks, but are ultimately costly for plants in terms of growth or reproduction ((Strauss et al., 2002) and references therein, (Arimura et al., 2005)).

On the other hand, plant tolerance aims to reduce the negative impact of herbivory on plant fitness and/or biomass once it has occurred. Plant tolerance is strongly linked with the compensation effect, a process by which plants may respond positively, in terms of growth and/or fitness, to herbivory (McNaughton, 1983; Trumble et al., 1993; Strauss and Agrawal, 1999). More precisely, the “herbivory (or grazing) optimization hypothesis” (HOH) states that only low to moderate levels of herbivory can trigger a positive response in plants (Dyer, 1975; McNaughton, 1979; Hilbert et al., 1981; Paige and Whitham, 1986), see Figure 1. This principle, and more specifically plant compensation itself, has been the matter of a debate during the 80s and 90s and has even been dismissed by some authors (Belsky, 1986; Belsky et al., 1993). This is probably because the term “compensation” is by itself confusing (Brown and Allen, 1989). Indeed an increase in plant growth rate does not necessarily lead to an increase in the vegetative and/or reproductive biomass: plant biomass dynamics are primarily driven by their growth, but also by herbivore consumption. Thus, they may very well respond positively to herbivory (*i.e.* growth increases) while displaying

decreasing biomass levels, simply because herbivore consumption is strong. Plant biomass is indeed the net result of a complex compensation feedback loop encompassing improved plant growth, the ensuing increased herbivore level, and the resulting amplification of herbivory, which may or may not lead to the observation of increased plant biomass. Hence, plant compensation needs to be considered at two levels:

- direct compensation, the basic positive response of plants to herbivores, which is measured in terms of growth or fitness;
- apparent compensation, the net result of the whole plant-herbivore interaction, which is measured as the overall effect of herbivores on plant biomass.

In this article, we will focus on plants which can express direct compensation and investigate apparent compensation. Sticking to the plant compensation terminology we will refer to over- and under-compensation as positive and negative instances of apparent compensation. These correspond to mutualistic and antagonistic plant-herbivore interactions in the more general ecological terminology.

Direct plant compensation can be brought about by different mechanisms, linked for instance to a release of bud dormancy, a modification of self-shading distribution, biomass reallocation or even increases in the rate of photosynthesis. Photosynthesis increases may occur because leaves often function below their maximum capacity (Paul and Foyer, 2001) and can be caused by carbon reallocation within plants following herbivory (Thomson et al., 2003). It can also simply be induced by a herbivore elicited increase of plants primary metabolism (Dyer et al., 1995; Poveda et al., 2010). These mechanisms have been observed on various wild or domesticated plants even for important herbivory levels (see Thomson et al. (2003) and references therein). For instance, the butterfly preserves its growth and reproduction after up to 75% defoliation (Mabry and Wayne, 1997). Wild radish plants behave similarly after up to 25 % defoliation (Agrawal, 2000). Such effects have also been reported for agronomic plants, as cotton (Sadras, 1996), tomato (Trumble et al., 1993) or cucumber (Thomson et al., 2003), and Poveda et al. (2010) even showed that the Guatemalan potato moth does increase potato plants productivity. Other causes of direct compensation

are linked to the functioning of ecosystems themselves. For instance, herbivores can modulate the competition between plants for light, nutrients or water, inducing increases in the overall ecosystem primary productivity (Crawley, 1989; Center et al., 2005). However, the main ecological driver of direct plant compensation is soil fertilization by herbivore dejections and the related increase in nutrients turnover (DeAngelis, 1992).

The processes underlying direct compensation are thus very diverse. They have been recorded on various plant-herbivore systems, such as on grasses-mammalian browsers (McNaughton, 1979; Paige and Whitham, 1986), agronomic plants or grasses-birds (Dyer, 1975; Hik and Jefferies, 1990), and plants-insects (Williamson et al., 1989; Dyer et al., 1993; Poveda et al., 2010). Yet, whether and how direct compensation translates into apparent over- or under-compensation needs to be addressed. Classical examples of plants overcompensating are scarlet *Gilia* and field gentians, which can double their fitness as compared to undamaged plants (Paige and Whitham, 1986; Lennartsson et al., 1998). Agronomic plants also exhibit overcompensation: corn crops tend to produce more grain when fed upon by Red-Winged Blackbirds (Dyer, 1975) and cotton crops appear to yield more in presence of cotton boll worms (Dyer et al., 1993). Another instance of the phenomenon concerns the aforementioned potato plants, which can double their biomass when confronted to small densities of larvae of the Guatemalan potato moth but see it halved when the infestation is severe (Poveda et al., 2010). Hence, the mechanism can be density dependent. The process by which direct compensation translates into apparent over-compensation is thus complex; understanding it better is an important question, which pertains to both the ecological and agronomic sciences.

To gain further insights on apparent plant compensation, we developed a dynamical plant-herbivore model. To our knowledge, most such models predict that plant-herbivore systems can only display undercompensation at equilibrium (Loreau, 1995; de Mazancourt et al., 1998; Ryrie and Prentice, 2011; Fukui et al., 2012), but see (de Mazancourt, 2001) for an exception. In this study, we considered a simple two-dimensional plant-herbivore model with built-in direct plant compensation. We modelled the response of plants to herbivory

through a direct dependency of the plant compartment growth rate on the number of herbivores (Fig. 1). In a first step, we concentrated on the compensation mechanism (*“Direct compensation”* case). We showed that, depending on two threshold quantities inferred from the analysis, stable plant-herbivore co-existence equilibria may be characterized by either under- or over-compensation by plants. Overcompensation situations are strongly density dependent so that overcompensation equilibria may be reached only if the initial herbivore population is large enough. Since both compensation and resistance may be jointly expressed by plants (Nunez-Farfan et al., 2007), in a second step we incorporated plant resistance in the model, considering that the herbivore growth rate is a non-monotonic function of the plant compartment level (*“Direct compensation and Resistance”* case). The dynamical patterns produced by the model when both mechanisms are taken into account were much richer. As a special point of interest, the *“Direct compensation and Resistance”* model can exhibit, for a given set of parameters, over- and under-compensation co-existence equilibria being both stable. Again, the long-term model behaviour was density dependent: yet, in this situation, overcompensation equilibria were reached from low herbivore levels, while undercompensation ones are consequences of high herbivore levels.

This paper is organized as follows. In section 2, we present the general plant-herbivore model and state the specific hypotheses of the *“Direct compensation”* and *“Direct compensation and Resistance”* models. Section 3 is dedicated to the mathematical analysis. Results are illustrated through simulations and bifurcation diagrams worked out on particular functional forms of the models in section 4. A discussion concludes this contribution, with special emphasis on the agronomic consequences of overcompensation by plants and how they may influence the design of agricultural pest management programs.

2. Materials and methods

2.1. Modelling Plant-Herbivore Dynamics

The model consists of two coupled ordinary differential equations, describing the temporal evolution of plant biomass B , and the herbivore (or pest) population H . It is written as :

$$\begin{cases} \dot{B} = r_B(H)B - \delta(B)B - \phi(B)BH, \\ \dot{H} = \alpha(B)H - \mu H. \end{cases} \quad (1)$$

with B, H taking values in \mathbb{R}^+ , $B(0) > 0$, and $H(0) \geq 0$. The modelling hypotheses are described in the following sections.

2.1.1. Processes without herbivores

In the absence of herbivores, the dynamics of the plant biomass is the net result of the biomass production through growth and reproduction (stemming from photosynthesis, ...) and the negative effect on the biomass of maintenance or intraspecific competition. The biomass production per unit of time is assumed to be a linear function of the available biomass, i.e $r_B(0)B$ where $r_B(0) > 0$ is the biomass production rate. The loss of biomass, per unit of time, is represented by the function $\delta(B)B$ (Marcelis et al., 1998). We assume that $\delta(B)$ is a positive increasing function of the biomass (Lebon et al., 2012; Reich et al., 2006; Noy-Meir, 1975). Note that we may have $\delta(0) \geq r_B(0)$ so that the plant biomass decays even without herbivory. Such a situation can occur under stress conditions, like lack of nutrients, water deficit, or/and soil salinity. Since we do not take into account other environmental perturbations than herbivory, we assume that $\delta(0) < r_B(0)$ for the rest of the paper.

In the absence of plants, the herbivore population cannot grow ($\alpha(0) = 0$) and decays at a constant rate μ .

2.1.2. Plants-herbivores interactions

As described in the introduction, herbivores and plants may maintain complex interactions, through biomass consumption/herbivore growth, and plant tolerance and resistance mechanisms.

Tolerance, which in the present study is represented by direct compensation, may impact different plant features leading to various responses, that are often related to plant growth or reproduction. Thus, direct compensation is more or less linked to the biomass dynamics of damaged plants, and here, is taken into account through $r_B(H)$, the biomass production rate. As long as $H = 0$, the plant biomass grows “normally”, driven by $r_B(0)$ and $\delta(B)$. However, the herbivory-dependent compensation capacity is immediately triggered at the moment of herbivores invasion: an increase of plant growth occurs in order to limit herbivory damage. When herbivory disappears, normal growth immediately takes place again. Thus, to model direct compensation, we will suppose that $r_B(H)$ is increasing for small H and concave up to $H = H_m$ where $r(H_m) = r(0)$, which essentially mimics the herbivory optimization curve of Figure 1. Concavity is imposed because it is assumed that direct compensation cannot be an accelerating function of H , the smallest herbivore sensing immediately triggering an increase in plant growth. Upper-boundedness is obviously required to prevent an unrealistic infinite growth rate. Note that the present study can handle positive H_m values, but also $H_m = 0$, which means that the compensation effort is outweighed by the negative direct effect of the pest on the metabolism, or $H_m = +\infty$, which corresponds to an ever increasing compensation. It is not constrained to the non-monotonicity of the HOH.

Standard Consumer-Resource (Plant-Herbivore) interactions are usually modelled through a functional response (here $\phi(B)B$), and a numerical response (here $\alpha(B)$). Various choices are possible for the functional response, like for instance, the different biomass density-dependent functions proposed by Holling (Holling, 1959). Usually, the numerical response also depends on the available biomass and is classically taken to be proportional to $\phi(B)B$, for mass balance considerations. Releasing that constraint can help to represent various defence mechanisms. In order to stay as generic as possible, we will just impose that $\phi(B)$ is a positive, non-increasing function defined for all $B \in \mathbb{R}^+$. Such hypotheses encompass classical monotonic functional responses as the Holling II, as well as unimodal functional responses as the Holling IV.

When the only considered defence is direct compensation, the numerical response, $\alpha(B)$,

is chosen as an increasing, function, with $\alpha(0) = 0$. It would of course not be relevant to consider $\mu > \lim_{B \rightarrow +\infty} \alpha(B)$, when $\alpha(B)$ is upper-bounded, since herbivore mortality would always be higher than herbivore growth rate, and the herbivore population would decay until extinction. For the rest of the paper, we then assume that $\mu < \lim_{B \rightarrow +\infty} \alpha(B)$. In the “*Direct compensation*” case, $\alpha(B) = \mu$ has a single solution that we will denote B^* .

When direct compensation and resistance are both considered, functional and numerical responses can be more complex. Indeed resistance mechanisms can prevent/limit biomass consumption and impede the herbivore growth rate. Resistance defences can take various forms, like the release of volatile compounds (Arimura et al., 2005; Heil, 2010; Gibson and Pickett, 1983), and toxins, or mechanical structures, like tissue hardness, pubescence, sclerophylly ... (Hanley et al., 2000; Fernandes, 1994), which limit consumption, hence herbivore growth; both consumption and growth then increase for small biomasses and then decrease for B large since, as plants grow and age, mechanisms such as tissue hardness become more efficient. Such non-monotonic functional and numerical responses can be found in (Li et al., 2006; Feng et al., 2008, 2011), where the ingestion of toxins reduces herbivory or influences its plant selectivity. Additional resistance defences include digestibility reduction, or poisoning of the herbivore through toxins. They can be modelled through non-monotonic numerical responses. In the spirit of Li et al. (2006), we assume that when herbivores consume too much poisonous biomass, $\alpha(B)$ decreases. The growth rate is then hampered as a function of the biomass consumption rate, $\phi(B)B$. It could even lead to increased mortality beyond some point. Thus, we define

$$\alpha(B) = \phi(B)B \times \psi(\phi(B)B),$$

with ψ a decreasing function of its argument. For instance, assuming $\phi(B)B = \frac{\phi_0 B}{1+q_0 B}$, a poisoning function of the form $\psi(x) = \frac{p_0}{1+\pi x}$ simply yields a reduced (but still increasing) growth rate, while $\psi(x) = \frac{p_0}{(1+\pi x)^2}$ results in a function in the form $\frac{\rho B^2 + \eta B}{B^2 + \nu B + \theta}$ which, provided $\rho\nu - \eta > 0$, is increasing and then decreasing towards ρ .

Summarizing the previous explanations, $\alpha(B)$ verifies $\alpha(0) = 0$ and $\alpha'(B) > 0$ (resp. $<$) for $B < B_m$ (resp. $>$). A typical choice for α would be $\alpha(B) = \frac{\eta B}{B^2 + \nu B + \theta}$ which is

classically used to model biomass poisoning/inhibition by substrate in bioreactors (Andrews, 1968), some enzymatic kinetics (Haldane, 1930), or group defence by prey against predators (Freedman and Wolkowicz, 1986). Li et al. (2006) proposed a function of the form $\alpha(B) = \phi(B)B \left(1 - \frac{\phi(B)B}{G}\right)$, which also satisfies our hypotheses on α for $\phi(B)B$ of Holling type I or II. Finally, assuming $\mu < \alpha(B_m)$ implies that $\alpha(B)$ has one or two solutions B_1^* and B_2^* where $\alpha'(B_1^*) > 0$ and $\alpha'(B_2^*) < 0$, and $B_1^* < B_m < B_2^*$. However, if $\mu < \lim_{B \rightarrow +\infty} \alpha(B) < \alpha(B_m)$, there will be only one solution of $\alpha(B) - \mu = 0$.

Table 1 summarizes all the hypotheses on the aforementioned functions.

3. Results

In both the "Direct compensation" and "Direct compensation and resistance" cases, according to the previous hypotheses, it can be shown that the solutions stay bounded and in the non-negative orthant \mathbb{R}_+^2 , if the initial conditions are non-negative.

3.1. Direct compensation

3.1.1. Existence of equilibria

Looking for the equilibria in system (1) is equivalent to solving the following system:

$$\begin{cases} B [r_B(H) - \delta(B) - \phi(B)H] = 0, \\ H [\alpha(B) - \mu] = 0 \end{cases} \quad (2)$$

When there is no herbivore, i.e. $H^* = 0$, B needs to satisfy $B [r_B(0) - \delta(B)] = 0$, so that, since $\delta(0) < r_B(0)$, two equilibria are possible: one trivial equilibrium $(B, H) = (0, 0)$ and one herbivore-free equilibrium $(B, H) = (B_\sharp, 0)$, where the assumptions on δ allow for the definition of $B_\sharp = \delta^{-1}(r_B(0))$.

Otherwise, when $H^* > 0$ and since α is increasing, $\alpha(B) = \mu$ yields a unique solution B^* . Finally, B^* being fixed, we deduce H^* from the following equation :

$$r_B(H) = \delta(B^*) + \phi(B^*)H \quad (3)$$

However, since we have not specified most functions, no analytical solution of equation (3) can be obtained. Yet, the number of H^* solutions can be identified since the shapes

of the functions of H on both sides of the equality are known: function $r_B(H)$, with the hypotheses given in Table 1 on the left, and an increasing linear function on the right. The different situations are illustrated on Figure 2 where both sides of equation (3) are represented and where we can identify the most important parameters for the number of equilibria. The situations are first segregated on the basis of the relative values of the functions at $H = 0$: $r_B(0)$ and $\delta(B^*)$. If $r_B(0) > \delta(B^*)$, equation (3) has a unique solution, that we will denote H_2^* ; note that, since $r_B(0) = \delta(B_{\#})$ and δ is increasing, this situation occurs when $B_{\#} > B^*$, hence an undercompensation case. This leads us to the definition of an *apparent compensation index*

$$\mathcal{C}_a = \frac{B^*}{B_{\#}}, \quad (4)$$

\mathcal{C}_a is larger than 1 in cases of overcompensation and smaller than 1 for undercompensation. The latter is illustrated on Figure 2(i) with $r_B(0) = \delta(B_{\#})$ and $\delta(B^*) = \delta(\mathcal{C}_a B_{\#})$ the values of both sides of equation (3) at $H = 0$. If $r_B(0) < \delta(B^*)$, more situations can be expected as can be seen on Figures 2(ii) and (iii), which present two and zero equilibria. These are potential overcompensation situations since they correspond to $\mathcal{C}_a > 1$. Note that, despite \mathcal{C}_a being larger than 1, there is no effective overcompensation in case (ii) since no corresponding equilibrium exists.

More precisely, we can identify a sufficient condition to discriminate between the cases with two and zero equilibria when $\mathcal{C}_a > 1$ (see Fig. 2(ii)-(iii)). Namely, if the slope of $\delta(B^*) + \phi(B^*)H$ is larger than that of $r_B(H)$ in $H = 0$, the linearity of the first one and concavity of the second one in H prevent the existence of an intersection. This can be written as:

$$\phi(B^*) > r'_B(0)$$

This leads us to the definition of a *short-term compensation index*

$$\mathcal{C}_s = \frac{r'_B(0)}{\phi(B^*)}, \quad (5)$$

We then conclude that, if $\mathcal{C}_s < 1$ and $\mathcal{C}_a > 1$, equation (3) has no solution. In fact, \mathcal{C}_s is a negative index of overcompensation: if $\mathcal{C}_s < 1$, the system will never reach a better biomass

than B_{\ddagger} . On the contrary, if $\mathcal{C}_s > 1$ and $\mathcal{C}_a > 1$, the system may reach an overcompensation equilibrium (depending on the initial conditions and the parameters). However, the situation of Fig. 2(ii) could both occur with $\mathcal{C}_s < 1$ (illustrated) or $\mathcal{C}_s > 1$.

The qualitative analysis of equation (3) thus yields the following proposition about the existence of positive equilibria, which depends on \mathcal{C}_s and \mathcal{C}_a , the compensation indices.

Proposition 1. *With the functions defined as in Table 1 and $\alpha(B)$ satisfying the “Direct compensation” assumptions,*

- *when $\mathcal{C}_a < 1$, system (1) has one positive equilibrium (see Fig. 2(i))*
- *when $\mathcal{C}_a \geq 1$ and $\mathcal{C}_s < 1$ system (1) has zero positive equilibrium (see Fig. 2(ii))*
- *when $\mathcal{C}_a \geq 1$ and $\mathcal{C}_s \geq 1$, system (1) has zero or two positive equilibria (see Fig. 2(ii) and (iii)).*

All situations are not covered in Proposition 1: in the third case, tangency between both curves could limit the intersection to one value of H^* ; also both curves could be identical over an interval. However, any small variation of one parameter would destroy such a situation and yield the third case of Proposition 1. We will not comment any further on these non robust cases.

If $\mathcal{C}_a < 1$ (see Fig. 2(i)), the plant equilibrium biomass without herbivores is higher than the one with: it is a case of under-compensation, (B^*, H_2^*) . Assuming $\mathcal{C}_a > 1$, when (3) has two solutions (see Fig. 2(iii)), then the plant equilibrium biomass with herbivores is higher than the plant equilibrium biomass without herbivores: there generically are two cases of overcompensation ((B^*, H_1^*) and (B^*, H_2^*)). If (3) has no solution (see Fig. 2(ii)), no compensation equilibrium exists despite $\mathcal{C}_a > 1$.

Though it looked to be strictly built for the analysis of Figure 2, the *short-term compensation index* terminology for \mathcal{C}_s can be justified by considering the reaction of the plant biomass to the invasion of a small herbivore population. In the case where $\mathcal{C}_a > 1$, which is the only situation in which \mathcal{C}_s matters as seen in Proposition 1, we study the invasion of a small population of herbivores in a system at equilibrium $(B_{\ddagger}, 0)$. We check if it can induce an increase of the plant biomass through direct plant compensation weighted down

by herbivore consumption:

$$\frac{\dot{B}(B_{\#}, H)}{B_{\#}} = r_B(H) - \delta(B_{\#}) - \phi(B_{\#})H \approx r_B(0) + r'_B(0)H - \delta(B_{\#}) - \phi(B_{\#})H.$$

Since $r_B(0) = \delta(B_{\#})$ and $\phi(B^*) < \phi(B_{\#})$, this implies that

$$\frac{\dot{B}(B_{\#}, H)}{B_{\#}} < (r'_B(0) - \phi(B^*)) H = \phi(B^*) (\mathcal{C}_s - 1) H.$$

Condition $\mathcal{C}_s > 1$ is then necessary for the instantaneous compensation due to a small herbivore invasion to induce a direct increase of the biomass from its herbivore-free equilibrium; hence the short term compensation definition. Contrariwise $\mathcal{C}_s < 1$ precludes plant over-compensation. If $B_{\#} = 0$, such an interpretation does not make sense since the invasion of herbivores would not change the biomass, which stays 0.

3.1.2. Local stability analysis

Local asymptotic stability or instability of each equilibrium is studied by computing the eigenvalues of the Jacobian Matrix $\mathcal{J}(X)$ related to system (1) and is detailed in Appendix A. It yields:

Proposition 2. *For system (1) with the functions defined as in Table 1 and $\alpha(B)$ satisfying the “Direct compensation” assumptions,*

- $(B_{\#}, 0)$ is locally asymptotically stable if $\mathcal{C}_a > 1$;
- (B^*, H_1^*) is always unstable when it exists;
- (B^*, H_2^*) is asymptotically stable when it exists if $\delta'(B^*) + \phi'(B^*)H_2^* > 0$.

For all concerned equilibria, stability is lost if the corresponding inequalities are strictly reversed.

The stability situation is summarized in Fig.2 and Table 2. In the figure, the small circles correspond to the $(B_{\#}, 0)$ and (B^*, H_j^*) equilibrium points (even though only the H coordinate is read on the figure), with the white circles corresponding to unstable equilibria, the black ones to stable equilibria and the gray ones to equilibria whose stability depends on an additional condition given in Proposition 2. When the latter condition is not verified, (B^*, H_2^*) loses its stability through a Hopf bifurcation. The j indices labelling the equilibria represent the herbivore level, *i.e.* H_1^* corresponds to a small level while H_2^* to a high one. The instability of $(0, 0)$ is not illustrated.

3.2. Direct compensation and Resistance

When $\alpha(B)$ is non-monotonic, the equilibria still need to satisfy (2) so the analysis does not change much. The only difference is initiated in the solutions of $H[\alpha(B) - \mu] = 0$, which yields $H = 0$ as earlier, but also one or two positive solutions: B_1^* and possibly B_2^* with $B_1^* < B_m < B_2^*$, where the maximum of $\alpha(\cdot)$ is reached in $B = B_m$. Positive equilibria can then be built on B_1^* and B_2^* : (B_1^*, H_{11}^*) , (B_1^*, H_{12}^*) , (B_2^*, H_{21}^*) , and (B_2^*, H_{22}^*) . The analysis of existence of the H_{ij}^* is done exactly as in Section 3.1, once for B_1^* and once for B_2^* . This imposes the definition of two *apparent* and two *short term compensation indices*:

$$\mathcal{C}_{a1} = \frac{B_1^*}{B_{\ddagger}} \quad \text{and} \quad \mathcal{C}_{a2} = \frac{B_2^*}{B_{\ddagger}} \quad (6)$$

$$\mathcal{C}_{s1} = \frac{r'_B(0)}{\phi(B_1^*)} \quad \text{and} \quad \mathcal{C}_{s2} = \frac{r'_B(0)}{\phi(B_2^*)} \quad (7)$$

with $\mathcal{C}_{a2} > \mathcal{C}_{a1}$ and $\mathcal{C}_{s2} \geq \mathcal{C}_{s1}$ since $B_2^* > B_1^*$ and ϕ is non-increasing. Proposition 1 then still holds with the caveat that it must be applied twice, once with B_1^* , \mathcal{C}_{a1} , and \mathcal{C}_{s1} , and once with B_2^* , \mathcal{C}_{a2} , and \mathcal{C}_{s2} , yielding between 0 and 4 positive equilibria for system (1).

The stability analysis which is essentially similar to the previous one is presented in AppendixB; results are summarized in the following Proposition.

Proposition 3. *For system (1) with $r_B(H)$, $\delta(B)$, $\phi(B)$ and $\alpha(B)$ defined as in Table 1 and $\alpha(B)$ satisfying the “Direct compensation and Resistance” assumptions,*

- $(B_{\ddagger}, 0)$ is asymptotically stable if $\alpha(B_{\ddagger}) < \mu$, that is if $B_{\ddagger} < B_1^* < B_2^*$ or $B_1^* < B_2^* < B_{\ddagger}$, which is equivalent to $1 < \mathcal{C}_{a1} < \mathcal{C}_{a2}$ or $\mathcal{C}_{a1} < \mathcal{C}_{a2} < 1$;
- (B_1^*, H_{11}^*) and (B_2^*, H_{22}^*) are always unstable when they exist;
- (B_i^*, H_{ij}^*) (with $i, j \in \{1, 2\}$ and $i \neq j$) is asymptotically stable when it exists if $\delta'(B_i^*) + \phi'(B_i^*)H_{ij}^* > 0$.

For all concerned equilibria, stability is lost if the corresponding inequalities are strictly reversed.

We summarize the stability situation in Fig.3 and Table 3 when both B_1^* and B_2^* exist; if only B_1^* does, the situation is identical to that of Fig.2 and Table 2. Fig.3 groups together the linear functions $\delta(B_i^*) + \phi(B_i^*)H$ generated by B_1^* and B_2^* , with the one corresponding to

B_1^* being lower than the other in $H = 0$ because $\delta(B_1^*) = \delta(\mathcal{C}_{a1}B_{\#}) < \delta(B_2^*) = \delta(\mathcal{C}_{a2}B_{\#})$; the position of these values with respect to $r_B(0) = \delta(B_{\#})$ is then dictated by the values of the \mathcal{C}_{ai} compensation indices. This relationship between the \mathcal{C}_{ai} values and the positions of the curves with respect to each other allows then for the construction of Table 3 which gives all the possible equilibria configurations for different combinations of \mathcal{C}_{ai} and \mathcal{C}_{si} . Note however that, when $\mathcal{C}_{a2} > 1$ and $\mathcal{C}_{s2} > 1$, the equilibria configurations are not directly established. As will be illustrated in the following bifurcation analysis, an additional relationship between \mathcal{C}_{ai} and \mathcal{C}_{si} helps determine which case occurs; for instance, for given $\mathcal{C}_{si} > 1$, this relationship will help discriminate between cases (ii) and (iii) of Figure 3 by determining for which (threshold) value the long-dashed line and the solid curve are tangent.

In Fig.3, we represent the special case where $\phi(B)$ is constant, which forces $\mathcal{C}_{s1} = \mathcal{C}_{s2}$. This guarantees the asymptotic stability of the equilibria (B_1^*, H_{12}^*) and (B_2^*, H_{21}^*) when they exist and imposes the linear functions being parallel. For $\phi(B)$ decreasing, the slope of the B_1^* linear function would be larger than that of the one corresponding to B_2^* , so that both can cross and the existence and ordering of the H_{ij}^* equilibria can be changed, while the stability of (B_1^*, H_{12}^*) and (B_2^*, H_{21}^*) could be lost. However, non-constant $\phi(B)$ functions can only generate one case that is qualitatively different from what is illustrated on Figure 3, case (iii-bis) of Table 3. This case occurs when $\phi(B_1^*)$ is much larger than $\phi(B_2^*)$ so that the slope of the long-dashed line is much larger than that of the short-dashed line; starting from Fig.3-(vi) and increasing the slope of the long-dashed line, its intersections with $r_B(H)$ could be lost without eliminating those of the other line. We term this case (iii-bis) since, like case (iii), it has a stable herbivore-free equilibrium and can have a stable overcompensation equilibrium.

Table 3 and Fig.3 regroup all the possible biological cases arising from the cumulative effect of direct compensation and resistance defences. We note that cases (i), (ii), and (iii) yield identical situations to the ones exposed in the “*Direct compensation*” case. On the basis of case (i), undercompensation only, the plant defences help to create two new situations: one where the plants either successfully reject the invasion or reach an undercompensation

equilibrium (case (iv)) and one where the plants either control the herbivore invasion and reach overcompensation or get seriously damaged by a large herbivore population (case (v)). The last new case, case (vi), occurs when the herbivore-free equilibrium is low, and the herbivore invasion triggers a strong positive plant response, with the plants being able to sustain both large and low herbivore densities while overcompensating.

4. Simulations

In order to better understand the different equilibria and stability patterns produced by the model, we opted for an explicit analysis for special forms of functions in model (1). We considered the particular model

$$\begin{cases} \dot{B} = r \left(1 + \frac{H}{\beta}\right) \left(1 - \frac{H}{\gamma}\right) B - \delta B^2 - \phi B H, \\ \dot{H} = \frac{B}{\kappa B^2 + \nu B + \theta} H - \mu H. \end{cases} \quad (8)$$

where $\kappa = 0$ yields the “*Direct compensation*” case and $\kappa > 0$ includes the resistance phenomenon. All other parameters are positive. Plants response to herbivory is handled through the function $r_B(H) = r \left(1 + \frac{H}{\beta}\right) \left(1 - \frac{H}{\gamma}\right)$, which is a concave, increasing, then decreasing, function of H as long as $r'_B(0) = \beta^{-1} - \gamma^{-1} > 0$. For the following analysis, we thus assumed $\beta < \gamma$. Maintenance is assumed linear ($\delta(B) = \delta B$), while function $\phi(B)$ is assumed to be constant and equal to ϕ . The latter implies that positive equilibria cannot lose their stability through a Hopf bifurcation, so that positive equilibria are either saddle points or LAS in this particular example, and that there is a single *short-term compensation index* $\mathcal{C}_s = \mathcal{C}_{s1} = \mathcal{C}_{s2}$. All these functions fulfill the general modelling hypotheses exposed in Section 2. These particular forms allow one to compute \mathcal{C}_s explicitly as: $\mathcal{C}_s = \frac{r}{\beta\phi} \left(1 - \frac{\beta}{\gamma}\right)$. Since the condition $r < \beta\phi$ restricts \mathcal{C}_s to values smaller than 1, we concentrated on the more interesting situation where $r > \beta\phi$.

4.1. Bifurcation diagrams

4.1.1. Direct compensation

The herbivore-free equilibrium is $(B_{\#}, 0) = \left(\frac{r}{\delta}, 0\right)$. With $\kappa = 0$ and $\mu < \frac{1}{\nu}$, the $\dot{H} = 0$ equation can only yield a single $B^* = \alpha^{-1}(\mu) > 0$. The corresponding herbivore level H^* is

then the solution of

$$r \left(1 + \frac{H}{\beta}\right) \left(1 - \frac{H}{\gamma}\right) - \delta B^* - \phi H = 0$$

Rearranging the terms and injecting \mathcal{C}_s and $\mathcal{C}_a = \frac{\delta B^*}{r}$ in this equation we get

$$H^2 - (\gamma - \beta) \left(1 - \frac{1}{\mathcal{C}_s}\right) H + \beta\gamma(\mathcal{C}_a - 1) = 0 \quad (9)$$

We already know what the number of equilibria is and what they correspond to when $\mathcal{C}_a < 1$ and/or $\mathcal{C}_s < 1$ (see Tab. 2). We are then left to discriminate between cases (ii) and (iii) of Table 2 when $\mathcal{C}_a > 1$ and $\mathcal{C}_s > 1$. In this situation, equation (9) has two positive roots (case (iii)) if its discriminant is positive, that is if

$$(\gamma - \beta)^2 \left(1 - \frac{1}{\mathcal{C}_s}\right)^2 - 4\beta\gamma(\mathcal{C}_a - 1) > 0$$

or, taking into account the constraint $\mathcal{C}_a > 1$

$$1 < \mathcal{C}_a < 1 + \frac{(\gamma - \beta)^2}{4\beta\gamma} \left(1 - \frac{1}{\mathcal{C}_s}\right)^2$$

This inequality, which differentiates between cases (ii) and (iii) of Table 2, only depends on β and γ , which confirms that most information was in \mathcal{C}_s and \mathcal{C}_a . It transforms into

$$1 < \frac{B^*}{B_{\#}} < 1 + \frac{1}{4r^2\beta\gamma} (r(\gamma - \beta) - \phi\beta\gamma)^2 \quad (10)$$

that we only study for $\mathcal{C}_s = \frac{r}{\beta\phi} \left(1 - \frac{\beta}{\gamma}\right)$ larger than 1.

We are interested in comparing different levels of plant responses to herbivory. Increasing parameter γ easily creates a family of ordered $r_B(H)$ curves featuring increasing plant direct compensation capacity with otherwise comparable properties (such as the herbivore-free growth rate $r_B(0) = r$). Fixing all other parameters, we then see the right-hand-side of (10) as an increasing function of γ , $F(\gamma)$, which is defined only for $\gamma > \frac{r\beta}{r-\phi\beta}$, since here we have $\mathcal{C}_s > 1$. Taking into account that $B^* = \alpha^{-1}(\mu)$, model (8) has two overcompensation equilibria, only one of which is stable, if

$$\alpha(B_{\#}) < \mu < \alpha(B_{\#}F(\gamma))$$

with $\gamma > \frac{r\beta}{r-\phi\beta}$ (case (iii), shaded area in Figure 4); if $\mu > \alpha(B_{\#}F(\gamma))$ then model (8) has no positive equilibrium (case (ii)); if $\mu < \alpha(B_{\#})$ then $\mathcal{C}_a < 1$ which corresponds to case (i) with one stable undercompensation equilibrium. When $\gamma < \frac{r\beta}{r-\phi\beta}$, then $\mathcal{C}_s < 1$ and the position of μ with respect to $\alpha(B_{\#})$ discriminates between cases (i) and (ii) .

Thus, we were able to completely characterize model (8) dynamics through parameters γ and μ , which characterize plant responses to herbivory and herbivore mortality, respectively. These developments are summarized in Figure 4 and further discussed in the Discussion section of the article.

4.1.2. *Direct compensation and Resistance*

In the “*Direct compensation and Resistance*” model, we will again use μ and γ as bifurcation parameters. Here, equation $\mu = \alpha(B)$ potentially generates two equilibrium solutions B_1^* and B_2^* , corresponding respectively to the increasing and decreasing parts of $\alpha(B)$. If $\mu > \alpha(B_m)$, no equilibrium exists; we then discuss the situations where $\mu < \alpha(B_m)$. Throughout, different situations will occur depending whether $B_{\#} < B_m$ or $B_{\#} > B_m$, which are illustrated in Figure 5 (a) and Figure 5 (b), respectively.

We will first consider the equilibria built on B_1^* . If $\mathcal{C}_{a1} < 1$, there is a stable undercompensation equilibrium. This translates into $B_1^* < B_{\#}$, which is trivially satisfied for all $\mu < \alpha(B_m)$ when $B_{\#} > B_m$ and otherwise yields $\mu < \alpha(B_{\#})$.

Otherwise, the essential issue is whether B_1^* can generate two herbivore equilibrium solutions (an unstable and a stable overcompensation one) which, as previously, is monitored by equation (10) which yields

$$B_{\#} < B_1^* < B_{\#}F(\gamma)$$

The left inequality has two consequences: it can not be verified when $B_{\#} > B_m$ (otherwise $B_m < B_1^*$ which is a contradiction), and, if $B_{\#} < B_m$, it imposes $\mu > \alpha(B_{\#})$ through the application of α to the inequality. The right inequality then becomes

$$\gamma > F^{-1}\left(\frac{\alpha_{inc}^{-1}(\mu)}{B_{\#}}\right) \quad (11)$$

where $\alpha_{inc}^{-1}(\cdot)$ is the inverse of the increasing part of $\alpha(B)$. As in the Direct compensation

case, this situation can thus be illustrated using the threshold curve

$$\mu = \alpha(B_{\#}F(\gamma)), \quad (12)$$

initiated at $(\gamma, \mu) = (\frac{r\beta}{r-\phi\beta}, \alpha(B_{\#}))$, that is at $\mathcal{C}_s = 1$. The B_1^* overcompensation equilibrium then exists in the whole region on the right of the increasing part of the curve when this part exists, that is when $B_{\#} < B_m$ (shaded area in Figure 5 (a) with $\mu > \alpha(B_{\#})$).

As for B_2^* , it never generates a stable undercompensation equilibrium, as can be seen in Table 3; only the case $\mathcal{C}_{a2} > 1$ then matters and the situation with two equilibria (including a stable overcompensation one) is again obtained from (10)

$$B_{\#} < B_2^* < B_{\#}F(\gamma).$$

The left inequality only yields a constraint when $B_{\#} > B_m$ (otherwise it is trivial): applying α , which is then decreasing at $B_{\#}$ and B_2^* , it then imposes $\mu < \alpha(B_{\#})$. The right inequality is then satisfied when

$$\gamma > F^{-1}\left(\frac{\alpha_{dec}^{-1}(\mu)}{B_{\#}}\right) \quad (13)$$

where $\alpha_{dec}^{-1}(\cdot)$ is the inverse of the decreasing part of $\alpha(B)$. This threshold always exist even if $B_m < B_{\#}$. In that case, the curve arising from this inequality is defined only for $\mu < \alpha(B_{\#})$, while it is defined for all $\mu < \alpha(B_m)$ otherwise. The B_2^* overcompensation case then occurs on the right of the decreasing part of the curve (12) (shaded regions right to the decreasing part of the black curve on Figures 5 (a) and (b)).

The link between Figures 5 (a) and (b) and Table 3 can then simply be made by analyzing the number and types of positive equilibria in the various regions. For instance, the regions where no equilibrium has been found through the previous analysis, such as left to the increasing part of the black curve and above $\mu = \alpha(B_m)$ in Figure 5 (a), correspond to case (ii). Also, in the shaded area right to the decreasing part of the black curve with μ between $\alpha(B_{\#})$ and $\alpha(B_m)$, both B_1^* and B_2^* generate overcompensation equilibria, which corresponds to case (vi). The remainder of the links is made accordingly and illustrated on Figures 5.

4.2. Phase plane diagrams

To illustrate the dynamical behaviour produced by model (8) in the “*Direct compensation*” and in the “*Direct compensation and Resistance*” cases, we computed typical phase plane diagrams in two specific cases producing bi-stable patterns (Figure 6). Bi-stability indicates that the long-term behaviour of the model is determined by a critical relationship between plants and herbivores densities at the onset of herbivory. Phase plane analysis helps to determine the conditions leading to one or the other long term behaviour. Figure 6 was obtained from fairly standard phase plane analysis methods that are not detailed any further.

Figure 6 (a) figures case (iii), in which both the herbivore-free equilibrium and an overcompensation equilibrium are asymptotically stable, as simulated from the “*Direct compensation*” version of model (8). Other cases relevant to this model, ensuring either the existence and stability of the herbivore-free equilibrium alone (case (ii)) or of an undercompensation one (case (i)), are easily interpreted and thus do not require phase plane analyses. As for case (iii), Figure 6 (a) shows that if the initial herbivore density is large enough, it can trigger a sufficiently strong positive response of the plants, which can sustain a herbivore population in the long term and leads to plant-herbivore co-existence at an overcompensation equilibrium (mutualistic interaction). If, however, the initial herbivore density is too small, the positive response of the plants is not strong enough to make it possible for the herbivores to survive; the latter are then doomed to extinction because of starvation.

We investigated the “*Direct compensation and Resistance*” model (8) in Figure 6 (b), focusing on case (v). Indeed, we considered that the $B_{\ddagger} < B_m$ situation, although it yielded interesting theoretical situations such as tri-stability (case (vi)), was biologically unlikely. B_m is the plant biomass level above which plant defences start acting negatively against herbivores. It is most plausible that fully grown plants at the herbivore-free equilibrium ($B = B_{\ddagger}$) have efficient defences against herbivores, at least if they can express defences at all (otherwise we are back to the “*Direct compensation*” model). Concentrating on $B_{\ddagger} > B_m$, we were thus left with cases (i), (ii), (iv) and (v). The two former do not pose any further difficulties than in the “*Direct compensation*” case, case (iv) is similar to case (iii) illustrated

in Figure 6, except that the co-existence equilibrium is an undercompensation one.

Case (v) is characterized by one overcompensation and one undercompensation equilibrium, both of which being asymptotically stable; small initial herbivore densities lead to overcompensation and large ones to undercompensation (Figure 6 (b)). This can be explained thus: when the initial herbivore density is small, the direct herbivory effect is small too. As both plant biomass and herbivore density increase, the former reaches a level beyond which herbivore growth is limited by plants resistance abilities before the direct herbivory effect takes its toll. Hence, even if the positive response of plants remains small, the balance between herbivory and plants response is in favour of the latter, plants and herbivores co-exist at an overcompensation equilibrium (mutualistic interaction). When the initial herbivore density is large, the direct herbivory effect is strong so that plants cannot make up for it and grow well; the balance between herbivory and plants response is in favour of the former. Herbivores are then rarely confronted with negative effects of plants resistance that are only tangible at high plant biomass levels. Plants and herbivores then reach an undercompensation equilibrium, *i.e.* the usual situation where plants suffer from herbivore presence while herbivores benefit from plants (antagonistic interaction).

Case (v) corresponds thus to a situation where, depending on the respective initial densities of consumers and resources, the outcome of the consumer-resource interaction may be antagonistic or mutualistic. This property is for instance qualitatively similar to the results reported by (Poveda et al., 2010) on the interaction between potato plants and the Guatemalan potato moth, where large and small populations of the pest lead to small and large potato plants, respectively.

5. Discussion

This contribution focused on plant-herbivore interactions with a particular attention given to understanding the conditions under which plants can benefit from the presence of herbivores. Plants response to herbivory can be broadly categorized into tolerance and resistance strategies. Given that plant resistance essentially impacts herbivore development, it can barely benefit to plants as compared with a herbivore-free situation. We thus first

concentrated on tolerance in the form of direct plant compensation, by studying a simple plant-herbivore model in which plants growth rate may respond positively to the presence of herbivores (compensation effect or HOH, Figure 1). We then considered that plants may also resist herbivory, assuming that herbivores growth rate was a non-monotonous function of plants density. This progressive integration of different biological mechanisms into a basic plant-herbivore model allows for a better understanding of the effects of herbivory, plant tolerance, and plant resistance, and their interactions.

As illustrated in the tables and bifurcation diagrams, many different patterns of dynamics can arise, depending on the model hypotheses (Direct compensation versus Direct compensation and Resistance) as well as on parameter values. We will essentially comment on long-term dynamics, hence apparent compensation. Three cases occur in both models: only plants can survive (case (ii), herbivores die out due to starvation and the possible important expression of plant defences); plants and herbivores co-exist in an undercompensation situation (case (i), plants cannot make up for herbivory); plants and herbivores either co-exist in an overcompensation situation, or only plants can survive (case (iii)). Three cases are specific to the Direct compensation and Resistance model: plants and herbivore either co-exist in an undercompensation situation, or only plants can survive (case (iv)); plants and herbivore co-exist either in an under- or over-compensation situation (case (v)); plants and herbivore co-exist either in one among two overcompensation situations, or only plants can survive (case (vi)). Herbivore-free and undercompensation situations can be seen as the classical situations where herbivores have neutral or negative effects on plant biomass. Yet, the remarkable situations corresponding to overcompensation by plants are also evidenced in various cases (iii, v, vi), among which the more plausible scenario where $B_{\ddagger} > B_m$ (case (v), see section 4.2).

We can evaluate the impact of plant compensation by comparing the Rosenzweig-McArthur (RMA) model (Rosenzweig and MacArthur, 1963) to the direct compensation model. The RMA model is well known for generating stable periodic trajectories through the paradox of enrichment; the same property holds in both our models since stable positive equilibria may

be destabilized through a Hopf bifurcation when $\delta'(B^*) + \phi'(B^*)H^* < 0$. In the following, we will concentrate the discussion on the case where positive equilibria are not destabilized by that mechanism. The comparison between the RMA and direct compensation models can be achieved by noting that the RMA model corresponds to $r_B(H) = r_B(0)$ for all H . A quick analysis of Proposition 1 and Figure 2 for the RMA model shows that the only possible situations are survival of plants only (case (ii)) and co-existence equilibria with reduced plant biomass as compared with the herbivore-free situation (case (i)). When the direct compensation mechanism is added to the RMA model, case (ii) may either be unchanged, or additionally generate a co-existence situation characterized by plants overcompensation (case (iii)); as for case (i), it remains structurally similar, but Figure 2 (i) shows that herbivore density is well increased ($H_2^* > H_0^*$, with H_0^* corresponding to the RMA case). Also, in that case, the level of biomass is not influenced since it is ruled by the $\dot{H} = 0$ equation. Thus, the direct compensation mechanism can have three typical apparent compensation consequences: be neutral, if a herbivore free equilibrium stays that way, be positive for both plants and herbivores if overcompensation occurs or, be only profitable to the herbivore in the case with undercompensation. A similar comparison between the Direct compensation and Resistance model and a Resistance-only model, such as the one developed by Freedman and Wolkowicz (1986), shows that the same properties hold most of the time. The only exception stems from case (i) in the Resistance-only model, which may generate overcompensation in case (v) in the Direct compensation and Resistance model. In that situation, plants and herbivore may co-exist at high plant biomass levels, which holds herbivores to low density thanks to a compensation-mediated expression of resistance.

An important novelty of our model is that, under the direct compensation hypothesis, it predicts that apparent plant overcompensation can occur. This result is not frequent in plant-herbivore models, which, if they assume or predict positive responses of plants, usually conclude that, at equilibrium, plants reach lower densities confronted to herbivores than in a herbivore-free situation, *i.e.* undercompensation (Loreau, 1995; de Mazancourt et al., 1998; Ryrie and Prentice, 2011; Fukui et al., 2012). Without an explicit modelling of the herbi-

vore population, Dyer et al. (1986) however found overcompensation situations stemming from constant herbivory. de Mazancourt (2001) also unveiled a similar property in an evolutionary study on plant-herbivore dynamics. Plant overcompensation under herbivory actually means that plants and herbivores have a mutualistic relationship: plants benefit from herbivore presence and herbivore would not survive in the absence of plants. Whether such a mutualism can occur within a basically antagonistic interaction has been the matter of heated debates over the years (Belsky, 1986; Paige and Whitham, 1986; Belsky et al., 1993; Agrawal, 2000), although there was much evidence supporting it (see the Introduction). In our model, plant-herbivore mutualism can never be the unique stable situation: it is always coupled with a stable neutral or antagonistic outcome of the interaction. Thus, depending on the initial plant and herbivore levels, the plant-herbivore model may present mutualistic patterns or not (Figure 6).

In a more general ecological framework, mutualism has recently been shown as a possible outcome of basically antagonistic resource-consumer interactions (Holland and DeAngelis, 2009, 2010). As in the present study, such mutualism relies on the positive response of resources to the presence of consumers, and it occurs as well as particular stable instances of multi-stable dynamics. In the resource-consumer theory proposed by Holland and DeAngelis (2009, 2010), the possible outcomes are generally characterized by a co-existence situation (which may be mutualistic) and the extinction of one or the other species. In their work, extinction occurs because of overexploitation of one species by the other, and not like here, because of starvation of the consumers. Overexploitation of plants by herbivores would also be possible in our framework, for instance if other food sources were available to the herbivores; at the same time, this would prevent them from extinction. Another original feature of our model is that it can also generate multiple stable equilibria at which both species co-exist. For instance, depending on the initial conditions, the plant-herbivore model can display stable antagonistic and mutualistic co-existence equilibria. Such a pattern is, as far as we know, a new theoretical finding. This does not mean that it is biologically unlikely: the potato-potato moth experiment reported by Poveda et al. (2010) appears as a good real

life example of such dynamics.

That herbivores may benefit plants and that both may enjoy mutualistic relationships could have important applications in agronomy and crop pest management. The idea, originally proposed by Harris (1974), is that (some) agricultural crops may require a certain level of pests to achieve maximum yield. For instance, Dyer et al. (1993) reported that cotton crops in China had a better yield under moderate infestation by the cotton boll worm than without the pest. At that time, ensuring a certain level of worms within cotton crops even became a recommended practice, which resulted in an increase in cotton production (Dyer et al., 1993). Apart from cotton plants, many other agronomic plants have the capacity to respond positively to herbivory (Trumble et al., 1993; Thomson et al., 2003; Leimu and Koricheva, 2006). A potential application of our modeling approach is that it could give indices at how pest management could be improved by taking into account or even exploiting the overcompensation potential of some plants, to gain productivity. Our bifurcation and phase plane analyses show that two buttons could and should be triggered. On the one hand, the modification of model parameters to make overcompensation possible (case (iii) in Tab. 2, and cases (iii)-(v)-(vi) in Tab. 3). On the other hand, even when overcompensation conditions are fulfilled, the density dependence governing its realization might require that action be taken to bring the plant biomass/pest density into a region where overcompensation will actually take place (*e.g.* below the separatrix in Fig. 6 (b)); this could for instance be achieved by some direct action on the pest population.

Since most of the outcome of the plant-herbivore dynamics depends on the \mathcal{C}_a and \mathcal{C}_s threshold parameters, how to modify original control parameters in the model mainly relies on them; these controls are related either to the crop parameters, the pest parameters, and/or to the plant-pest interaction parameters. In Section 4.1, we have extracted, and will only discuss, two of those: μ , the pest death rate, and γ , which defines the intensity of the plant response to herbivory. Traditionally, pest control management recommends an increase of the pest death-rate to reduce biomass damage and, if massive enough, this strategy could lead to pest eradication (into region (ii) of Figures 4 and 5); however, if the

initial parameters are in region (i), a less pronounced increase of μ could lead the plant-pest system into the overcompensation regions of the Figures (shaded areas), provided γ is large enough. In addition to this “traditional” pest control, our results highlight other control strategies, some of them seeming paradoxical: indeed, reaching overcompensation in Figures 4 and 5 from regions (ii) and (iv), where the plants by themselves are able to fight off the pest invasion, can require to decrease the pest death-rate. Additionally, or instead, the γ parameter can be played with; in many instances, if overcompensation is originally not possible, an increase of this plant characteristic parameter can lead the system into the shaded area. This can be achieved by an appropriate management of Direct compensation traits in the crop strain choice. In summary, if a plant-pest mutualistic interaction is possible, increased productivity can be obtained by not hitting the pest too hard or, if necessary, favoring it; also, when choosing or modifying a plant strain, it is best to pick the one with the largest compensation capacity. These are not surprising given that the aim is to exploit mutualism; our model confirms that, if the conditions are right, such actions indeed ensure a productivity increase.

Among plant defences, plant resistance to herbivory has been known for centuries, long before its conceptualization, and has been taken advantage of for crop protection ever since, leading to an arms race between pests and farmers. On its part, plant compensation has been thought to be a powerful tool in crop-pest management for about 40 years. It is a potentially long-term crop protection solution due to the lack of evidence of compensation breakdown through herbivore evolution (Fornoni, 2011) as well as the limited impact it has on non-target species. However, the advances in the knowledge of the underlying mechanisms and the development of its use have been slow. The present study confirmed that compensation could be exploited in various ways in agronomy and that the current research effort on these mechanisms should be intensified.

Acknowledgments

AMAP (Botany and Computational Plant Architecture) is a joint research unit which associates CIRAD (UMR51), CNRS (UMR5120), INRA (UMR931), IRD (2M123), and Mont-

pellier 2 University (UM27); <http://amap.cirad.fr>.

AL benefited from a PhD scholarship funded by CIRAD. This research was supported in part by the European Commission through the 7th Framework Program (PURE project, contract number 265865).

Agrawal, A. A., 2000. Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends in plant science* 5 (7), 309–313.

Andrews, J., 1968. A mathematical model for the continuous culture of microorganisms utilizing inhibiting substrates. *Biotech. Bioeng.* 10, 707–723.

Arimura, G., Kost, C., Boland, W., 2005. Herbivore-induced, indirect plant defences. *Biochimica et biophysica acta* 1734 (2), 91–111.

Belsky, A., 1986. Does herbivory benefit plants ? a review of the evidence. *The American Naturalist* 127 (6), 870–892.

Belsky, A., Carson, W., Jensen, C., Fox, G., 1993. Overcompensation by plants : herbivore optimization or red herring ? *Evolutionary Ecology* 7, 109–121.

Brown, B., Allen, T., 1989. The importance of scale in evaluating herbivory impacts. *Oikos* 54 (2), 189–194.

Center, T., Van, T., Dray Jr, F., Franks, S., Rebelo, M., Pratt, P., Rayamajhi, M., 2005. Herbivory alters competitive interactions between two invasive aquatic plants. *Biological control* 33, 173–185.

Crawley, M., 1989. Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual Review of Entomology* 34, 531–564.

de Mazancourt, C., 2001. Can the evolution of plant defense lead to plant-herbivore mutualism? *American Naturalist* 158, 109–123.

de Mazancourt, C., Loreau, M., Abbadie, L., 1998. Grazing optimization and nutrient cycling : when do herbivores enhance plant production ? *Ecology* 79 (7), 2242–2252.

- DeAngelis, D., 1992. Dynamics of nutrient cycling and food webs. Chapman & Hall.
- Dyer, M., 1975. The effects of red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus* l.) on biomass production of corn grain (*Zea mays* l.). *Journal of Applied Ecology* 12, 719–726.
- Dyer, M., DeAngelis, D., Post, W., 1986. A model of herbivore feedback on plant productivity. *Mathematical biosciences* 79, 171–184.
- Dyer, M., Turner, C., Seastedt, T., 1993. Herbivory and its consequences. *Ecological applications* 1, 10–16.
- Dyer, M. I., Moon, A. M., Brown, M. R., Crossley, D. A., 1995. Grasshopper crop and midgut extract effects on plants: an example of reward feedback. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 92 (12), 5475–5478.
- Feng, Z., Liu, R., DeAngelis, D., 2008. Plant-herbivores interactions mediated by plant toxicity. *Theoretical Population Biology* 73, 449–459.
- Feng, Z., Qiu, Z., Liu, R., DeAngelis, D., 2011. Dynamics of a plant-herbivore-predator system with plant toxicity. *Mathematical Biosciences* 229, 190–204.
- Fernandes, G., 1994. Plant mechanical defenses against insect herbivory. *Revta bras. entomology* 38 (2), 321–433.
- Fornoni, J., 2011. Ecological and evolutionary implications of plant tolerance to herbivory. *Functional Ecology* 25 (2), 399–407.
- Freedman, H., Wolkowicz, G., 1986. Predator-prey systems with group defense: The paradox of enrichment revisited. *Bulletin of Mathematical Biology* 48, 493–508.
- Fukui, S., Miki, T., Shimada, M., 2012. Consumers can enhance ecosystem productivity and stability in changing environments. *Population Ecology* 54, 177–186.
- Gibson, R., Pickett, J., 1983. Wild potato repels aphids by release of aphid alarm pheromone. *Nature* 302, 608–609.

- Haldane, J., 1930. *Enzymes*. Longmans, London.
- Hanley, M., Lamont, B., M.M, F., C.M., R., 2000. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systemics* 8, 157–178.
- Harris, P., 1974. A possible explanation of plant yield increases following insect damage. *Agro-Ecosystems* 1, 219–225.
- Heil, M., 2010. Plastic defence expression in plants. *Evolutionary Ecology* 24, 555–569.
- Hik, D., Jefferies, R., 1990. Increase the net aboveground primary production of a salt-marsh forage grass : a test of the prediction of the herbivore optimization model. *Journal of Ecology* 78, 180–195.
- Hilbert, D., Swift, D., Detling, J., Dyer, M., 1981. Relative growth rate and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia* 51, 14–18.
- Holland, J., DeAngelis, D., 2009. Consumer-resource theory predicts dynamic transitions between outcomes of interspecific interactions. *Ecology Letters* 12, 1357–1366.
- Holland, J., DeAngelis, D., 2010. A consumer-resource approach to the density-dependant population dynamics of mutualism. *Ecology* 91 (5), 1286–1295.
- Holling, C. S., 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist* 91, 385–398.
- Lebon, A., Mailleret, L., Grogard, F., Dumont, Y., 2012. Modeling plant compensatory effects in plant-insects dynamics. In: *Proceedings of the Fourth International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (PMA 12)*. pp. 212–219.
- Leimu, R., Koricheva, J., 2006. A meta-analysis of tradeoffs between plant tolerance and resistance to herbivores: combining the evidence from ecological and agricultural studies. *Oikos* 112 (1), 1–9.

- Lennartsson, T., Nilsson, P., Tuomi, J., 1998. Induction of overcompensation in the field gentian, *Gentianella campestris*. *Ecology* 79, 1061–1072.
- Li, Y., Feng, Z., Swihart, R., Bryant, J., Huntly, N., 2006. Modeling the impact of plant toxicity on plant-herbivore dynamics. *Journal of Dynamics and Differential equations* 18 (4), 1021–1042.
- Loreau, M., 1995. Consumers as maximizers of matter and energy flow in ecosystems. *The American Naturalist* 145 (1), 22–42.
- Mabry, C., Wayne, P., 1997. Defoliation of the annual herb *Abutilon theophrasti* : mechanisms underlying reproductive compensation. *Oecologia* 111 (2), 225–232.
- Marcelis, L., Heuvelink, E., Goudriaan, J., 1998. Modelling biomass production and yield of horticultural crops: a review. *Scientia Horticulturae* 74 (1–2), 83 – 111.
- McNaughton, S., 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the serengeti. *The American Naturalist* 113, 691–703.
- McNaughton, S., 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40, 329–336.
- Meyer, G., 1998. Pattern of defoliation and its effect on photosynthesis and growth of goldenrod. *Functional Ecology* 12, 270–279.
- Noy-Meir, I., 1975. Stability of grazing systems, application of predator-prey graphs. *Journal of Ecology* 63, 459–481.
- Nunez-Farfan, J., Fornoni, J., Valverde, P., 2007. The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *annual review of ecology evolution and systematics* 38, 541–566.
- Paige, K., Whitham, T., 1986. Overcompensation in response to mammalian herbivory : the advantage of being eaten. *The American Naturalist* 129 (3), 407–416.

- Paul, M., Foyer, C., 2001. Sink regulation of photosynthesis. *Journal of Experimental botany* 52 (360), 1383–1400.
- Poveda, K., Gomès Jimenez, M., Kessler, A., 2010. The enemy as ally: herbivore-induced increase in crop yield. *Ecological Applications* 20 (7), 1787–1793.
- Quesada, M., Bollman, K., Stephenson, A., 1995. Leaf damage decreases pollen production and hinders performance in *Cucurbita texana*. *Ecology* 76 (1), 437–443.
- Reich, P., Tjoelker, M., Machado, J.-L., Oleksyn, J., 2006. Universal scaling of respiratory metabolism, size and nitrogen in plants. *Nature*.
- Rosenzweig, M., MacArthur, R., 1963. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *The American Naturalist* 97, 209–223.
- Ryrie, S., Prentice, I., 2011. Herbivores enable plant survival under nutrient limited conditions in a model of grazing system. *Ecological modelling* 222, 381–397.
- Sadras, V., 1996. Coton compensatory growth after loss of reproductive organs as affected by availability of resources and duration of recovery period. *Oecologia* 106, 432–439.
- Strauss, S., Agrawal, A., 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in ecology and evolution* 14 (5), 179–185.
- Strauss, S., Rudgers, J., Lau, J., Irwin, R., 2002. Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 17 (6).
- Thomson, V., Cunningham, S., Ball, M., Nicotra, A., 2003. Compensation for herbivory by *Cucumis sativus* through increased photosynthetic capacity and efficiency. *Oecologia* 134, 167–175.
- Trumble, J., Kolodny-Hirsh, D., Ting, I., 1993. Plant compensation for arthropod herbivory. *Annual Reviews Entomology* 38, 93–119.

Williamson, S., Detling, J., Dodd, J., Dyer, M., 1989. Experimental evaluation of the grazing optimization hypothesis. *Journal of Range Management* 42 (2), 149–152.

Zangerl, A., Hamilton, J., Miller, T., Crofts, A., Oxborough, K., Berenbaum, M., de Lucia, E., 2002. Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes. *PNAS* 99 (2), 1088–1091.

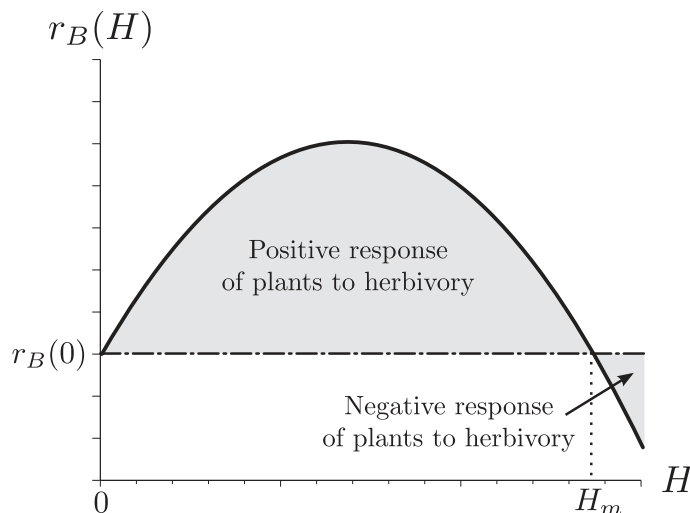


Figure 1: Plant biomass growth rate $r_B(H)$ characteristic of the herbivory optimisation hypothesis: for low to moderate levels of herbivory ($H < H_m$), plant productivity is increased as compared to the herbivory-free case ($H = 0$) and eventually reaches a maximum, but is decreased for large levels of herbivory ($H > H_m$).

Appendix A. Stability analysis of the equilibria of (1): Direct compensation

The Jacobian matrix of (1) at a given (B, H) is:

$$\mathcal{J}(X) = \begin{pmatrix} r_B(H) - \delta'(B)B - \delta(B) - \phi'(B)BH - \phi(B)H & r'_B(H) - \phi(B)B \\ \alpha'(B)H & \alpha(B) - \mu \end{pmatrix}.$$

- For the trivial equilibrium $X^* = (0, 0)$,

$$\mathcal{J}(X^*) = \begin{pmatrix} r_B(0) - \delta(0) & 0 \\ 0 & -\mu \end{pmatrix}$$

which implies that the equilibrium is a saddle-point, hence unstable, since $r_B(0) > \delta(0)$.

- When $X^* = (B_{\#}, 0)$ with $B_{\#} = \delta^{-1}(r_B(0)) > 0$,

$$\mathcal{J}(X^*) = \begin{pmatrix} -\delta'(B_{\#})B_{\#} & r'_B(0)B_{\#} - \phi(B_{\#})B_{\#} \\ 0 & \alpha(B_{\#}) - \mu \end{pmatrix}$$

which implies that the equilibrium is locally asymptotically stable (LAS) if $\alpha(B_{\#}) < \mu$ or, since α is an increasing function, $B_{\#} < B^*$, which is equivalent to $\mathcal{C}_a > 1$. When undercompensation is possible, the herbivore-free equilibrium is unstable.

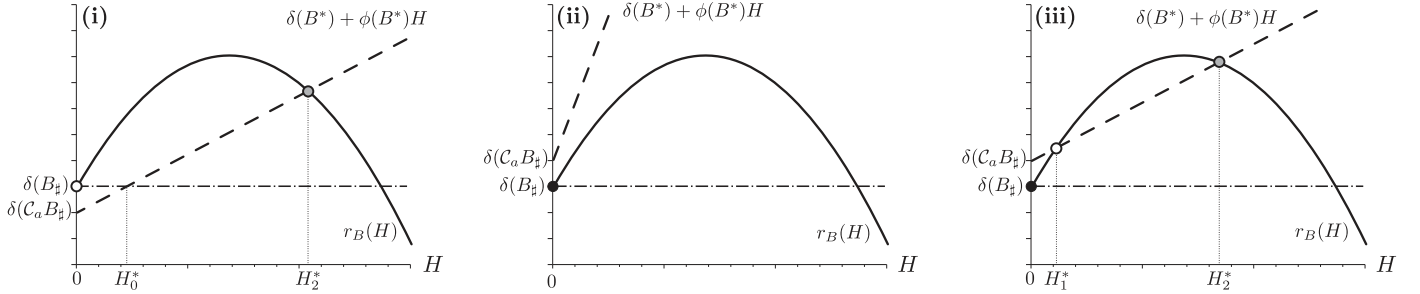


Figure 2: Equilibria and their stability. Different configurations for both sides of equation (3) : $r_B(H)$ (solid) and $\delta(B^*) + \phi(B^*)H$ (dashed). Case (i): one positive equilibrium (B^*, H_2^*) with $B^* = C_a B_{\#} < B_{\#}$; case (ii): no positive equilibrium; case (iii): two positive equilibria (B^*, H_1^*) and (B^*, H_2^*) with $B^* = C_a B_{\#} > B_{\#}$. White circles correspond to unstable equilibria, black circle to stable equilibria and grey ones to equilibria whose stability depends on an additional condition. The dash-dotted line corresponds to the biomass growth-rate without compensation, which only yields an equilibrium (B^*, H_0^*) in case (i).

- When $X^* = (B^*, H^*)$, we have $r_B(H^*) - \delta(B^*) - \phi(B^*)H^* = 0$ so that

$$\mathcal{J}(X^*) = \begin{pmatrix} -(\delta'(B^*) + \phi'(B^*)H^*)B^* & (r'_B(H^*) - \phi(B^*))B^* \\ \alpha'(B^*)H^* & 0 \end{pmatrix}.$$

and (B^*, H^*) is LAS if

$$\begin{aligned} \det(\mathcal{J}) &= -\alpha'(B^*)H^*B^* (r'_B(H^*) - \phi(B^*)) > 0 \\ \text{trace}(\mathcal{J}) &= -(\delta'(B^*) + \phi'(B^*)H^*)B^* < 0 \end{aligned} \quad (\text{A.1})$$

The first condition can easily be linked to the slopes of the functions on Figure 2; $r'_B(H^*) - \phi(B^*)$ is indeed the difference between the slope of r_B and that of $\delta(B^*) + \phi(B^*)H^*$ the dashed line. The condition on the determinant is not satisfied at H_1^* because $r'_B(H_1^*) - \phi(B^*) > 0$ there and (B^*, H_1^*) is then a saddle point. Hence (B^*, H_2^*) satisfies the determinant condition and is the only possibly asymptotically stable positive equilibrium.

We are then left to check the trace condition for (B^*, H_2^*) . Unless plant consumption by herbivores follows a mass-action principle and $\phi(B)$ is constant, it is not possible to guarantee asymptotic stability for this equilibrium. As soon as $\phi(B)$ is a decreasing function, as would be the case for a Holling II $\phi(B)B$ consumption rate, the trace could be positive. If the slope of δ is small or that of ϕ is large at the equilibrium,

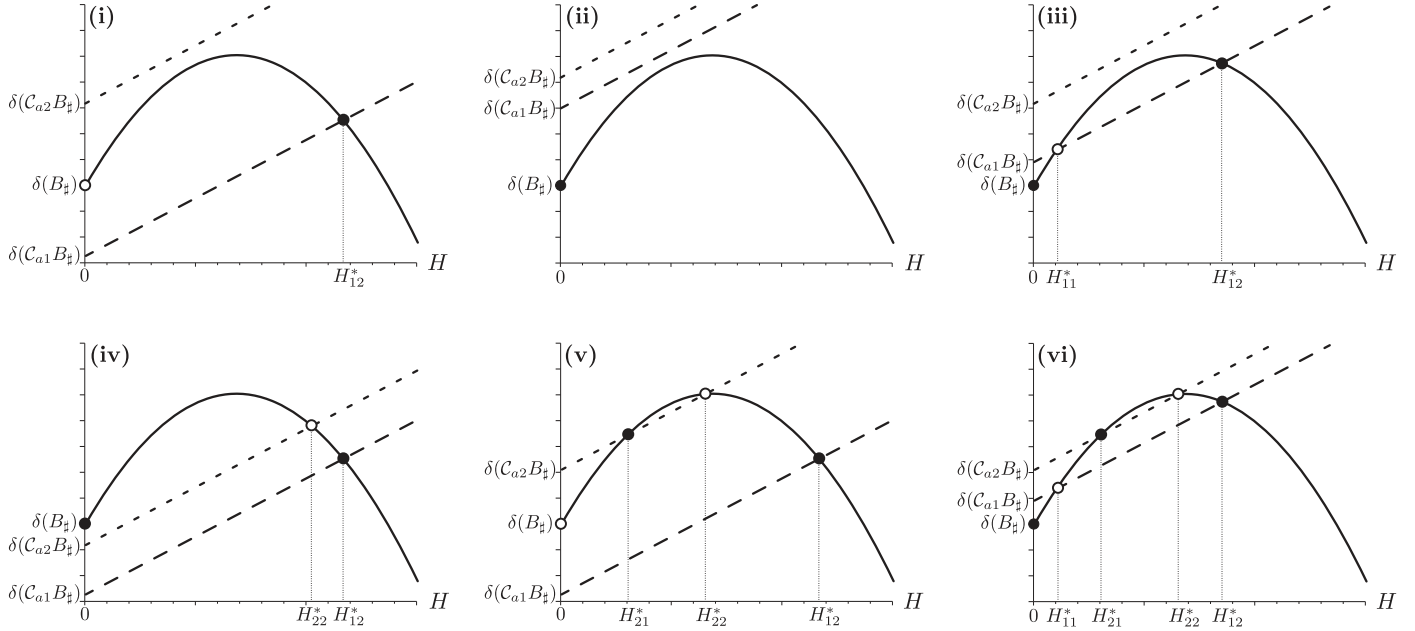


Figure 3: Different configurations for the equilibria. When both B_1^* and B_2^* exist, the long and short dashed lines represent $\delta(B_1^*) + \phi(B_1^*)H^*$ and $\delta(B_2^*) + \phi(B_2^*)H^*$, respectively and the solid curve is $r_B(H)$. The black circles represent the stable equilibria, and the white ones the unstable ones. Note that $\phi(B)$ was taken constant for this figure so that the linear functions are parallel and the stability of the positive equilibria (B_1^*, H_{12}^*) and (B_2^*, H_{21}^*) is guaranteed.

asymptotic stability is lost through a Hopf bifurcation which, as in the Rosenzweig Mac Arthur model (Rosenzweig and MacArthur, 1963), shall generate a stable limit cycle surrounding the equilibrium (results not shown).

Appendix B. Stability analysis of the equilibria of (1): Direct compensation and Resistance

The stability analysis relies on the same Jacobian matrix $\mathcal{J}(X)$, so that the instability of $(0, 0)$ stays unchanged and that of $(B_{\sharp}, 0)$ still depends on $\alpha(B_{\sharp}) < \mu$. However, this last condition does not translate as directly as before. Since it is clear that $\alpha(B) > \mu = \alpha(B_i^*)$ if and only if $B_1^* < B < B_2^*$, it is then direct that $(B_{\sharp}, 0)$ is LAS if $B_{\sharp} < B_1^* < B_2^*$ or $B_1^* < B_2^* < B_{\sharp}$, so that $1 < \mathcal{C}_{a1} < \mathcal{C}_{a2}$ or $\mathcal{C}_{a1} < \mathcal{C}_{a2} < 1$, both the B_i^* corresponding to undercompensation or both to overcompensation.

The stability analysis of (B_1^*, H_{11}^*) and (B_1^*, H_{12}^*) is identical to that of (B^*, H_1^*) , (B^*, H_2^*)

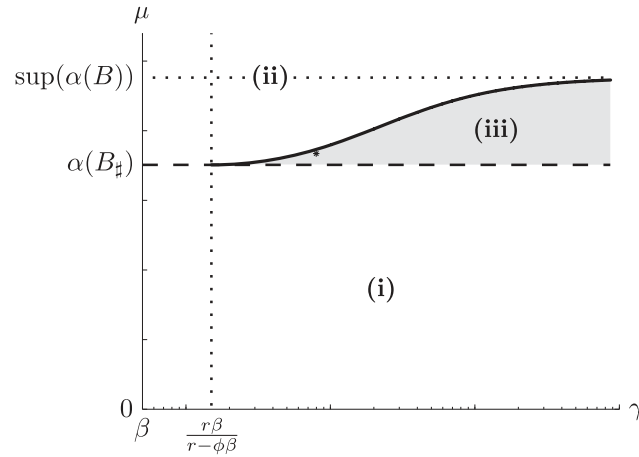


Figure 4: Bifurcation diagrams summarizing the different behaviours of model (8) in the Direct compensation case (see Table 2) as a function of γ and μ (the γ axis is in log-scale, while the μ scale is linear). Parameters are $r = 1$, $\beta = 0.5$, $\delta = 3$, $\phi = \frac{4}{3}$ and $\alpha(B) = \frac{B}{4.2B+0.5}$. The plain black curve is defined by $\mu = \alpha(B_{\#}F(\gamma))$. The shaded area corresponds to the existence of overcompensation equilibria. Regions numbering is made in reference to Table 2. The asterisk in panel identifies parameters γ and μ used to compute Figure 6, case (iii).

since $\alpha'(B_1^*) > 0$: (B_1^*, H_{11}^*) is a saddle point and (B_1^*, H_{12}^*) can be stable. Things are different for (B_2^*, H_{21}^*) and (B_2^*, H_{22}^*) : since $\alpha'(B_2^*) < 0$, the slopes conditions coming from the determinant condition in (A.1) are reversed so that it is (B_2^*, H_{22}^*) that is a saddle point and (B_2^*, H_{21}^*) is asymptotically stable if $\delta'(B_2^*) + \phi'(B_2^*)H_{21}^* > 0$.

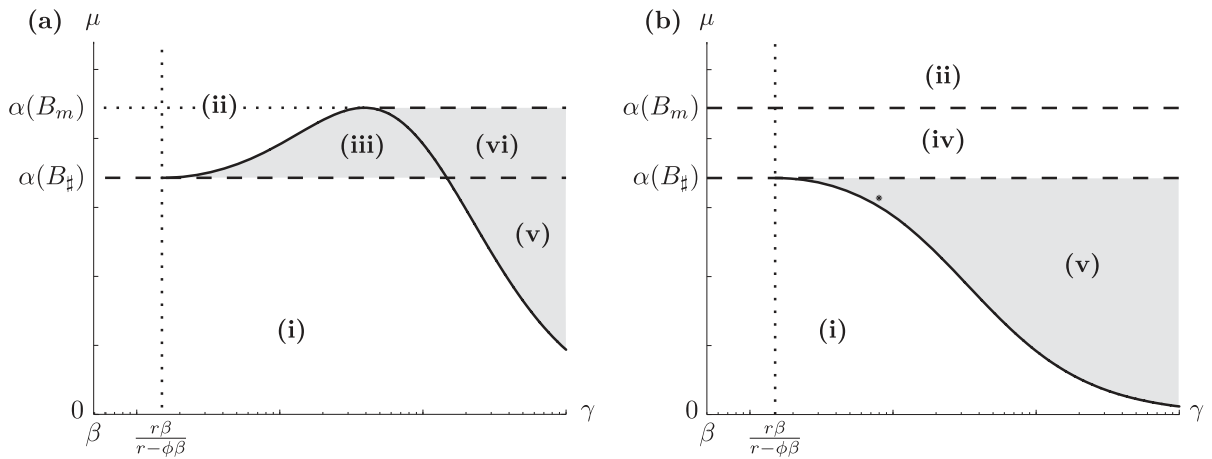


Figure 5: Bifurcation diagrams summarizing the different behaviours model (8) in the “Direct compensation and Resistance” case (see Table 2) in function of γ and μ (the γ axis is in log-scale, while the μ scale is linear). Parameters are $r = 1$, $\beta = 0.5$, $\phi = \frac{4}{3}$ and $\alpha(B) = \frac{B}{B^2+2.5B+0.5}$; such a choice for $\alpha(B)$ makes it essentially comparable to the $\alpha(\cdot)$ function used in Figure 4, as both functions have similar values for $B < B_m = 1$ as well as similar suprema. In panel (a), we used $\delta = 3$, which illustrates the situation where $B_\# = \frac{1}{3} < B_m = 1$, which makes it analogous to Figure 4 up to $\gamma = F^{-1}\left(\frac{B_m}{B_\#}\right)$; in panel (b), we used $\delta = \frac{1}{3}$, which illustrates the situation where $B_\# = 3 > B_m$. In both panels, the plain black curve is defined by $\mu = \alpha(B_\#F(\gamma))$. The shaded area corresponds to the existence of overcompensation equilibria. Regions numbering is made in reference to Table 3 and explained further in the text. The asterisk in panel (b) identifies parameters γ and μ used to compute Figure 6, case (v).

Functions	Hypotheses	
$r_B(H)$	$r_B(0) > 0$ increasing for small H concave for $H < H_m$ with $H_m \in [0, +\infty]$	
$\delta(B)$	$0 \leq \delta(0) < r_B(0)$ increasing $\lim_{B \rightarrow +\infty} \delta(B) > \sup_{H \in \mathbb{R}_+} r_B(H)$	
$\phi(B)$	positive non-increasing	
$\alpha(B)$	<u>Direct compensation</u>	<u>Direct compensation and Resistance</u>
	$\alpha(0) = 0$ nonnegative increasing $\mu < \lim_{B \rightarrow +\infty} \alpha(B)$	$\alpha(0) = 0$ nonnegative increasing for $B < B_m$ and decreasing for $B > B_m$ with $B_m \in \mathbb{R}_*^+$ $\mu < \alpha(B_m)$

Table 1: Hypotheses on the different functions used in system (1)

Existence conditions		Equilibria	Stable biological equilibria	Cases
$\mathcal{C}_a < 1$		$(B_{\dagger}, 0)$ unstable (B^*, H_2^*) LAS [†]	Undercompensation	(i)
$\mathcal{C}_a > 1$	$\mathcal{C}_s < 1$	$(B_{\dagger}, 0)$ LAS	Herbivore-free	(ii)
	$\mathcal{C}_s > 1$	$(B_{\dagger}, 0)$ LAS $(B_{\dagger}, 0)$ LAS	Herbivore-free	(ii)
		(B^*, H_1^*) unstable (B^*, H_2^*) LAS [†]	Herbivore-free Overcompensation	(iii)

Table 2: Different Equilibria and their stability/unstability properties. † signs highlight the equilibria for which stability is linked to the condition $\delta'(B^*) + \phi'(B^*)H_2^* > 0$, otherwise instability occurs through Hopf bifurcation. This condition is always verified if ϕ is taken constant. Three distinct cases have been identified. When $\mathcal{C}_s > 1$ and $\mathcal{C}_a > 1$, the knowledge of \mathcal{C}_s and \mathcal{C}_a is not sufficient to determine the number of equilibria without any further knowledge on the system. The cases numbering corresponds to the one of Figure 2

Existence conditions		Equilibria	Stable biological equilibria	Cases
$1 > \mathcal{C}_{a2} > \mathcal{C}_{a1}$		$(B_{\#}, 0)$ LAS (B_1^*, H_{12}^*) LAS [†] (B_2^*, H_{22}^*) unstable	Herbivore-free Undercompensation	(iv)
$\mathcal{C}_{a2} > 1 > \mathcal{C}_{a1}$	$1 > \mathcal{C}_{s2}$	$(B_{\#}, 0)$ unstable (B_1^*, H_{12}^*) LAS [†]	Undercompensation	(i)
	$\mathcal{C}_{s2} > 1$	$(B_{\#}, 0)$ unstable (B_1^*, H_{12}^*) LAS [†]	Undercompensation	(i)
$(B_{\#}, 0)$ unstable (B_1^*, H_{12}^*) LAS [†] (B_2^*, H_{21}^*) LAS [†] (B_2^*, H_{22}^*) unstable		Undercompensation Overcompensation	(v)	
$\mathcal{C}_{a2} > \mathcal{C}_{a1} > 1$	$1 > \mathcal{C}_{s2} \geq \mathcal{C}_{s1}$	$(B_{\#}, 0)$ LAS	Herbivore-free	(ii)
	$\mathcal{C}_{s2} > 1 > \mathcal{C}_{s1}$	$(B_{\#}, 0)$ LAS	Herbivore-free	(ii)
		$(B_{\#}, 0)$ LAS (B_2^*, H_{21}^*) LAS [†] (B_2^*, H_{22}^*) unstable	Herbivore-free Overcompensation	(iii-bis)
	$\mathcal{C}_{s2} \geq \mathcal{C}_{s1} > 1$	$(B_{\#}, 0)$ LAS	Herbivore-free	(ii)
		$(B_{\#}, 0)$ LAS (B_1^*, H_{11}^*) unstable (B_1^*, H_{12}^*) LAS [†]	Herbivore-free Overcompensation	(iii)
		$(B_{\#}, 0)$ LAS (B_2^*, H_{21}^*) LAS [†] (B_2^*, H_{22}^*) unstable	Herbivore-free Overcompensation	(iii-bis)
		$(B_{\#}, 0)$ LAS (B_1^*, H_{11}^*) unstable (B_1^*, H_{12}^*) LAS [†] (B_2^*, H_{21}^*) LAS [†] (B_2^*, H_{22}^*) unstable	Herbivore-free Two overcompensations	(vi)

Table 3: Different equilibria and their stability/instability properties when both B_1^* and B_2^* exist. † signs highlight the equilibria for which stability is linked to the condition $\delta'(B_i^*) + \phi'(B_i^*)H_{ij}^* > 0$, otherwise instability occurs through Hopf bifurcation. This condition is always verified if ϕ is taken constant. Seven distinct cases have been identified corresponding to six different biological configurations. When $\mathcal{C}_{s2} > 1$ and $\mathcal{C}_{a2} > 1$, the knowledge of \mathcal{C}_{si} and \mathcal{C}_{ai} is not sufficient to determine the number of equilibria without any further knowledge on the system. The cases numbering corresponds to the one of Figure 3

Chapitre 5

Deuxième approche : La vérification expérimentale de la compensation chez le couple Tomate/ *Tuta absoluta*

5.1 Introduction

Dans le chapitre 4, nous avons mis en évidence, à l'aide d'un modèle mathématique, l'existence de situations de surcompensation chez une plante présentant une capacité de compensation directe. Néanmoins, lorsqu'il existe, cet équilibre co-existe toujours avec d'autres équilibres (sans herbivores ou de souscompensation). C'est le niveau initial d'infestation qui va orienter le système vers l'un ou l'autre de ces équilibres. Deux hypothèses fortes apparaissent donc lorsque l'on considère la compensation apparente d'un système plantes-insectes : la première est que la plante doit être capable de tolérance (et donc de compensation directe) et la seconde est que le niveau d'infestation initiale ne doit pas être trop élevé.

De nos jours, la sélection des plantes cultivées est principalement basée sur des critères organoleptiques mais aussi de résistance aux ravageurs (insectes, nématodes, acariens) et/ou aux maladies (bactéries, virus...), mettant totalement de côté l'aspect tolérance des défenses des plantes (voir section 2.4.3.1, page 42). C'est par exemple le cas de la sélection variétale de la tomate, débutée en 1920 aux Etats-Unis. En effet, un des aspects fondamentaux de l'étude de l'évolution des défenses des plantes est que la résistance et la tolérance sont considérées comme des fonctions redondantes et mutuellement exclusives

[Simms and Triplett, 1994]. Ainsi, une plante hautement résistante ne présentera pas de tolérance et inversement. Néanmoins, de nombreuses études expérimentales ont mis en avant une répartition simultanée des ressources dans les deux stratégies [Nunez-Farfan et al., 2007] et donc la coexistence de la résistance et de la tolérance. Cette coexistence peut être vérifiée par l'étude de l'expression de la tolérance chez une espèce sélectionnée pour ses résistances comme par exemple la tomate.

Cely et al. [2010] ont mis en évidence cette tolérance chez une variété de tomate, Durinta, dans le cadre de l'interaction entre la tomate et l'un de ses ravageurs, *Tuta absoluta* (voir focus 9). Habituellement, les larves de *T. absoluta* minent le mesophylle des plantes induisant de forts impacts sur la production. Ce travail avait donc pour but de déterminer les différents niveaux de dégâts engendrés par *T. absoluta* lors d'une production de tomates en serre. L'étude a été menée de juin à décembre 2005 en Colombie. Deux expérimentations ont été conduites. La première considérait une gamme d'infestations initiales (0, 10, 15, 20 et 25 femelles) à appliquer sur des plants de 6 semaines placés en cages entomologiques dont les auteurs mesuraient différentes variables (hauteur, nombre de feuilles, nombre de folioles, distances des entrenœuds et biomasse). La seconde expérimentation reprenait les principes de la première au niveau d'infestation initiale près que cette fois considérait 0, 2, 4, 6, 8 et 10 femelles de *T. absoluta*. La première expérimentation a démontré que lorsque la densité de *T. absoluta* augmentait, l'impact sur les plantes était de plus en plus fort. Au contraire pour la gamme d'infestation comprise en 0 et 10 femelles, Cely et al. [2010] ont mis en évidence, pour les infestations 2, 4, 6 femelles, une augmentation de la surface foliaire ainsi que de la biomasse. Les auteurs ont associé ces deux augmentations à un phénomène de surcompensation.

Cette étude semble donc aller dans le sens des hypothèses mises en avant dans le cadre de la modélisation mathématique présentée dans le chapitre 4. Cependant, de nombreux points de cette étude méritent des approfondissements. Le premier point vient du manque de précisions sur les calculs de biomasse fraîche et sèche des plantes (destructive ou non, par estimation de l'azote contenu dans les feuilles,...) ainsi que sur la confiance accordée aux résultats obtenus. Le second point concerne le protocole appliqué : l'étude a en effet été menée sur très peu de répétitions (3 répétitions) et sur un cultivar de tomate, Durinta, non commercialisé et cultivé en France (et qui plus est non inscrit au catalogue des variétés françaises). Nous avons donc voulu reprendre l'idée fondamentale développée par Cely et al. [2010] et l'appliquer à un cultivar utilisé traditionnellement en France, la Marmande. Cette expérience a été menée en collaboration avec l'institut agrobiotech de Sophia Antipolis où ont déjà été conduites de nombreuses études sur la lutte biologique contre *T. absoluta* sur cette variété de tomate [Bompard, 2010, Bompard et al., 2013, Chailleux et al., 2013] mais aussi sur les rétro-actions entre la plante et l'insecte [Han et al., 2014]. Dans la continuité de ces études sur la variété Marmande,

nous avons donc mis en place une expérimentation similaire à celle de Cely et al. [2010], en culture hydroponique sous serres où nous avons cherché à quantifier l'impact de deux infestations différentes de *T.absoluta* (l'une faible, l'autre forte) sur un plus grand nombre de plants de tomate (135). Des variables végétatives (taille, nombre de feuilles, de tiges secondaires ou gourmands, d'entrenoeuds, poids frais et sec des feuilles et des tiges) et des variables reproductives (nombre de fleurs et fruits) ont été mesurées par des mesures non-destructives et destructives. Cette étude nous aura permis de dégager des tendances de compensation végétative et reproductrice (voire de surcompensation dans la production des fruits) bien que les résultats ne soient pas significatifs sur les variables mesurées.

Focus 9 (La mineuse de la tomate, *Tuta absoluta*).

Nom : *Tuta absoluta* ou mineuse de la tomate

Famille : *Gelechiidae*.

Importance : ravageur le plus important en Amérique du sud, considéré comme très dangereux en France depuis son apparition en 2008

Aire d'origine : Amérique du Sud

Répartition : Amérique du Sud (Argentine, Bolivie, Brésil, Chili, Colombie, Équateur, Paraguay, Pérou, Uruguay, Venezuela), Espagne, Italie, France, Malte, Royaume-Uni, Grèce, Suisse, Portugal, Maroc, Algérie, Tunisie, Libye, Albanie,...

Biologie :

L'adulte est un papillon de petite taille (6 mm de long pour 10 mm d'envergure), de couleur brun-gris avec des taches noires sur les ailes antérieures. Principalement actif au début de la journée ou au crépuscule. Présent toute l'année s'il y a présence de biomasse végétale. La femelle pond un maximum de 260 oeufs sur toute sa durée de vie. Quatre stades larvaires (12 jours) qui se nourrissent du mésophyle et un stade puppe (7 jours). Multivoltine.

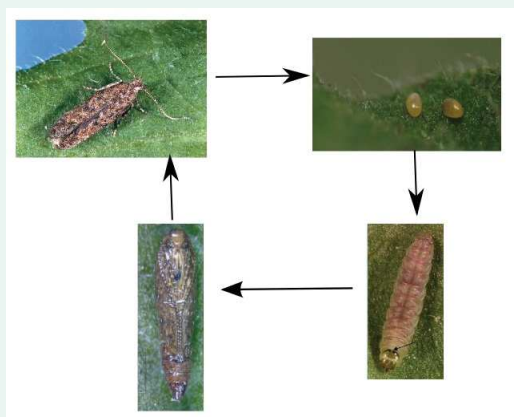


FIGURE 5.1: Cycle de vie de la mineuse de la tomate

Moyen de contrôle :

Chimique : *T. absoluta* est résistante à la plupart des insecticides.

Mécanique : Retrait des fruits et des feuilles infestées.

Biologique : pentatome prédatrice (*Podisus nigrispinus* par exemple), parasitoïdes des oeufs (*Trichogramma* spp.), parasitoïdes des larves (*Necremnus* ou *Bracon nigricans*), prédateurs (*Dicyphus errans*, *Nabis pseudoferus*), *Bacillus thuringiensis*.

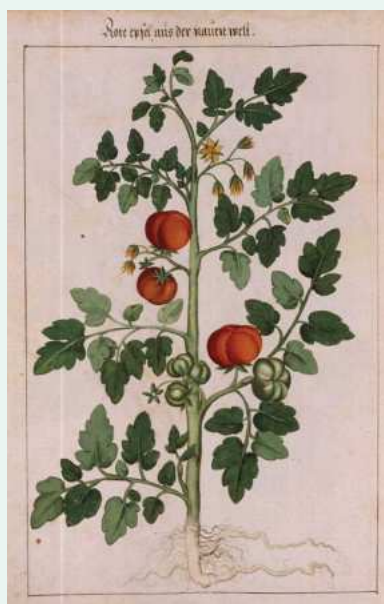
Focus 10 (La tomate, *Solanum lycopersicum* L.).**Nom :** *Solanum lycopersicum***Famille :** *Solanaceae*.**Importance :** le légume le plus consommé au monde après la pomme de terre mais avant les oignons**Aire d'origine :** Amérique du Sud**Production :** 160 millions de tonnes mondiales en 2011 produites principalement en Chine, Inde, Etats-Unis, Turquie, Égypte, Iran, Italie, Brésil, Espagne... (données de la FAO ^a)

FIGURE 5.2: Représentation d'un plant de Tomate portant des fruits et des fleurs
- Dessin de David Redtel

Biologie : L'espèce compte quelques variétés botaniques et des milliers de variétés cultivées (cultivar) dont la Marmande. Ce sont des plantes de type herbacées à croissance le plus souvent indéterminée, bien qu'il existe des cultivars à croissance déterminée. Elles ont un système racinaire fasciculé et des tiges et feuilles couvertes de trichomes (glandulaires ou non). Les feuilles présentent de fortes disparités photosynthétiques, si bien qu'en conduite commerciale, les vieilles feuilles sont retirées des plants afin de ne pas ralentir la croissance des fruits. Les fruits sont issus d'une reproduction souvent autogame qui nécessite l'intervention d'un agent extérieur (vent, bourdons, vibreur). La tomate est cultivée en plein champ, sous abri léger, sous serres, en culture hydroponique...

Ravageurs principaux :

Virus : Mosaïque du tabac, maladie bronzée de la tomate, maladie des feuilles jaunes en cuillères

Champignon : Cladosporiose, Fusarioses, Mildiou, Pourriture grise,...

Bactéries : Chancre bactérien

Insecte : Trips, aleurodes, pucerons, noctuelles, mouches mineuses, nématodes,...

a. <http://faostat3.fao.org/home/index.html>

Effect of different density of *Tuta absoluta* (Meyrick 1917)
[Lepidoptera : Gelechiidae] on tomato variety “Marmande” under
greenhouse conditions

A. Lebon^{a,*}, P. Bearez^c, G. Le Moguédec^b, L. Mailleret^{c,d,e,f}, Y. Dumont^a, F. Grognard^f,
N. Desneux^c

^aCIRAD, Umr AMAP, Montpellier, France

^bINRA, Umr AMAP, Montpellier, France

^cINRA, UMR 1355 ISA, Teapea, Sophia Antipolis, France

^dUniversité Nice Sophia Antipolis, UMR 1355 ISA, Teapea, Sophia Antipolis, France

^eCNRS, UMR 7254 ISA, Teapea, Sophia Antipolis, France

^fBIOCORE, INRIA, Sophia-Antipolis, France

Abstract

The potential positive effects of herbivores on plants have been the subject of debates for decades. While traditionally, herbivory was considered to have a negative impact on plants, some studies also reported possible mutualism between plants and herbivores. Plant defences, and in particular tolerance and resistance, seem to play an important role in shaping plant-herbivore interactions. The purpose of this study is to find a compensation response on tomato with *T. absoluta*. The study focuses on the impact of one generation of *T. absoluta* (40 larvae and 80 larvae) on a tomato variety, traditionally grown in France: “Marmande” tomato. This impact is characterized by vegetative and reproductive variables (height, number of leaves, stems, flowers, fruits, dry and fresh weight). The results can distinguish trends of compensation (for low and high infestation) on the tomato cultivar Marmande even if there are no significant differences between the treatments.

Keywords: Plant herbivore interactions, compensation, plant defences, *Tuta absoluta*, Tomato cv Marmande

*Corresponding author. Tel. +33 467 614909; fax. +33 467 615668. Address: CIRAD, TA A51/PS2 34398 Montpellier cedex 5, France. E-mail address: audrey.lebon@cirad.fr.

1. Introduction

In Europe and in particular in the Mediterranean region, the larvae of the tomato leaf-miner, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae), cause severe yield losses to tomato crop, *Solanum lycopersicum* L. (around 80 to 100% according to (Desneux et al., 2010)). *T. absoluta* is native from South America where it is the main tomato pest. *T. absoluta* has been recognized as a worldwide threat since its introduction in Europe through Spain in 2006, North Africa, the Middle East, Asia and North America where it is a quarantine pest (Desneux et al., 2010, 2011). *T. absoluta* has four larvae stages which can induce damages on tomato plants by eating the leaves mesophyll (producing large mines) but also by burrowing stems, apical buds, flowers, non-mature and mature fruits (Desneux et al., 2010). Moreover, mines on fruits can be some open doors for opportunistic infections and alter qualitative aspects of harvested products.

This tomato borer is a challenging pest to control with chemicals due to different characteristics. Firstly, *T. absoluta* has a high reproduction rate and can have multiple overlapping generations during one crop cycle (Picanço and Guedes, 2012). Secondly, the fact that the larvae are hidden into the leaf blades or stem or even fruits add another difficulty for insecticides uses. Also, as yield losses caused by *T. absoluta* are so important, conventional controls (insecticides) have been overused in fields which has favored the evolution of resistances in the tomato leaf-miner population. Most of the control failure can be linked to *T. absoluta* resistance (Lietti et al., 2005; Silva et al., 2011; Reyes et al., 2012). Therefore, alternative ways of control which appear to limit the impacts of *T. absoluta* larvae on tomato plants have been explored. A simple removal of infested fruits is a common way to reduce an infestation, but it is not always feasible or even effective (Picanço and Guedes, 2012). The sex pheromone of *T. absoluta* has been discovered during the 90s whereupon mass trapping for adults have been created. However, this control is not really effective and caused negligible decrease of the pest population. Other practices, like plant spacing (Picanço et al., 1998), have also been tested (without real results). Biological control is one of the most impor-

tant alternative ways to manage *T. absoluta* population. The first focus has been put on predatory stinkbugs (*Podisus nigrispinus* for example) that in the end show a poor efficacy. Second, egg parasitoids (*Trichogramma* spp.), *Necremnus* (Ferracini et al., 2012), or *Bracon nigricans* (Biondi et al., 2013) but also predators such as *Dicyphus errans* (Ingegno et al., 2013), or *Nabis pseudoferus* (Cabello et al., 2009), or *Bacillus thuringiensis* (Picanço and Guedes, 2012) have been used with more efficiency.

Another alternative control of *T. absoluta* population is the selection of more resistant plants. This practice has been developed in Brazil since 1990. The source of tomato resistance is clearly linked to the leaf density of glandular trichomes (especially type IV) which produce some insecticide compounds effective against *T. absoluta* larvae (Maluf et al., 1997; Ecole et al., 2001; Leite et al., 2001; Oliveira et al., 2009). However, including these traits into some new varieties is not an easy task and remains still in progress (Picanço and Guedes, 2012). There is another defense trait that has been little studied for alternative control of *T. absoluta* in breeding: tolerance. Plant tolerance aims to reduce the negative impact of herbivory on plant fitness and/or biomass once it has occurred. Plant tolerance is strongly linked with the compensatory effect, a process by which plants may respond positively, in terms of growth and/or fitness, to herbivory (McNaughton, 1983; Trumble et al., 1993; Strauss and Agrawal, 1999). More than compensation, plants can also exhibit overcompensation (a more important biomass/fitness when they are under attack than healthy). Classical examples of plants overcompensation are scarlet *Gilia* and field gentians, which can double their fitness as compared to undamaged plants (Paige and Whitham, 1986; Lennartsson et al., 1998). Agronomic plants also exhibit overcompensation: corn crops tend to produce more grains when fed upon by moderate levels of red-winged blackbirds (Dyer, 1975), cotton crops appear to yield more in presence of moderate levels of cotton boll worms (Dyer et al., 1993) and potato plants can double their biomass when confronted to small densities of larvae of the Guatemalan potato moth (Poveda et al., 2010)). Compensation can thus take different forms depending on the concerned species. Even more, a direct compensation does not necessarily

induce an apparent compensation or overcompensation as described by Lebon et al. (2014).

Compensation and overcompensation in tomato under infestation of *T. absoluta* has already been studied on the variety Durinta (Cely et al., 2010). In this experiment, the authors test the effect of different densities of *T. absoluta* adults (0,2,4,6,8 and 10 females) on tomato plants in entomological cages. Cely et al. (2010) have shown that for plant height, number of leaves, leaflets and internodes, there is a compensation of the tomato for the treatments of 2 or 4 females of *T. absoluta* per plant. As regards the total biomass and leaf area, tomato Durinta even overcompensated for some densities ranging from 2 to 6 females per plant (that is from 26 to 77 larvae per plant). However, this study lacks of precision concerning the confidence of the obtained results; has few number of repetition and used a cultivar used which is not cultivated in France. The purpose of our study is thus to evaluate whether Cely et al. (2010) results are also valid for a traditional tomato variety, grown in France: “Marmande” tomato and with more repetitions. We want to observe, describe and quantify the impact of one generation of *T. absoluta* on vegetative and reproductive growth of tomato plants cv Marmande. Based on the data obtained on the variety Durinta (Cely et al., 2010), low treatment (40 larvae per plant) could potentially induce increased vegetative production while a larger treatment (80 larvae per plant) should reduce this production compared to the control treatment (0 larvae per plant).

2. Materials and methods

This study was conducted between July and September 2013, in research greenhouses at the Institut Sophia Agrobiotech ¹ (INRA Sophia Antipolis, France). The cultivar used in this experiment is the Marmande cultivar, a traditionally used variety for commercial purposes in southern France. Even its heterogeneity, it is also used in experiments on biological control of *T. absoluta* (Chailleux et al., 2013; Bompard, 2010; Bompard et al., 2013) and plant insect feedback (Han et al., 2014), done in the Institut Sophia-Agrobiotech of which our project is a continuation. This is a semi-determinate growth type with an important productivity

¹<http://www6.paca.inra.fr/institut-sophia-agrobiotech>

and large fruits (around 950 grams per fruit). The 135 seeds were planted during the first week of June into climatic chamber (standard conditions: RH 65%, temperature 25 celcius degrees, 8 hours light/4 hours dark) to avoid any external contaminations. At the age of 4 weeks (7 leaves), plants were transplanted in four greenhouses compartments (2 plants per square meter), in a hydroponic layout with stone wool under controlled conditions (RH 50%, temperature 24 celcius degrees, natural light - 13 hours light/11 hours dark). All the plants were attached. Fertigation was done according to the potential evapotranspiration from a standard solution. A breakdown in the fertigation system had caused an acidification of the fertigation solution during the first two weeks. The decrease of pH (until 4) leads to the death of several apex. However, all these plants (14 plants) were removed from the statistical study.

During the experiments, biological control was carried out to avoid any external infestation (that could compromise the compensation response) using a mix of *Encarsia formosa* (200 individuals/compartments) and *Eretmocerus eremicus* (500 individuals/compartments) against the white flies and *Trichogramma archaea* (5000 individuals/compartments) against external *T. absoluta*.

For pollination, one bumblebees hive was settled in each compartment. However after a storm (2 weeks after the experiment beginning), most of the bumblebees died and pollination was done by vibrations during the different measurements and by artificial wind (originally set to control the temperature in the greenhouses).

At the beginning of the experiment (9 weeks plants - 13 leaves), all secondary stems, flowers and fruits were removed in order to reduce heterogeneity between plants.

Three different treatments were used : treatment 0 for the control, treatment 1 for a low infestation and treatment 2 for a high infestation. Each treatment corresponds to respectively 0 larva, 40 larvae and 80 larvae per plant. The larvae were separated in batches of 8, on paper patches stuck with honey on leaves (for an easier application on tomato leaves). Five leaves per plant have been treated in order to have an homogenous infestation on plants (see Fig. 1). This gives respectively 0, 5, 10 paper patches for treatment 0, 1, 2, distributed

on 5 leaves per plant each time. The five treated leaves were put into an organza mesh in order to limit the larvae movements and protect them from injuries and from the biological control done in the greenhouses. Only one generation of *T. absoluta* is observed during the experiment. The 135 plants were treated randomly in the four greenhouses (45 plants per treatment).



Figure 1: One treated plant

To this purpose, 5400 eggs of *T. absoluta*, which is the maximum number of eggs for our *T. absoluta* breeding (four cages with around 50 individuals), were produced in lab conditions. Ten adults (without any sexing) were released on tomato leaves into a “cup” system for hatching, during two days and three nights. Eggs were then harvested and put on the paper patches. The patches were kept at 14 celsius degrees for 4 days. In order to control the eggs survival during this conservation period, we had done a preliminary test with 4 patches of 10 eggs with one face covered with honey (which will act like a glue on the plant leaves). The patches were kept at 14 celsius degrees for 7 days. The number of emerging larvae was recorded.

Two types of measurements were carried out on the treated plants : a non-destructive measurement (height, diameter of stem, number of leaves, number of internodes, number of

second stems, number of flowers and truss) and a destructive measurement (fresh weight and dry weight of leaves and stem). Each measurement was conducted every 7 days. The non-destructive measurements were applied to all treated plants unlike destructive measurement which targeted 27 plants each week (9 plants per treatment). Once cut, the plants were weighed (fresh weight of leaves and stems separately). After that, the plants were placed in an oven at 75 celcius degrees during two days and then the dry weight of leaves and stems were evaluated. Due to this destructive measurement, the population for the non-destructive measurements decreases each weeks (135 plants at week 1, 108 plants at week 2, 81 plants at week 3, 54 plants at week 4 and 27 plants at week 5).

In the same time, the duration of the larvae stages has been monitored. The insect mortality rate was also evaluated on 8 plants (4 with treatment 1 and 4 with treatment 2) at each destructive measurement.

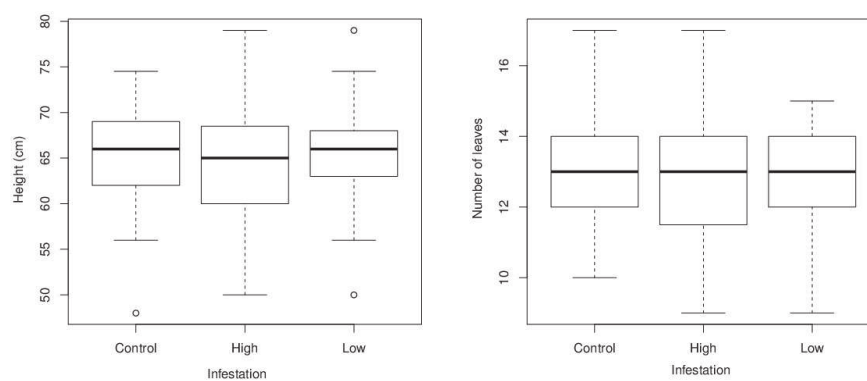
Different statistical tests were applied on data : for normality (Shapiro test), homoscedasticity (Bartlett test) and difference between the treatment (standard or kruskal-wallis Anova with Tukey and its non-parametric analog - alpha risk at 5 %). The statistical processing was done on R (version 3.1.1) ².

3. Results

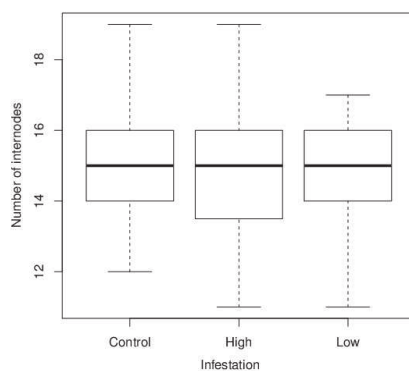
3.1. *On tomato plants*

Initially (day -5, before the start of the experiment), there was a strong heterogeneity in our plant population due to the cultivar (Fig 2). This heterogeneity can be measured on all variables : figure 2 shows this results for the height (Fig. 2(a)), the number of leaves (Fig. 2(b)) and the number of internodes (Fig. 2(c)).

²<http://www.r-project.org/>



(a) Heterogeneity in height between infestations (b) Heterogeneity in the number of leaves between infestations



(c) Heterogeneity in the number of internodes between infestations

Figure 2: Heterogeneity between the vegetative variables before the experiment beginning (day -5)

Then, because we do not remove the secondary stems or flowers on treated plants during the experiment, the heterogeneity increases. Figure 3 shows this result for height during the whole experiment but the result is the same for all other variables (the number of leaves, internodes, secondary stems, ...).

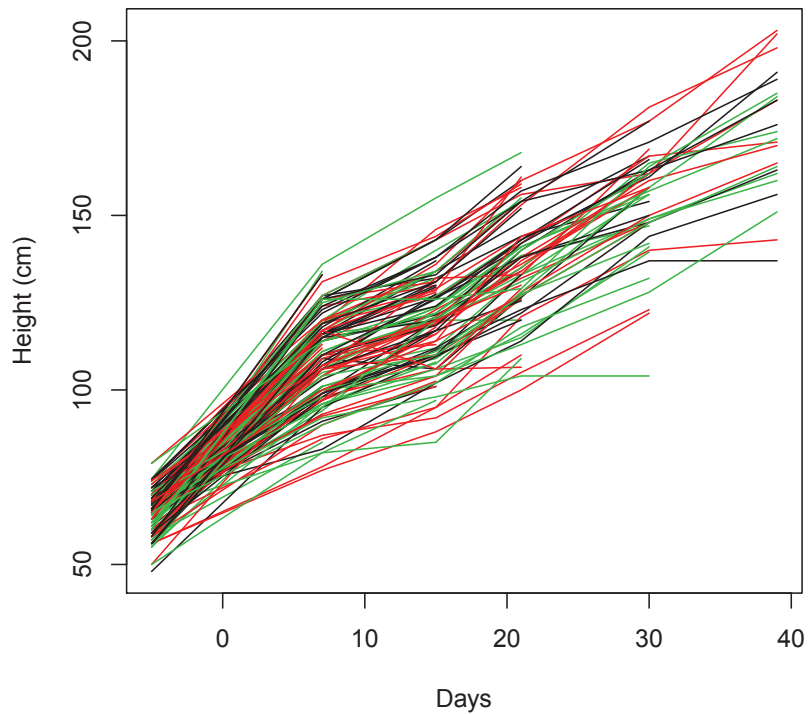


Figure 3: Evolution of height during time. Each line corresponds to one individual. Colors correspond to treatments : black for treatment 0, red for treatment 1 and green for treatment 2. Some lines are interrupted because the number of individuals decreases over the time with destructive measurements.

The Kruskal tests show no significant differences between the treatments before the infestation ($P_{\text{height}} = 0.587$, $P_{\text{number of leaves}} = 0.311$, $P_{\text{number of internodes}} = 0.311$). Moreover, there were no bloc effect (no differences between the greenhouses) and no effect of the competition between plants. However, we cannot exclude that the strong heterogeneity may hide some differences between the treatments.

3.2. *On the insect dynamics*

In the considered growing conditions, the different phases for the insect dynamics were very stable: 4 days for each larval phase and 7 days for the pupae.

Even with the cold treatment for conservation (4 days at 14 degrees celsius), the emergence rate was around 90% (mean, standard deviation=8.16%, n=40).

The mortalities between low and high infestations were not significantly different (Table 1). The mortality observed during the larva stage, ie from egg to pupa has a mean of 36.1% (standard deviation of 15.2%) for the low infestation and of 35.3% (standard deviation of 3.4%) for the high infestation. However, we observe a higher mortality between the pupa stage and the adult one (see Tab. 1).

Stage	Infestation	Mortality (mean %)	Standard deviation (%)
Egg-Larva L1	Low	10	8.16
Egg-Larva L1	High	10	8.16
Egg-Pupa	Low	36.25	6.61
Egg-Pupa	High	35.31	3.44
Pupa-Adult	Low	65	9.12
Pupa-Adult	High	72.25	5.10

Table 1: Mortality (mean in percent and standard deviation) between each stage of *T.absoluta*

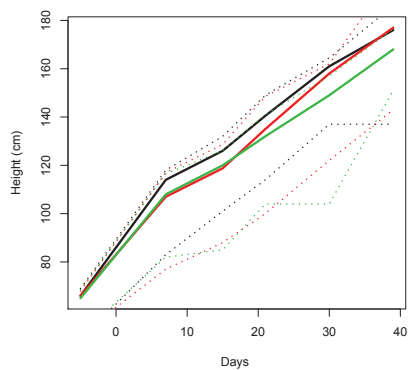
3.3. *On the interactions between T. absoluta and the tomato plants*

The biological control applied in the greenhouses, was quite effective : only few patches of light infestation of white flies were observed. All the infested plants were recorded and can be identified in the presented results.

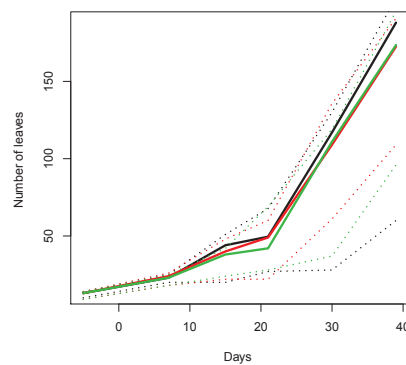
The change in pollination method has no impact on fruits production. Indeed, pollination by artificial vibrations was traditionally done in greenhouses before the use of bumblebees. This practice has been abandoned because of injury done by electrical vibrators and this pollination cost.

For all vegetative variables (height, number of leaves, internodes, second stems, fresh leaves biomass, fresh stem biomass, dry leaves biomass, dry stem biomass), the Anova tests

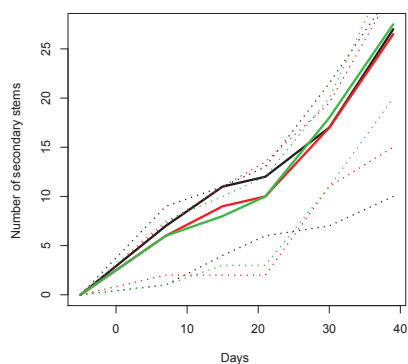
show no significative differences between the control and the damaged plants (respectively $P = 0.615$, $P = 0.859$, $P = 0.721$, $P = 0.441$, $P = 0.994$, $P = 0.858$, $P = 0.839$, $P = 0.885$). The low and high infested plants show the same pattern (Fig 4).



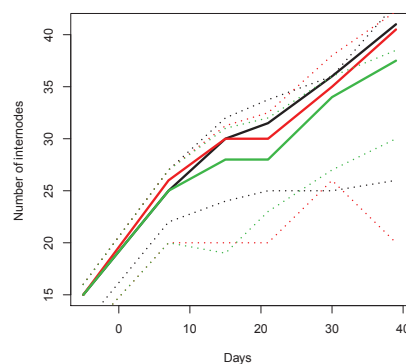
(a) Time evolution of height (cm)



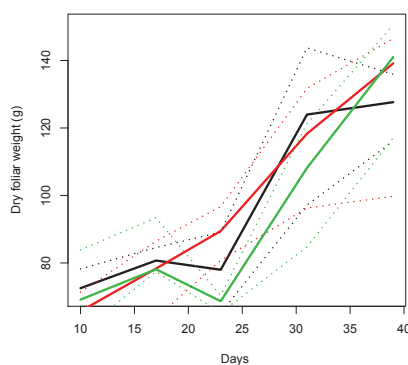
(b) Time evolution of the number of leaves



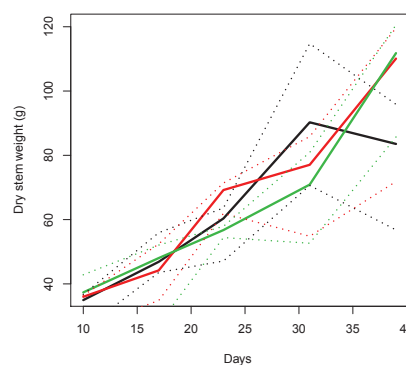
(c) Time evolution of the number of secondary stems



(d) Time evolution of the number of internodes



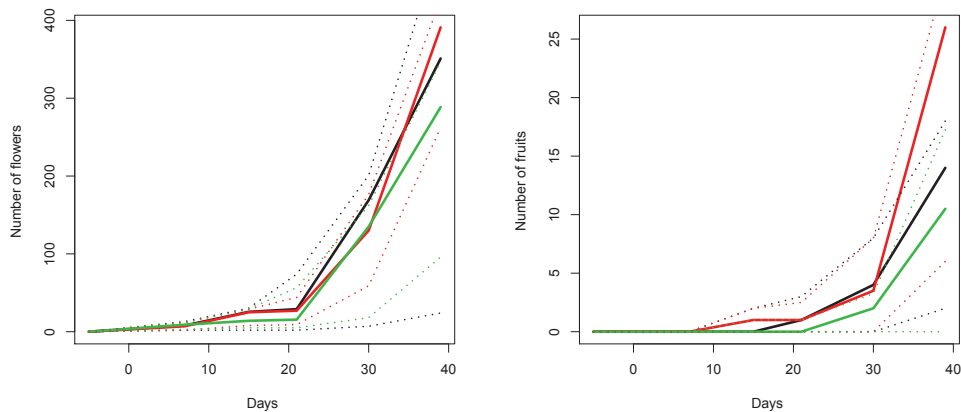
(e) Time evolution of the dry foliar weight



(f) Time evolution of the dry stem weight

Figure 4: Time evolution of non destructive vegetative variables. Time 0 is the infestation time. Thick lines represent median and dotted lines first and third quartil. In black, treatment 0 ; in red, treatment 1 and in green, treatment 2.

Moreover, in the reproductive variables and especially in the number of fruits, the anova tests show a significant difference between the treatments ($P = 0.020$). However the Tukey test highlights that this difference is between treatment 1 and 2 ($P = 0.024$) and not between the treatments and the control (respectively $P = 0.072$ between treatment 1 and the control and $P = 0.899$ between treatment 2 and the control) (Fig. 5(b)). Therefore, even if the fruits number is more important with the low infestation treatment than with the high infestation, this results is not a real overcompensation case. Moreover, this type of result can only be observed on fruits and is not significant with the Anova on flowers ($P = 0.249$, see Fig. 5(a)).



(a) Time evolution of the number of flowers (b) Time evolution of the number of fruits

Figure 5: Time evolution of non destructive reproductive variables. Time 0 is the infestation time. Thick lines represent median and dotted lines first and third quartil. In black, treatment 0 ; in red, treatment 1 and in green, treatment 2.

4. Discussion

Conclusions can be drawn on vegetative and reproductive variables : trends of compensation can be found on vegetative variables and even of overcompensation on fruits production. Compensation and overcompensation cases have been shown in literature. For instance, Thomson et al. (2003) showed that a cucumber plant with 40% or 80% of herbivory (garden brown snail) compensate for pre-flowering herbivory in terms of biomass and fruit production. Poveda et al. (2010) demonstrated that potato plants can double their yield with 1 to 20% of tubers damaged by larvae of the Guatemalan potato moth. In comparison with the work of Cely et al. (2010), we were not able to demonstrate overcompensation in plant vegetative biomass but only a trend of simple compensation. Considering their results, we should observed overcompensation for low infestations (treatment 1) and undercompensation for high infestations (treatment 2). Moreover, Cely et al. (2010) show a negative impact of *T. absoluta* on fruit whereas we have a trend of a compensation and perhaps a possible overcompensation in the fruits production. However a lot of explanations can be incriminated : tomato variety, insect dynamics, experimental conditions (light, nutrient, water, experimental pattern...).

Concerning the tomato variety, figures 3 and 2 show that the Marmande tomato is a heterogenous cultivar. Its heterogeneity grows in time but is not associated with significant differences between the treatments. Having a more homogeneous cultivar (like an hybrid variety) should help to obtain less variable results between plants but should not change the trends of vegetative and reproductive compensation. Moreover, even if the Marmande cultivar was traditionally used in south France, we did not found any reference growth curve to compare with our results in this experiment (in order to show some growth and/or reproduction delay)

With regards to the insect dynamics, the duration of the different insect stages were not different from those given in the literature (Ecole et al., 2001; Pereyra and Sanchez, 2006; Lacordaire, 2011). The emergence rate, calculated during preliminary tests (around 90 %), is below the classic one of *T.absoluta* which is around 98% (according to non published word

of Nicolas Desneux). This difference can be explained as follow. First, we manipulated *T. absoluta* eggs which are very soft and fragile to transport them to the paper patches. Moreover, we stocked them into a fridge at 14 degrees for 4 days. Nevertheless, this emergence rate is not so bad.

We did not observe differences between larvae mortalities and thus no competition. So it seems that the vegetative biomass was enough for the development of one generation of larvae. Moreover, the mean mortality observed during the larvae stage, from egg to pupa (35%) is not different from another result also done on the Marmand cultivar (36% from a non published work of Nicolas Desneux). Yet, pupae mortality departs from what is usually observed. Generally, this mortality is around 1 or 2% and does not exceed 10% at 25 celsius degrees (Lacordaire, 2011) whereas we observed more than 50% of mortality in our experiment. However, this can be explained by our experimental design. Typically, *T. absoluta* pupae are protected in the floor but during our experiment, they were trapped in the organza mesh. During all the stage, pupae were shaken and knocked each time measurements were made. However, the pupa stage has not a real impact on the interaction between tomato plant and *T. absoluta* (because pupae do not feed on plants). On the contrary, the infestation positioning can have an impact (Fernandes, 1994; Hanley et al., 2000). In our experiment, larvae were limited to five leaves on the upper third of the plant. Over the time, these leaves aged and became less photosynthetically active (due to light interception at higher levels in the plant or to aging for instance). These "old" leaves have a very little role on the plant metabolism and may reduce plant response. In Cely et al. (2010) work, the experiment was done in entomological cages and the larvae population was able to move around the plant and impact all leaves. This can be an explanation of our compensation and their overcompensation results.

Even if our results are different from Cely et al. (2010), there are a lot of different processes that can cause a compensation effect. For instance, increased photosynthetic rate, increased growth rate, increased branching or tillering after the release from apical dominance, high pre-herbivory levels of stored carbon and also the ability to reallocate those

stored resources, alteration of the external light environment have been studied for compensation response (Thomson et al., 2003). In our case, the trend of vegetative compensation cannot come from the increase of secondary stems because the number of secondary stems does not vary significantly depending on the treatment (see Fig 4(c)). Nevertheless, all others explanations are possible and need to be proved by more thorough experiments (by measuring the photosynthesis or the carbon or nitrogen content of the different organs for instance).

The trend of fruit overcompensation is a more interesting fact and can be linked to fruits abortion. Blossom drop in tomatoes can be caused by temperature, humidity but also lack of pollination, of water or biotic stresses (insect or fungi) (Stephenson, 1981). Fruit abortion can increase the leaf area and stems biomass (Gautier et al., 2001), by re-allocating the biomass. In our experiment, all the treatments were dealing with the same environmental conditions but not the same biotic stresses. In the low infestation case, a more important production of assimilates can reduce blossom drop whereas in a high infestation case, the assimilates may be used for increasing the leaf area surface and thus would cause an increase in fruits abortion.

However, most of our conclusions are based on non significant results. Therefore, we cannot conclude on the existence of compensation for the Marmande cultivar. Compensation in vegetative and reproductive variables can only be considered as trends. It is important to notice that our experiment was done on few repetitions (45 plants for each treatments) and with only one generation of *T. absoluta*. More than that, *T. absoluta* populations were reduced at each non destructive measurement because of the destructive measurements (27 plants each time). Repeating several times the same experiment with a more important plant population should be a good way to validate and improve these results. However, and even if we used our experimental design at its maximum, we were constraint by experimental condition : only two persons for all the experiments and a *T. absoluta* breeding of four cages of around 50 individuals. In order to obtain beter results, a more important experiment design should be considered.

5. Conclusion

With this experiment, we were not able to show significant results in terms of compensation or overcompensation on vegetative variables as height, number of leaves, number of internodes, number of secondary stems, fresh vegetative biomass, flowers, fruits... However, we have some trends that show that the tomato cultivar Marmande has maybe the ability to compensate attacks from one generation of *T.absoluta* up to 80 larvae per plant. Even if these results are not real conclusions, they can be an useful information for tomato greenhouses production and *T.absoluta* control. It thus may be very interesting to re-do this kind of experiments with another experimental design.

Acknowledgments

AMAP (Botany and Computational Plant Architecture) is a joint research unit which associates CIRAD (UMR51), CNRS (UMR5120), INRA (UMR931), IRD (2M123), and Montpellier 2 University (UM27); <http://amap.cirad.fr>.

AL benefited from a PhD scholarship funded by CIRAD. This research was supported in part by the European Commission through the 7th Framework Program (PURE project, contract number 265865).

References

- Biondi, A., Desneux, N., Amiens-Desneux, E., Siscaro, G., Zappalà, L., 2013. Biology and developmental strategies of the palaeartic parasitoid bracon nigricans (hymenoptera: Braconidae) on the neotropical moth tuta absoluta (lepidoptera: Gelechiidae). *Journal Eco. Entomol.*
- Bompard, A., 2010. Etude des interactions indirectes entre deux ravageurs des serres de tomates, bemisia tabaci et tuta absoluta, liées à la présence d'un prédateur commun, macrolophus caliginosus. Master's thesis, AgroParisTech.
- Bompard, A., Jaworski, C. C., Bearez, P., Desneux, N., 2013. Sharing a predator: can an invasive alien pest affect the predation on a local pest? *Popul. Ecol.* 55, 433–440.

- Cabello, T., Gallefo, J., Fernandez Manlondonado, F., Soler, A., Beltran, D., Parra, A., Vila, E., 2009. The damsel bug nabis pseudoferus (hem.: Nabidae) as a new biological control agent of the south american tomato pinkworm, tuta absoluta (lep.: Gelechiidae), in tomato crops of spain. Bulletin IOBC WPRS, 219–223.
- Cely, L., Cantor, F., Rodriguès, D., 2010. Determination of levels of damage caused by different densities of tuta absoluta populations (lepidoptera: Gelechiidae) under greenhouse conditions. Agronomía Colombiana 28 (3), 401–411.
- Chailleux, A., Biondi, A., Han, P., Tabone, E., Desneux, N., 2013. Suitability of the pest-plant system *Tuta absoluta* (lepidoptera: Gelechiidae)—tomato for *Trichogramma* (hymenoptera: Trichogrammatidae) parasitoids and insights for biological control. Journal of Economic Entomology 106 (6), 2310–2321.
- Desneux, N., Luna, M., Guillemaud, T., Urbaneja, A., 2011. The invasive south american tomato pinworm, tuta absoluta, continues to spread in afro-eurasia and beyond: the new threat to tomato world production. Journal of Pest Science 84, 403–408.
- Desneux, N., Wajnberg, E., Wyckhuys, K. A., Burgio, G., Arpaia, S., Narváez-Vasquez, C. A., González-Cabrera, J., Ruescas, D. C., Tabone, E., Frandon, J., Pizzol, J., Poncet, C., Cabello, T., Urbaneja, A., 2010. Biological invasion of european tomato crops by tuta absoluta: ecology, geographic expansion and prospects for biological control. Journal of Pest Science 83, 197–215.
- Dyer, M., 1975. The effects of red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus* l.) on biomass production of corn grain (*Zea mays* l.). Journal of Applied Ecology 12, 719–726.
- Dyer, M., Turner, C., Seastedt, T., 1993. Herbivory and its consequences. Ecological applications 3 (1), 10–16.
- Ecole, C., Picanço, M., Guedes, R., Brommonschenkel, S., 2001. Effect of cropping season and possible compounds involved in the resistance of lycopersicon hirsutum f. typicum to tuta absoluta (meyrick) (lep., gelechiidae). J. Appl. Ent. 125, 193–200.

- Fernandes, G., 1994. Plant mechanical defenses against insect herbivory. *Revta bras. entomology* 38 (2), 321–433.
- Ferracini, C., Ingegno, B., P., N., Ferrari, E., Mosti, M., Tavella, L., Alma, A., 2012. Adaptation of indigenous larval parasitoids to *tuta absoluta* (lepidoptera: Gelechiidae) in italy. *Journal Econ. Entomol.*
- Gautier, H., Guichard, S., Tchatmitchian, M., 2001. Modulation of competition between fruits and leaves by flower pruning and water fogging, and consequences on tomato leaf and fruit growth. *Annals of Botany* 88, 645–652.
- Han, P., Lavoit, A.-V., Le Bot, J., Amiens-Desneux, E., Desneux, N., 2014. Nitrogen and water availability to tomato plants triggers bottom-up effects on the leafminer *Tuta absoluta*. *Scientific Reports* 4.
- Hanley, M., Lamont, B., M.M, F., C.M., R., 2000. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systemics* 8, 157–178.
- Ingegno, B., Ferracini, C., Gallinotti, D., Alma, A., Tavella, L., 2013. Evaluation of the effectiveness of *dicyphus errans* (wolff) as predator of *tuta absoluta* (meyrick). *Biological Control* 67, 246–252.
- Lacordaire, A.-I., 2011. Deux années de suivis dans le sud est de la france de *tuta absoluta* meyrick 1917 (lepidoptera, gelechiidae); stratégies de protection intégrées élaborées. In: AFFF - Neuvième conférence internationale sur les ravageurs en agriculture Montpellier - 26 et 27 octobre 2011.
- Lebon, A., Mailleret, L., Dumont, Y., Grogard, F., 2014. Direct and apparent compensation in plant-herbivore interactions. *Ecological Modelling*.
- Leite, G., Picanço, M., Guedes, R., Zanuncio, J., 2001. Role of plant age in the resistance of *lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* to the tomato leafminer *tuta absoluta* (lepidoptera: Gelechiidae). *Scientia Horticulturae* 89, 103–113.

- Lennartsson, T., Nilsson, P., Tuomi, J., 1998. Induction of overcompensation in the field gentian, *Gentianella campestris*. *Ecology* 79, 1061–1072.
- Lietti, M., Botto, E., Alzogaray, R., 2005. Insecticide resistance in argentine populations of tuta absoluta (meyrick) (lepidoptera: Gelechiidae). *Neotropical Entomology* 34 (1), 113–119.
- Maluf, W., Barbosa, L., Costa Santa-Cecilia, L., 1997. 2-tridecanone-mediated mechanisms of resistance to the south american tomato pinworm *scrobipalpus absoluta* (meyrick, 1917) (lepidoptera-gelechiidae) in *lycopersicon* spp. *Euphytica* 93, 189–194.
- McNaughton, S., 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40, 329–336.
- Oliveira, F., da Silva, D., Leite, G., Jham, G., Picanço, M., 2009. Resistance of 57 greenhouse-grown accessions of *lycopersicon esculentum* and three cultivars to tuta absoluta (meyrick) (lepidoptera: Gelechiidae). *Scientia Horticulturae* 119, 182–187.
- Paige, K., Whitham, T., 1986. Overcompensation in response to mammalian herbivory : the advantage of being eaten. *The American Naturalist* 129 (3), 407–416.
- Pereyra, P., Sanchez, N., 2006. Effect of two solanaceous plants on developmental and population parameters of the tomato leaf miner, tuta absoluta (meyrick) (lepidoptera gelechiidea). *Neotropical Entomology*.
- Picanço, M., Guedes, R., 2012. The tomato borer tuta absoluta in south america: pest status, management and insecticide resistance. *EPPO Bulletin* 42 (2), 211–216.
- Picanço, M., Leite, G., Guedes, R., Silva, E., 1998. Yield loss in trellised tomato affected by insecticidal sprays and plant spacing. *Crop protection*.
- Poveda, K., Gomès Jimenez, M., Kessler, A., 2010. The enemy as ally: herbivore-induced increase in crop yield. *Ecological Applications* 20 (7), 1787–1793.

- Reyes, M., Rocha, K., Alarcon, L., Siegwart, M., Sauphanor, B., 2012. Metabolic mechanisms involved in the resistance of field populations of tuta absoluta (meyrick) (lepidoptera: Gelechiidae) to spinosad. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 102, 45–50.
- Silva, G., Picanço, M., Bacci, L., Crespo, A., J.F., R., Guedes, R., 2011. Control failure likelihood and spatial dependence of insecticide resistance in the tomato pinworm, tuta absoluta. *Pest Management Sciences* 67, 913–920.
- Stephenson, A., 1981. Flower and fruit abortion: Proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12, 253–279.
- Strauss, S., Agrawal, A., 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in ecology and evolution* 14 (5), 179–185.
- Thomson, V., Cunningham, S., Ball, M., Nicotra, A., 2003. Compensation for herbivory by *Cucumis sativus* through increased photosynthetic capacity and efficiency. *Oecologia* 134, 167–175.
- Trumble, J., Kolodny-Hirsh, D., Ting, I., 1993. Plant compensation for arthropod herbivory. *Annual Reviews Entomology* 38, 93–119.

Chapitre 6

Troisième approche : La modélisation informatique de la compensation chez le modèle Tomate/ *T. absoluta*

6.1 Introduction

La modélisation mathématique présentée dans le chapitre 4 a permis de mettre en évidence des aspects des interactions plantes-insectes, comme par exemple l'importance de l'infestation initiale sur la possibilité de surcompensation. Néanmoins, nous avons choisi de ne représenter le compartiment plante et le compartiment insecte que de manière globale, laissant de côté les différenciations possibles entre compartiments (feuilles, fruits, tiges pour la plante et stades pour l'insecte) mais aussi les détails architecturaux de la plante. Ce choix de modélisation a permis d'obtenir un système de deux équations différentielles couplées avec un petit nombre de paramètres, de l'étudier et d'en déduire un certain nombre de résultats théoriques que nous avons ensuite illustré avec des simulations. Cependant notre modèle ne permet pas d'étudier des interactions plus spécifiques, au niveau de certains organes. En effet, les interactions entre plantes et insectes peuvent être modifiées lorsque l'on considère la plante d'une manière plus réaliste. Par exemple, la position de l'attaque des herbivores dans la canopée peut influencer tant l'impact direct des herbivores (diminution de l'accessibilité de la ressource à cause de l'épaisseur des feuilles ou la densité des trichomes, par exemple ou de la digestibilité liée à la présence de défenses chimiques ou mécaniques) [Fernandes, 1994] que leur impact indirect (modifications dans la structure de la plante, de l'interception lumineuse des

différents étages, allocation différente des ressources) [Hanley et al., 2000]. Ainsi, si l'attaque a principalement lieu sur les jeunes feuilles hautes dans la canopée, très actives photosynthétiquement, la plante peut potentiellement perdre une part importante de son efficacité photosynthétique et donc ne pourra probablement pas exprimer une compensation maximale. Au contraire, si l'attaque a lieu sur des feuilles ayant moins d'impact sur la production photosynthétique (car recevant naturellement moins de lumière par exemple), l'impact peut être différent [Dwyer and Stewart, 1986, Peat, 1970, Pettersen et al., 2010]. L'architecture des plantes représente donc un paramètre important dans l'interception lumineuse [Xu et al., 2009] et donc dans l'interaction plantes-insectes phyllophages (principalement).

Dans la modélisation des plantes, la notion d'interception lumineuse peut être prise en compte de différente manière. Ainsi dans les PBMs (voir section 3.3.1.2, page 60 du chapitre 3), elle est souvent calculée à l'aide d'un coefficient d'extinction et d'un indice foliaire (LAI) [Sarlikioti et al., 2011]. Cela permet une bonne estimation globale de l'interception lumineuse mais lisse les variations qui pourraient exister au sein même de la canopée. Certains modèles de type FSPMs (voir section 3.3.1.2, page 65) peuvent combler cette lacune en prenant en compte l'architecture précise de la canopée et donc les variations d'interception lumineuses. Par exemple, des modèles statiques de plantes virtuelles ont déjà été créés afin de considérer cette notion. C'est le cas de Sarlikioti et al. [2011] qui cartographient les hétérogénéités d'interception lumineuse au sein d'une canopée de tomate en les liant à des positions de feuilles (angles, densité, surface...). Xu et al. [2009] établissent même un plant de tomate idéal afin d'optimiser l'interception lumineuse. De Visser et al. [2014] déterminent quant à eux, l'optimisation de l'éclairage dans des serres de tomate grâce à un modèle statique en 3D de la plante. Cependant, ces modèles statiques ne prennent pas en compte le développement et la croissance de la plante en fonction de la biomasse créée.

Ce type de modèles étant fortement dépendant des espèces considérées (plante comme insecte), nous avons développé un modèle informatique de type FSPM (voir section 3.3.1.2, page 65) pour la tomate prenant en compte la dynamique d'un ravageur, *T. absoluta* (multiples générations) et ses interactions avec la plante. Ce nouveau modèle détaille différents compartiments de la plante, la dynamique des insectes, ainsi que les processus qui leur sont associés. Il permet donc de prendre en compte les variations d'interception lumineuse au sein du végétal mais également les modifications de cette interception liée à la présence des insectes. Il permet aussi potentiellement d'étendre la modélisation à une population végétale dont chaque membre est défini individuellement.

Par le biais de ce modèle, nous cherchons à répondre à des questions similaires à celles étudiées dans le modèle mathématique (voir Chapitre 4) telles que : (i) quel est le type de stratégie (sans défenses de la plante, résistance seule, compensation seule ou défense couplant résistance et compensation) le plus efficace face à une infestation continue de *T.absoluta*? Cependant, grâce aux spécificités de ce nouveau modèle, nous cherchons également à répondre à des questions relatives au positionnement de l'attaque et à sa date en lien avec l'âge physiologique de la plante : (ii) l'âge physiologique de la plante joue-t-elle un rôle dans la réaction de la plante à une attaque? (iii) La position de l'attaque du ravageur dans la canopée peut-elle entraîner des conséquences variables sur la dynamique plantes-insectes?

Cette section de la thèse a été réalisé en partie au cours d'une mission de trois mois aux Pays-Bas dans les locaux du Radix (Université de Wageningen) au sein de l'équipe du Center for Crop System Analysis¹ (CSA) sous la tutelle du Dr.Ir Wopke van der Werf² et du Dr. Jochem Evers³. Cette mission a été effectuée dans le cadre du parcours doctoral d'excellence de l'Ecole Internationale de Recherche d'Agreenium (ou EIR-A) validé par le label Agreenium⁴. Néanmoins pendant la durée de trois mois, seuls les premiers pas de cette modélisation ont pu être effectués avec le soutien des Dr. Jochem Evers et Dr.Pieter de Visser⁵. Le travail a par la suite été poursuivi de retour à AMAP grâce à l'aide de Sébastien Griffon (CIRAD - UMR AMAP) qui est en charge du développement d'AMAPstudio⁶ [Griffon and de Coligny, 2014], une suite logicielle pour la modélisation de l'architecture des plantes, et qui a déjà travaillé sur une connexion entre GroImp et AMAPStudio. Cette modélisation a été réalisée sur la plateforme de modélisation et de simulation, GroImp (en langage XL), car il s'agit de l'outil de modélisation utilisé au CSA.

6.1.1 Présentation de GroImp

GroIMP (Growth-grammar-Related Interactive Modeling Platform) constitue l'un des multiples outils de modélisation des FSPMs. Il s'agit en effet, d'une plateforme de modélisation basée sur les RGG (relationnal growth grammar), une simplification des L-systèmes traditionnellement utilisés dans les FSPM [Hemmerling et al., 2008] (voir focus 7).

1. <http://www.wageningenur.nl/en/Expertise-Services/Chair-groups/Plant-Sciences/Centre-for-Crop-Systems-Analysis.htm>

2. <https://www.wageningenur.nl/fr/Persons/Wopke-van-der-Werf.htm>

3. <http://www.wageningenur.nl/fr/Persons/Jochem-Evers-1.htm>

4. <http://www.agreenium.org/Recherche-et-formation/EIR-A-un-parcours-doctoral-d-excellence>

5. <https://www.wageningenur.nl/en/Persons/Pieter-de-Visser-1.htm>

6. <http://amapstudio.cirad.fr/>

GroIMP permet de modéliser, de visualiser et d'interagir avec des objets. La plateforme est composée de trois parties principales :

- le squelette de modélisation qui est en fait le code en langage XL (langage étendu de java),
- un ensemble d'objets géométriques déjà définis avec la possibilité d'ajouter n'importe quelle texture à ces objets.
- les sorties qui sont visualisées en POV-Ray (Persistence of the Vision Raytracer) qui permet une meilleure qualité du rendu. Ces visualisations peuvent être manipulées afin d'interagir de manière dynamique avec le modèle (déplacer la plante virtuelle, sélectionner les différents organes...).

Groimp est un logiciel open-source⁷. Il est utilisé dans le cadre de modélisations très variées depuis les années 2000. Ainsi, la plateforme a été aussi bien utilisée pour représenter des exemples de vie artificielles [Kniemeyer et al., 2004], des systèmes complexes de régulation hormonale et génétique [Buck-Sorlin et al., 2005, 2006], mais aussi pour la modélisation des plantes et plus particulièrement pour les FSPM [Hemmerling et al., 2008, Kniemeyer et al., 2004] : représentation d'arbres virtuels, de roses [Buck-Sorlin et al., 2011], mais aussi de cultures maraichères [Buck-Sorlin et al., 2009, Xu et al., 2011].

6.2 Présentation des modèles : modules et mode de fonctionnement

Afin de représenter les interactions plantes-insectes avec pour exemple biologique Tomate/*T. absoluta* (voir focus 9 pour plus d'information sur le cycle de *T.absoluta*), nous avons développés différents modèles sur la plateforme de modélisation GroImp : un modèle sans mécanisme de défense de la plante, un modèle avec uniquement de la résistance, un modèle avec uniquement de la tolérance (compensation) et enfin un modèle couplant la résistance et la tolérance. Ces modèles regroupent le fonctionnement d'une plante par le biais de l'acquisition de lumière, de la photosynthèse, de la respiration, des force puits, et de l'allocation de matière. Il comprend également la dynamique des insectes partagée en différents stades (oeufs, larves, pupes et adultes) grâce à des processus tels que la reproduction, la dispersion, la ponte, la mortalité, et les mues. Tous les modèles considèrent enfin les interactions entre la plante et les insectes grâce à la consommation de biomasse mais également grâce aux réactions de défenses de la plante. Les simulations permettent également la visualisation de la structure de la plante comme le montre la figure 6.1

7. <http://www.grogra.de/>



FIGURE 6.1: Visualisation d'un plant de tomate en cours de fructification modélisé grâce à la plateforme GroImp

La modélisation est une modélisation discrète, le pas de temps considéré étant le jour (les âges des différents modules sont donc calculés en jours). Les modèles peuvent tout aussi bien s'appliquer à une plante isolée afin de voir l'effet des larves sur la croissance de la plante que sur une population végétale (Fig. 6.2) afin de percevoir les effets de dispersion.

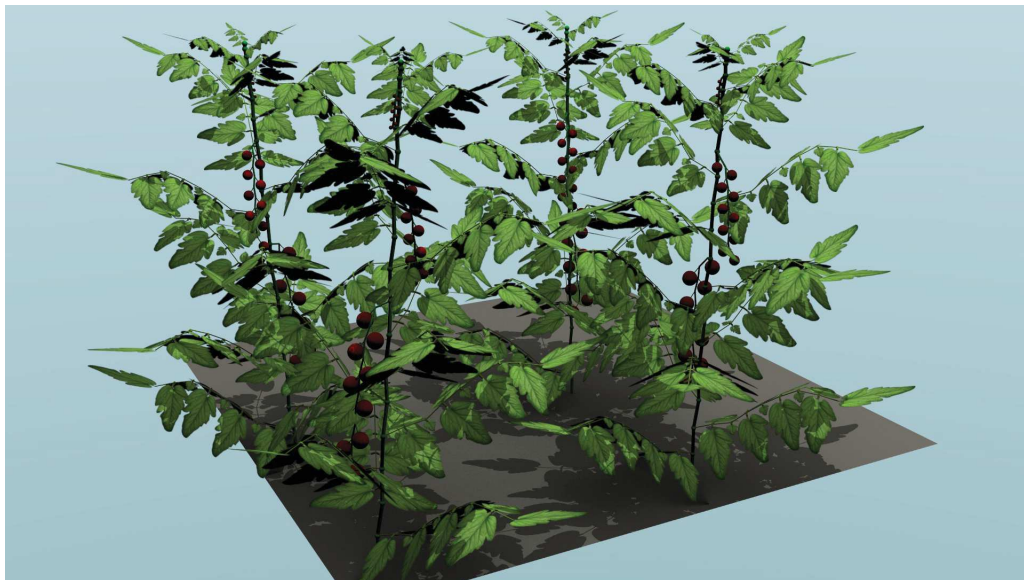


FIGURE 6.2: Visualisation de 4 plants de tomate en cours de fructification modélisés grâce à la plateforme GroImp

6.2.1 Modules

Les modèles sont articulés autour de dix modules dont huit sont pour la plante, un pour la population d'herbivores adultes et le dernier pour la lumière (voir Fig. 6.3).

Chacun des modules comprend : des variables liées à des calculs de fonctions réalisés par l'algorithme (biomasse allouée, force-puits...) ainsi que des paramètres fixes qui le définissent (géométries, taux de mortalité, durées de stade...). Certains modules peuvent être visibles (apparaître sous forme de cylindres, de sphères ou de parallélogrammes avec une texture), d'autre sont invisibles (n'apparaissant pas dans la visualisation de la plante virtuelle) et n'interviennent qu'en tant que division du code informatique. Une brève description des modules (à l'exception du module de lumière qui permet uniquement la mise en place de la source lumineuse) et du positionnement des différents processus de la plante dans ces différents modules est donné par le tableau 6.1 (page 165). Ce tableau est également illustré par la figure 6.3 qui schématise leur imbrication les uns dans les autres. Le fonctionnement de l'ensemble des modules sera présenté dans un exemple d'itération à la section 6.2.2.

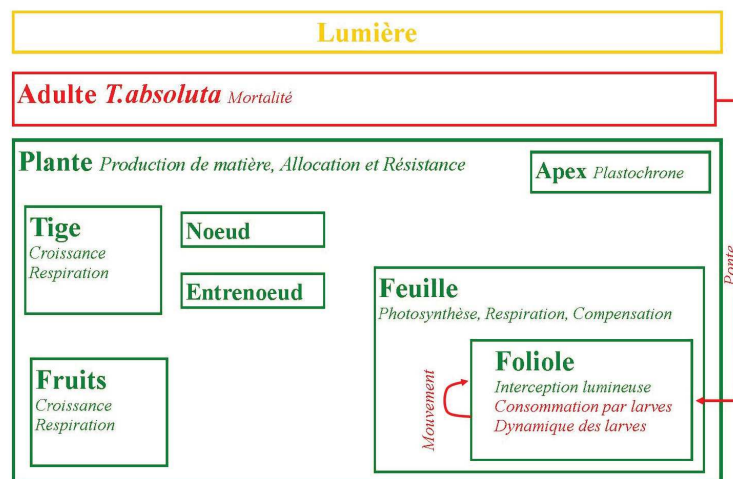


FIGURE 6.3: Présentation des différents modules de modélisation

Module	Visualisation	Identification	Variables principales	Processus modélisés
Plante	Invisible	Identifiant	Biomasse brute globale, Respiration globale, Matière sèche produite, Demande globale en matière sèche, Résistance (Biomasse et force-puits) ¹	Production de matière, Allocation de matière, Résistance ¹
Apex	Sphère	Ordre, Rang, Age (en jours)	Plastochrone (fixé), Phyllo-taxie (fixé)	
Tige	Cylindre	Age (en jours)	Biomasse potentielle, Bio-masse réelle, Demande en matière sèche, Respiration	Respiration et Croissance
Noeud	Sphère			
Entrenoeud	Cylindre	Rang	Longueur, Rayon	Croissance
Feuille	Invisible	Age (en jours), Rang	Biomasse potentielle, Bio-masse réelle, Demande en matière sèche, Taux de photosynthèse local, Production de biomasse brute locale, Respiration	Photosynthèse, Respiration, Croissance, Compensation
Foliole	Parallélogramme (texture dépendant de l'état sanitaire)	Identifiant, Rang, Age (en jours), Position	Lumière interceptée, Population de larves du ravageur (stade, nombre, âge, mortalité), Biomasse consommée par les herbivores	Interception lumineuse et Interaction avec les larves et oeufs (évolution et consommation)
Fruits	Sphère (fruits) et Cylindre (pétioles)	Age (en jours)	Biomasse potentielle, Bio-masse réelle, Respiration, Demande en matière sèche	Respiration et Croissance
Adultes de <i>T.absoluta</i>	Invisible	Stade et Age (en jours)	Nombre d'individus	Mortalité, Ponte (dispersion)

TABLE 6.1: Description des différents modules, des principales variables qu'ils contiennent et des processus qu'ils modélisent

La plante est donc constituée de l'ensemble des modules précédents (hormis celui pour la lumière qui est indépendant). Ce schéma de base définissant une plante peut être répété plusieurs fois en fonction du nombre de plantes souhaité. L'utilisateur dispose de paramètres indiquant le nombre de rangées (*nrRows*), le nombre de plants par rangées (*nrPlants*), éloignées les unes des autres par une distance (*plantDistance*). La distance entre chaque plant d'une rangée peut également être prise en compte (*rowDistance*). Les modules sont ensuite répétés selon le nombre total de plants ($nrRows * nrPlants$) (Fig. 6.2). La compétition entre plantes n'est cependant pas prise en compte.

6.2.2 Description de l'algorithme

L'algorithme de base des modèles prend en compte différents processus classiques de croissance des plantes. La description biologique de ces processus peut être retrouvée dans le chapitre 2. Comme nous l'avons décrit dans le chapitre 3, section 3.3.1.2, ces processus biologiques peuvent être modélisés de nombreuses manières. Les hypothèses de construction de l'algorithme, pour la partie plante et la partie insecte, sont décrites dans les sous-sections qui suivent. Nous décrivons l'ensemble des étapes réalisées lors d'une itération de l'algorithme. Les détails liés aux modèles avec compensation, avec résistance ou couplant les deux phénomènes se trouvent dans la sous-section 6.2.2.4.

6.2.2.1 Calcul de la demande et allocation de matière

Les premières opérations effectuées par le modèle (outre l'incrémentation du temps et de l'âge des différents modules), sont les calculs de la demande en matière organique de chaque organes.

Dans ce modèle, chacun des organes de la plante et donc chacun des modules du code informatique se définit par la biomasse (B_i avec $i = l, t, s$ respectivement pour les feuilles, les fruits et les tiges) qui le compose (prise en compte sous forme de grammes de biomasse sèche dans le modèle). L'évolution de cette biomasse au fil du temps est considérée comme suivant une équation de type logistique (voir section 3.2.1 du chapitre 3). Par exemple, un module **Feuille** du plant de tomate évoluera d'une biomasse initiale de 0.2 g de matière sèche à 3.5 g de matière sèche en à peu près 30 jours et se maintiendra à cette biomasse de 3.5 g de matière sèche jusqu'à sa disparition à 100 jours. La sénescence des feuilles n'est pris en compte qu'au niveau de la croissance c'est à dire que les feuilles photosynthétisent jusqu'à leur mort mais cessent d'être demandeur en assimilats dès leur taille finale atteinte. De la même manière, un module **Fruit** évoluera de 0.5 à 16 g de matière sèche en 50 jours (et se maintiendra jusqu'à la récolte de la grappe à 60

jours) et un module **Tige** de 0.2 g à 2 g de matière sèche en 40 jours (et se maintiendra à cette valeur jusqu'à la fin de la simulation, une tige ne mourant pas). Ces biomasses finales ont été définies approximativement grâce aux matières sèches mesurées au cours de l'expérience présentée dans le chapitre 5 et sont donc fixes dans le cadre de ce modèle. Puisque nous disposons de la valeur à l'origine ainsi que la valeur finale de la biomasse de chaque organe, nous avons décidé d'utiliser une équation à deux paramètres pour simuler leur croissance :

$$B_{pot,i} = \frac{1}{\alpha + \exp^{-\beta * \text{age}_i}}, \quad (6.1)$$

avec $i = l, t, s$ respectivement pour les feuilles, les fruits et les tiges, et où α représente la valeur initiale de la biomasse, β la valeur à l'asymptote, ces paramètres étant spécifiques à chaque organes (voir le tableau 6.2 récapitulatif des paramètres du modèle, page 175). Ce type d'équations est très fréquemment utilisé dans le cadre de la modélisation de croissance de plante [Birch, 1999, Invernizzi and Terpin, 1997, Karadavut et al., 2010, Thornley and France, 2005, Thornley et al., 2007]. Ces équations (6.1) représentent la quantité de biomasse potentiellement accumulée par un organe pour un âge donné. Celle-ci n'est pas forcément atteinte à chaque pas de temps si la production de biomasse n'est pas suffisante pour combler les besoins de croissance de tous les organes ($B_i \leq B_{pot,i}$ avec $i = l, t, s$ respectivement pour les feuilles, les fruits et les tiges).

A chaque itération, donc, l'algorithme calcule la biomasse allouée à chaque organe (A_i avec $i = l, t, s$) en fonction de la demande faite par chaque organe (D_i avec $i = l, t, s$). Cette demande de matière peut être modélisée de nombreuses manières comme cela a été établi dans la section 3.3.1.2 du chapitre 3. Dans ce modèle-ci, nous nous sommes appuyés sur l'une de ces méthodes, largement utilisée dans le cadre de la croissance de plantes agronomique, la force-puits [Bertin, 1993, Heuvelink, 1999, Marcelis et al., 1998]. Ainsi, la force puits (D_i avec $i = l, t, s$), caractérisant la demande en matière sèche de l'organe considéré pour une itération, est issue de la dérivée de la courbe de croissance de cet organe, c'est à dire de sa vitesse potentielle de croissance. Ici, la force-puits de chaque organe est donc la dérivée de la courbe logistique (6.1) représentant l'évolution de sa biomasse. La force-puits d'un organe donné s'accroît donc jusqu'à un certain point (correspondant au point d'inflexion de la courbe de croissance) puis décroît jusqu'à s'annuler une fois la biomasse finale atteinte. Ainsi, une feuille qui a atteint sa biomasse finale à 50 jours aura sa force-puits nulle et n'influencera plus la répartition de la biomasse au travers de la plante. La force-puits est calculée à chaque itération, pour chaque organe en fonction de sa biomasse potentielle et de son âge. La demande en matière sèche de chaque organe est ensuite sommée dans une variable au niveau du

module **Plante**, représentant la demande totale de la plante pour cette itération (D_{tot}).

L'allocation de biomasse pour chaque organe est ensuite calculée grâce au produit entre la production de biomasse globale de la plante (de l'itération précédente) et le rapport entre la demande de chaque organe et la demande totale de la plante. Par exemple, pour un module **Plante** dont la force-puits (D_l) a été calculée précédemment, l'allocation (A_l) s'écrit :

$$A_l = \text{Production}_{t-1} * \frac{D_l}{D_{tot}}.$$

La quantité de biomasse allouée à chaque organe (A_i) est alors ajoutée à sa biomasse déjà existante ($B_{t-1,i}$).

Cette augmentation de biomasse des modules **Fruit** et **Tige** est ensuite traduite en augmentation de taille. Pour cela, il calcule le produit entre ces biomasses (B_t et B_s) et des coefficients d'élongations (voir le tableau 6.2 récapitulatif des paramètres du modèle, page 175). La respiration de maintenance de ces modules est également calculée à partir de la nouvelle biomasse, en la multipliant par des coefficients de respiration. Dans le modèle TomGro, Heuvelink [1999] donne une idée de la valeur de ces paramètres de respiration pour de la biomasse sèche. Ce sont ces valeurs qui seront utilisées dans le cadre de ce modèle (voir le tableau 6.2 récapitulatif des paramètres du modèle, page 175).

En ce qui concerne l'accroissement en taille des modules **Feuille** ou leur respiration, le modèle prend d'abord en compte l'interaction avec les insectes avant de les calculer (si l'infestation initiale a déjà eu lieu).

6.2.2.2 Dynamique des insectes sur les folioles de la plante

L'algorithme intègre la population d'insectes de (*T. absoluta*) de deux manières différentes. La première est une variable Herbivore inféodée au module **Foliole**. Elle regroupe les oeufs et les quatre stades larvaires qui sont distingués grâce à un paramètre "stade" (stade 0 pour les oeufs, 1 pour les L1, 2 pour les L2, 3 pour les L3, 4 pour les L4 et 5 pour les pupes qui sont sortis de la variable). La population d'insectes est également considérée comme un module **Herbivore** à part entière où sont considérés les pupes (stade 0) et les adultes (stade 1) (voir la section 6.2.1 page 164).

Après le calcul des allocations de matière sèche, et sa traduction en augmentation de taille et en respiration des modules **Fruit** et **Tige**, l'algorithme incrémente l'âge des

herbivores inféodés aux folioles. Puis, il applique des règles simple de passage d'un stade à un autre afin de redistribuer les individus. Ainsi, la durée des différents stades inféodés aux folioles est respectivement 4.02 jours et 3.5 jours pour les oeufs et les quatre stades larvaires. Les durées supposées des stades correspondent à celles observées en moyenne au cours de l'expérience décrite dans le chapitre 5. Si l'âge d'un stade est supérieur à sa durée, les individus contenus dans ce stade passe au stade suivant en subissant un taux de mortalité. En effet, dans ce modèle, nous considérons que la mortalité naturelle dans un stade est nulle mais qu'il existe uniquement un taux de mortalité lors du passage de stade (liée à la mue des individus). Ces taux de mortalités ainsi que la durée des stades peuvent être retrouvés dans le tableau 6.3 récapitulatif des paramètres du modèle pour la partie insecte, page 176. Ces valeurs proviennent de moyennes obtenues lors de travaux non publiés de Nicolas Desneux⁸. Ainsi, si 100 individus appartiennent au stade 0 à l'itération 4, lors du passage à l'itération 5, 2 individus en moyenne vont mourir, soit 98 individus dans le stade 1. Ces calculs sont effectués pour chacun des stades inféodés aux folioles. Si des individus sont contenus dans le stade 5 (stade pupes), ils sont retirés de la variable herbivore inféodée aux folioles et redistribués dans le module **Herbivore** sous le stade 0 (stade pupes) : ils ne subissent donc pas de taux de mortalité car ils ne changent pas de stade biologique, seulement de "variable informatique".

Une fois cette répartition effectuée pour les folioles, la même idée est reprise pour les individus contenus dans le module **Herbivore**. Ainsi, il incrémente l'âge des individus de ce module, compare l'âge du stade à sa durée et s'il est plus grand, il fait passer une certaine proportion d'individus. Pour le module **Herbivore**, il s'agit du passage du stade pupes (stade 0) au stade adulte (stade 1). Les taux de mortalités et les durées des stades peuvent être retrouvés dans le tableau 6.3 récapitulatif des paramètres du modèle pour la partie insecte, page 176. Les durées supposées des stades (7.5 jours pour les pupes et 15 jours pour les adultes) correspondent à celles observées en moyenne au cours de l'expérience décrite dans le chapitre 5. Tout comme les taux de mortalité des stades larvaires et des oeufs, le taux de mortalité des pupes provient de travaux non publié de Nicolas Desneux⁹. A la fin de leur durée de vie (15 jours), 100% des adultes meurent tout comme pour les autres stades, la mortalité naturelle dans le stade adulte est considérée comme nulle).

Une fois cette nouvelle distribution effectuée, l'algorithme vérifie la présence d'individus dans le stade 1 du module **Herbivore**, c'est à dire la présence d'adultes. S'il y a des adultes (donc si le nombre d'herbivores de stade 1 du module **Herbivore** n'est pas

8. Communication personnelle - Travaux réalisés sur Marmande

9. Communication personnelle - Travaux réalisés sur Marmande

nul) alors, il divise ce nombre par 2. En effet, nous considérons dans nos modèles un sexe ratio 1 :1 pour *T. absoluta*. Puis, il retire un pourcentage de femelles infertiles (1%, valeur rappelée dans le tableau 6.3 récapitulatif des paramètres du modèle pour la partie insecte, page 176). Pour chaque femelle ainsi calculée, il détermine à chaque itération un nombre d’oeufs à déposer sur les folioles de la plante. Les femelles pondent 260 oeufs sur toute leur durée de vie (15 jours) avec près de 76% de leur stock déposé au 7eme jour [Desneux et al., 2010]. Cette quantité d’oeufs cumulée sur toute la durée du stade s’écrit sous la forme empirique :

$$\frac{1}{\frac{1}{260} + \exp^{-\text{age}}}.$$

La quantité d’oeufs déposés par une femelle en fonction de son âge à chaque itération est donc issue de la dérivée de cette équation. Ce stock d’oeufs calculé pour chaque femelle à chaque itération est ensuite déposé sur des folioles non infesté et agé de moins de 30 jours. En effet, Lacordaire [2011] ont montré que *T. absoluta* avait pour habitude de pondre sur le tiers supérieur des plants de tomate. Afin de représenter les pontes éparses des femelles [Lacordaire, 2011], les oeufs sont déposés par paquets de 10 sur des folioles non infestés. S’il n’y a plus de biomasse disponible pour la ponte, les oeufs sont perdus. Ces oeufs sont ensuite rajouté à la population déjà dénombrée dans le stade 0 de la variable herbivore inféodée aux folioles. Chaque foliole infesté est visualisé par un changement de texture (voir Fig. 6.4).

Une fois, la répartition de la population ainsi que la nouvelle production d’oeufs calculée, l’algorithme détermine la quantité de biomasse végétale consommée par les stades larvaires (stade 1, 2, 3, et 4 de la variable herbivore inféodée au module **Foliole**). Les taux de consommation dépendent du stade larvaire considéré et proviennent de conversion des taux obtenus dans les travaux de Bogorni et al. [2003] (voir le tableau 6.3 récapitulatif des paramètres du modèle pour la partie insecte, page 176). Cette biomasse consommée est calculée au niveau de chaque foliole infesté et est retirée de la biomasse totale de la feuille portant le foliole considéré. Si la biomasse végétale fournie par le foliole n’est pas suffisante pour l’alimentation des larves, elles se déplacent aléatoirement vers n’importe quelle autre feuille (peu importe son niveau d’infestation). Si les larves ne peuvent se déplacer car il n’y a plus d’autres folioles, elles meurent.

L’algorithme calcule alors la biomasse de chaque module **Feuille** en retirant la biomasse consommée par les stades larvaires et en y ajoutant l’allocation de biomasse calculée précédemment. La respiration de chaque module **Feuille** est obtenu grâce au produit



FIGURE 6.4: Visualisation d'un plant de tomate en cours de fructification infesté modélisé grâce à la plateforme GroImp. Les feuilles jaunies sont infestées par *T. absoluta* (oeuf ou larves).

entre la biomasse du module et son coefficient de respiration (issu des travaux de [Heuvelink \[1999\]](#) et rappelé dans le tableau 6.2 récapitulatif des paramètres plante du modèle, page 175). La longueur ainsi que la surface de la feuille sont eux calculées à partir du produit de cette biomasse et respectivement du coefficient d'élongation et de la SLA (specific leaf area) c'est à dire la surface obtenue grâce à un gramme de matière sèche (voir le tableau 6.2 récapitulatif des paramètres plante du modèle, page 175).

6.2.2.3 Interception de lumière et création de biomasse

Dans les simulations, la lumière provient d'une source ponctuelle dont les caractéristiques (hauteur, puissance, nombre de rayons) sont déterminés par le module lumière (voir les paramètres dans le tableau 6.2 récapitulatif des paramètres plante du modèle, page 175). L'interception lumineuse est ensuite calculée de manière interne par une fonction de GroIMP (`AbsorbedPower3D`) qui prend en compte la géométrie et les ombres portées de chacune des feuilles. Ce calcul est basé sur un pathtracer de Monte-Carlo inversé : les rayons en provenance de la source lumineuse sont libérés dans la scène (l'espace) qui

contient la (les) plante(s) (vue(s) comme un (des) objet(s) en 3D). La trajectoire de chaque rayon dépend de deux principaux jeux de caractéristiques :

- des caractéristiques propres au rayon : sa puissance originelle, sa couleur et sa direction,
- des caractéristiques de l'objet présent dans la scène : sa géométrie, ses propriétés optiques déterminées par sa forme et sa texture.

En fonction de la trajectoire des rayons et des capacités de réflexion/absorption de l'objet considéré, la quantité de lumière absorbée par l'objet va varier. Dans notre cas, ce calcul s'effectue à chaque itération (chaque jour) au niveau de chaque foliole de chacune des plantes. Cette lumière est ensuite sommée au niveau d'une variable globale pour chacune des feuilles puis utilisée dans une équation déterminant le taux de photosynthèse de chaque feuille.

Il existe de très nombreux modèles de photosynthèse brute (dont certains sont décrits dans le chapitre 3, section 3.3.1.2). Pachepsky et al. [1996] décrivent trois manières différentes d'obtenir un taux de photosynthèse brute : le modèle de Acock, le modèle de Farquhar et le modèle de Harley. Ils démontrent que le modèle de Harley

$$P = \frac{\alpha I}{\sqrt{1 + \frac{\alpha^2 I^2}{(\theta C)^2}}}, \quad (6.2)$$

(avec α l'efficacité d'utilisation de la lumière, θ la conductance des feuilles pour le transfert du CO_2 , C la concentration en CO_2 de l'atmosphère et I la lumière absorbée par m^2 et par seconde et où P est un taux de photosynthèse brute par unité de surface foliaire et unité de temps) correspond de manière quantitative aux données expérimentales liées à la tomate et ce pour un très grand éventail de température et de concentration en CO_2 . Il peut donc être utilisé dans le cadre de modélisation prédictive dans un environnement varié. De plus, ce modèle n'utilise que peu de paramètres (ce qui est intéressant dans le cadre de la création d'un FSPM regroupant souvent de très nombreux paramètres). Nous avons donc utilisé ce modèle dans le cadre de notre algorithme. Les valeurs de paramètres utilisés dans le cadre des simulations sont issues de discussions avec Pr. Heuvelink et sont répertoriées dans le tableau 6.2 récapitulatif des paramètres plante du modèle, page 175). La lumière I interceptée par m^2 et par seconde est ici représentée par la somme de l'interception lumineuse de chaque foliole faite au niveau de chacune des feuilles à chaque pas de temps. L'équation (6.2) nous donne alors un taux de photosynthèse brute pour chaque feuille qui est ensuite multiplié par la surface de chacune des feuilles considérées ainsi que par un coefficient de conversion (pour convertir les moles de $CO_2 m^{-2} s^{-1}$ en gramme de matière sèche $m^{-2} j^{-1}$) afin d'obtenir une production brute

de biomasse sèche au niveau de chaque feuille.

Cette production est sommée de manière globale au niveau de la plante entière. Puis, l'algorithme en retire la respiration de maintenance globale issue de la somme des respirations de maintenance calculée à chaque modules **Feuille**, **Fruit** et **Tige**. Ce retrait de la respiration à la photosynthèse brute donne donc la production nette de biomasse sèche qui sera utilisée à l'itération suivante.

6.2.2.4 Les ajouts liés au modèle avec compensation et avec résistance

Les différents processus décrits au travers de l'exemple d'une itération correspondent au modèle sans défenses des plantes. Dans le cadre du modèle avec résistance, avec compensation ou encore celui couplant les deux phénomènes, des étapes sont rajoutées à l'algorithme.

Dans le cadre de la résistance, celle-ci s'exprime au travers d'une variable supplémentaire inféodée au module **Plante**. Cette variable, tout comme les modules **Feuille**, **Fruit** ou **Tige**, dispose d'une biomasse (B_r), d'une demande en matière sèche sous la forme d'une force-puits (D_r) qui est cette fois-ci fixe (voir le tableau 6.2 récapitulatif des paramètres plante du modèle, page 175) et une quantité de biomasse allouée grâce à une équation de la forme :

$$A_r = \text{Production}_{t-1} * \frac{D_r}{D_{tot}}$$

Cette biomasse allouée à la variable de résistance se traduit par la suite en augmentation progressive de la mortalité des différents stades larvaires (L1, L2, L3, et L4) jusqu'à les doubler. Ceci peut s'expliquer par le fait que les larves ingurgitent des composés nocifs tout au long de leur nutrition puis lors du passage de stage, ces composés perturbent la mue et induit une augmentation de la mortalité entre stades. La relation entre l'âge de la plante et sa capacité de résistance est un sujet souvent étudié [Fernandes, 1994, Hanley et al., 2000, Leite et al., 2001]. [Leite et al., 2001] ont démontré que le vieillissement d'un plant de tomate appartenant à l'espèce *L. esculentum* entraînait une augmentation de la mortalité des larves et un plus petit nombre de mines sur les feuilles. Ils ont aussi démontré que la quantité de trichomes doublait en un mois. Les trichomes sont souvent les structures incriminées dans la résistance des plants de tomates (voir la section 2.1 du chapitre 2). Notre hypothèse de résistance repose donc sur ces travaux. Cependant, Leite et al. [2001] démontrent également des différences de résistance entre les différentes espèces *L. esculentum* et *L. hirsutum*. Ces différences ont été mesurées sur le taux d'éclosion, la proportion de femelles, la mortalité des larves, la durée des stades

larvaires,... Il paraît donc essentiel de vérifier les hypothèses de résistance faites dans le cadre de cette modélisation (ce point est discuté dans la section 6.4).

La compensation directe peut résulter de différents processus ou de leurs combinaisons (voir la section 2.4.3.1 du chapitre 2, page 42). Nous avons pour ces modèles informatiques, choisis de la modéliser sous la forme d'une augmentation du taux de photosynthèse. Thomson et al. [2003] a démontré que des plants de concombre attaqués par des escargots présentaient une capacité et une efficacité photosynthétique plus importantes que des plants sains (ce point est discuté dans la section 6.4). Dans le cadre des modèles avec compensation, nous avons donc amélioré artificiellement le taux de photosynthèse en présence des herbivores grâce à un coefficient d'amélioration (voir le tableau 6.2 récapitulatif des paramètres plante du modèle, page 175). L'algorithme vérifie donc la présence d'herbivore au niveau de la plante, puis multiplie le taux de photosynthèse par ce coefficient d'amélioration. La réponse que nous considérons, est donc une réponse systémique : en effet, s'il y a des herbivores sur la plante (qu'importe le foliole infesté), tous les folioles de la plante (infestés ou non) vont avoir un taux de photosynthèse amélioré (réponse systémique).

Paramètres	Nom	Valeurs	Unités	Références
Distance entre les lignes	rowDistance	1	mètres	choix du modélisateur
Distance entre les plantes	plantDistance	0.7	mètres	choix du modélisateur
Nombre de lignes	nrRows	1		choix du modélisateur
Nombre de plantes par lignes	nrPlants	1		choix du modélisateur
Coefficient de transformation de la lumière	PPFDCoeff	2.27		Xu et al. [2011]
Compensation de la photosynthèse	enhancement	1.5		non étayé expérimentalement
Efficience de l'utilisation de la lumière	α	3.13	$\mu\text{mol } (CO_2)/\mu\text{mol (photons)}$	discussion avec Pr. Heverlink
Conductance des feuilles	θ	0.5	m/s	
Concentration en CO_2 de l'atmosphère	CO_2	380	$\mu \text{ l.l}^{-1}$	Teneur classique
Coefficient de conversion en biomasse fraîche/jours	coeffconversion	2.583	$\text{g(mf).m}^2.\text{j}^{-1}/\mu\text{mol } (CO_2).\text{m}^2.\text{s}^{-1}$	Bertin [1993]
Coefficient de conversion en matière sèche	coefConversion	0.75		Bertin [1993]
Coefficient d'élongation des feuilles	coeffelongation	0.24	m.gramme^{-1}	Expérimental (Chapitre 5)
SLA	SLA	0.08	$\text{m}^2.\text{gramme}^{-1}$	Expérimental (Chapitre 5)
Coefficient de respiration des feuilles	RmL	0.003	$\text{grammes.jours}^{-1}$	[Heuvelink, 1999]
α (calcul de force-puits et de biomasse pour la feuille)		1/3.5		Estimé
β (calcul de force-puits et de biomasse pour la feuille)		0.2		Estimé
Date de mort d'une feuille		100	jours	approximé (données du chapitre 5)
Plastochrone	plastochron	2	jours	
Phyllotaxie	phyllotaxie	137	angle	Travaux de de Visser
α (calcul de force-puits et de biomasse pour la tige)		0.35		Estimé
β (calcul de force-puits et de biomasse pour la tige)		0.1		Estimé
Coefficient d'élongation des tiges	coeffelongation	0.04	m.gramme^{-1}	approximé (données du chapitre 5)
Coefficient de respiration des tiges	RmS	0.0015	$\text{grammes.jours}^{-1}$	[Heuvelink, 1999]
α (calcul de force-puits et de biomasse pour un fruit)		0.06		Estimé
β (calcul de force-puits et de biomasse pour un fruit)		0.14		Estimé
Coefficient d'élongation des fruits	coeffelongation	0.002	m.gramme^{-1}	approximé (données du chapitre 5)
Coefficient de respiration des fruits	RmT	0.001	$\text{grammes.jours}^{-1}$	[Heuvelink, 1999]
Age de récolte d'une grappe		60	jours	approximé (données du chapitre 5)
Surface minimale pour apparition des fruits		2.5	m^2	discussion avec Pr. Heverlink
Nombre de fruits	t[nbFruits]	7		Valeur moyenne commune
Force puits de la résistance sans ravageur	DefenseSink	0.001		non étayé expérimentalement
Force puits de la résistance avec ravageur	DefenseSink	0.05		non étayé expérimentalement

TABLE 6.2: Description des différents paramètres pour le fonctionnement des plantes utilisés dans les modèles

Paramètres	Nom	Valeurs	Unités	Références
Mortalité des pupes	PMortality	2.5	%	Nicolas Desneux (travaux non publiés)
Durée du stade pupes		7.5	jours	Expérience (Chapitre 5)
Mortalité des oeufs	eggMortality	1.67	%	Nicolas Desneux (travaux non publiés)
Mortalité des larves L1	l1Mortality	15.25	%	Nicolas Desneux (travaux non publiés)
Mortalité des larves L2	l2Mortality	4	%	Nicolas Desneux (travaux non publiés)
Mortalité des larves L3	l3Mortality	6.25	%	Nicolas Desneux (travaux non publiés)
Mortalité des larves L4	l4Mortality	6.67	%	Nicolas Desneux (travaux non publiés)
Durée du stade oeufs		4.02	jours	Expérimental (Chapitre 5)
Durée du stade L1		3.5	jours	Expérimental (Chapitre 5)
Durée du stade L2		3.5	jours	Expérimental (Chapitre 5)
Durée du stade L3		3.5	jours	Expérimental (Chapitre 5)
Durée du stade L4		3.5	jours	Expérimental (Chapitre 5)
Taux de consommation du stade L1		0.00975	$\text{g}(\text{ms})j^{-1}$	Bogorni et al. [2003]
Taux de consommation du stade L2		0.033	$\text{g}(\text{ms})j^{-1}$	Bogorni et al. [2003]
Taux de consommation du stade L3		0.124	$\text{g}(\text{ms})j^{-1}$	Bogorni et al. [2003]
Taux de consommation du stade L4		0.3975	$\text{g}(\text{ms})j^{-1}$	Bogorni et al. [2003]
Pourcentage de femelles non fertile		1	%	

TABLE 6.3: Description des différents paramètres de la dynamique d'insecte utilisés dans les modèles

6.2.3 Les règles de développement

En plus des différents processus modélisés, les modèles sous GroImp suivent des règles de développement. Ainsi, tous les deux jours (ce qui correspond à la durée du plastochrone de la tomate pour une température moyenne de 25°C) des nouvelles feuilles apparaissent (indépendamment de la production de matière de la plante). La géométrie des folioles en place dans les feuilles est issue d'un travail sur la tomate de de Visser. A l'âge de 100 jours (100 pas de temps de l'algorithme), les feuilles meurent et disparaissent donc de la structure. Les fruits apparaissent pour leur part, uniquement toutes les trois feuilles et après une phase de croissance végétative (où la surface foliaire atteint $2.5 m^2$). A 60 jours, les fruits atteignent leur maturité théorique et sont récoltés : ils disparaissent donc de la structure. Ces caractéristiques de croissance sont issues de discussions avec le Pr. Heuvelink. Dans le cadre de la modélisation de la tomate et pour rester proche des conditions de croissance habituelle, le développement des bourgeons axillaires n'est pas autorisé (ce qui diffère de l'expérience menée au chapitre 5 où nous avons laissé pousser les tiges secondaires).

6.3 Simulations et résultats

Nous disposons donc de quatre stratégies de défense différentes selon les choix faits pour l'algorithme :

- stratégie 0 : plante sans de défenses,
- stratégie 1 : plante résistante,
- stratégie 2 : plante tolérante,
- stratégie 3 : plante tolérante et résistante.

Différentes simulations réalisées pour ces quatre stratégies afin de répondre aux questions initialement posées, à savoir (i) quel est le type de stratégie le plus efficace face à une infestation continue de *T.absoluta* ? (ii) l'âge physiologique de la plante joue-t-elle un rôle dans la réaction de la plante à une attaque ? (iii) la position de l'attaque du ravageur dans la canopée peut-elle entraîner des conséquences variables sur la dynamique plantes-insectes ?

Il est cependant à noter les résultats présentés dans la section suivante sont particulièrement dépendants des paramètres choisis pour les différents processus. D'autres paramètres amèneront des résultats différents. Nos paramètres n'ayant pas tous été validés par des expérimentations, les résultats présentés ne pourront pas être pris comme des faits certains. Il s'agit juste de présenter des exemples de simulations et de montrer

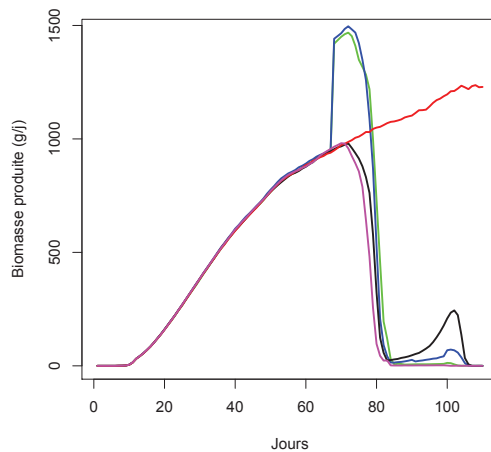
les possibilités offertes par les modèles et la plateforme GroImp.

Les figures représentent l'évolution de la biomasse foliaire, de la matière sèche produite par la plante, ainsi que du nombre de larves présentes sur la plante. Le temps zéro correspond au lancement de la simulation, c'est à dire le temps à partir duquel la plante commence à se développer. Les données sont exportées à partir de GroImp dans Excel puis mises en forme. Les figures sont quant à elles issues d'un traitement graphique fait sous R. Les oscillations visibles sur les courbes de biomasse foliaire sont liées à la mort des feuilles âgées.

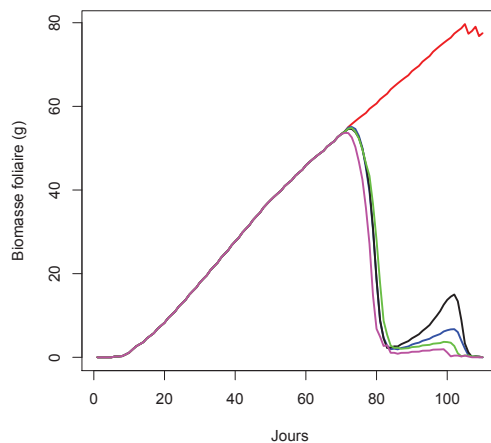
6.3.1 Impact de *T.absoluta* en fonction du type de défense modélisé

Nous avons donc commencé par comparer les quatre stratégies en les infestant tous les quatre de la même manière (4 adultes) et à la même date (plante âgée de 60 jours). Cela nous permet de comparer l'efficacité de chacun des systèmes dans le cadre d'une infestation continue (la simulation étant menée sur plusieurs générations de *T.absoluta*). Nous avons également ajouté une courbe témoin correspondant au développement d'une plante sans attaque de ravageur.

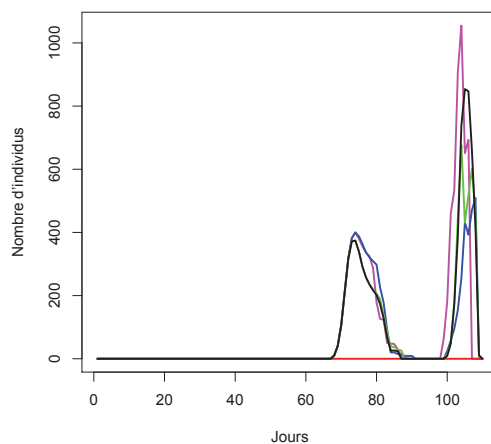
La figure 6.5 présente les résultats d'évolution de la biomasse produite et la biomasse foliaire de la plante ainsi que celle de la population de larves de *T. absoluta*.



(a) Production de biomasse (g/j)



(b) Biomasse foliaire cumulée (g)



(c) Population des larves (nombres d'individus)

FIGURE 6.5: Comparaison des différents stratégies selon trois variables, la production de biomasse journalière, la biomasse foliaire et la population d'herbivores (uniquement les larves). En rouge le **témoin**, en rose la **stratégie 0**, en noir la **stratégie 1**, en bleu la **stratégie 2**, en vert la **stratégie 3**.

D'un point de vue de la biomasse foliaire, l'impact continu de *T. absoluta* semble toujours néfaste à la plante (sans traitements, ni contrôle). En effet, quelle que soit la stratégie considérée, en cas d'attaque la plante finit toujours par mourir. Ce résultat ne s'oppose pourtant pas aux résultats biologiques démontrés dans le chapitre 5 (page 133). En effet, lors de l'expérimentation nous avons soumis la plante à l'impact d'une unique génération alors que dans ce cadre, l'infestation est continue et peut produire des milliers d'individus. De plus, ce résultat est en adéquation avec ce qui est naturellement observé dans le cas d'une invasion de *T. absoluta* [Desneux et al., 2010, 2011, Picanço and Guedes, 2012].

Si on exclue la comparaison avec le scénario sans ravageur pour comparer les quatre scénarii avec infestation, la stratégie 0 de la plante est le plus catastrophique. C'est celui qui présente l'effondrement le plus rapide de la production de matière et de la biomasse foliaire (voir Fig. 6.5(a) et 6.5(b)) mais aussi celui qui permet de produire le plus grand nombre de larves (plus d'un millier, voir Fig. 6.5(c)). Lorsque l'on considère la stratégie 1, la mortalité des ravageurs est augmentée ce qui induit une diminution plus drastique de la population lors de la première génération (premier "pic" sur la figure 6.5(c)). Cette diminution plus importante permet à la plante de produire plus de matière sèche et donc plus de biomasse foliaire avant la mise en place de la seconde génération de larves (voir le second "pic" sur les figures 6.5(a) et 6.5(b)). Sur la figure 6.5(a), la compensation directe des stratégies 2 et 3 apparaît très clairement à partir de l'apparition des larves et se traduit par une augmentation de la biomasse produite par la plante par pas de temps (voir Fig. 6.5(a)). Cependant, elle ne se traduit pas par une compensation apparente en terme de biomasse foliaire (voir Fig. 6.5(b)). Ce résultat rejoint ceux mis en évidence dans le chapitre 4 où une compensation directe pouvait aboutir aussi bien à de la sous-compensation (comme notre exemple ici) ou à de la sur-compensation.

Malgré tout, et pour toutes les stratégies présentées, à long terme, la plante finit toujours par mourir en présence d'une herbivorie continue par *T. absoluta* initiée par 4 individus à 60 jours (en dehors de tout contrôle).

6.3.2 Impact de *T. absoluta* en fonction de la date d'infestation

Dans l'algorithme, il est possible de choisir la date à laquelle aura lieu l'infestation. Thomson et al. [2003] ont mis en évidence des différences dans la capacité à compenser des plantes en fonction de la date de l'infestation. Par exemple, les auteurs ont montré une compensation chez des plants de concombres avant floraison alors que cette capacité est amoindrie après floraison. Dans notre algorithme, nous ne prenons pas en compte

la phase de floraison mais nous tenons compte de la mise en place des fruits et des forces-puits qu'ils représentent. Ainsi, nous avons comparé pour chacune des stratégies des scénarii d'infestation avant fructification ou après fructification.

- Infestation initiale : 4 adultes
- Date d'infestation : Avant fructification (40 jours après le lancement de la simulation) et Après fructification (100 jours après le lancement de la simulation).

Lorsque nous comparons les biomasses foliaires produites avant la fructification (Fig. 6.6(a)), nous pouvons nous rendre compte que l'impact de *T. absoluta* est néfaste quelle que soit la stratégie utilisée (en dehors de tout contrôle extérieur). La stratégie 3 semble néanmoins proposer le scénario le moins catastrophique grâce à une biomasse foliaire globalement plus importante que celles produites par les autres stratégies (bien que cette différence ne soit pas très marquée). Cependant, lorsque nous considérons une infestation après fructification (Fig. 6.6(b)), deux stratégies se détachent des autres : la stratégie 1 et la 3. Elles semblent même présenter un cas de sur-compensation ponctuel à la fin de la simulation. En fait, si nous avons poursuivi la simulation (celle-ci a été arrêtée car la hauteur des plantes virtuelles dépassait la source de lumière et donc le métabolisme des plantes se mettaient à chuter), les courbes de biomasse foliaire de ces deux stratégies auraient suivi très exactement la courbe du témoin (sans ravageurs). En effet, si nous nous intéressons à la figure 6.8(b), nous pouvons nous apercevoir que les stratégies 1 et 3 ont permis l'éradication de la population d'herbivores avant la fin de la simulation. Le système converge vers un environnement dépourvu de ravageurs (tout comme celui de la plante témoin). Néanmoins, cela ne remet pas en question la sur-compensation ponctuelle qui apparaît sur la figure 6.6(b).

En ce qui concerne la production de biomasse (Fig. 6.7), que ce soit avant ou après fructification, la plante présente des productions de biomasse sèche plus importantes que le témoin dans le cadre des stratégies 2 et 3. Ce qui est intéressant de relever c'est que les cas de sur-compensation en terme de production de matière sèche n'ont pas lieu à chaque "pics" d'herbivorie. En effet, si nous comparons les dates des "pics" d'herbivorie de la figure 6.8 à l'apparition des sur-compensation de production (Fig. 6.7), seules quelques dates correspondent (aux alentours de 50 et de 150 pour les figures avant fructification et aux alentours de 100 et 200 pour les figures après fructification). En fait, la réalisation d'une sur-production en terme de biomasse sèche correspond à la conjonction entre plusieurs événements : tout d'abord la présence de ravageurs permettant la mise en place de la compensation directe mais également la nécessité de disposer de suffisamment de biomasse foliaire pour répercuter cette compensation directe (augmentation du taux de photosynthèse) sur la production (voir Fig. 6.6). Il semble donc y avoir trois niveaux

distincts lorsque l'on considère la compensation pour les stratégies 2 et 3 : le premier est la compensation directe sous la forme de l'augmentation de la photosynthèse, le second est le fait que cette augmentation de photosynthèse se traduise en augmentation de la production (voire en sur-production) et enfin le dernier est lorsque cette production améliorée se traduit en biomasse foliaire plus importante malgré la présence des larves (voir Fig. 6.6(b)).

La stratégie 0 (en rose sur les graphiques) est la seule stratégie qui présente de moins bons résultats lors d'une infestation après fructification en comparaison à une infestation avant fructification. En effet, l'apparition des fruits induit une modification des forces-puits de la plante qui alloue moins de matière à ses feuilles. Cette diminution d'allocation entraîne une diminution de croissance des feuilles qui sont donc très rapidement impactés par les larves de *T. absoluta*. Dans le cas d'une plante ne possédant ni résistance, ni compensation, une attaque précoce dans son développement semble donc plus favorable alors que si la plante possède soit une résistance simple, soit une compensation simple ou bien les deux méthodes de défenses couplées, il est plus intéressant pour la survie de la plante d'avoir une attaque après fructification.

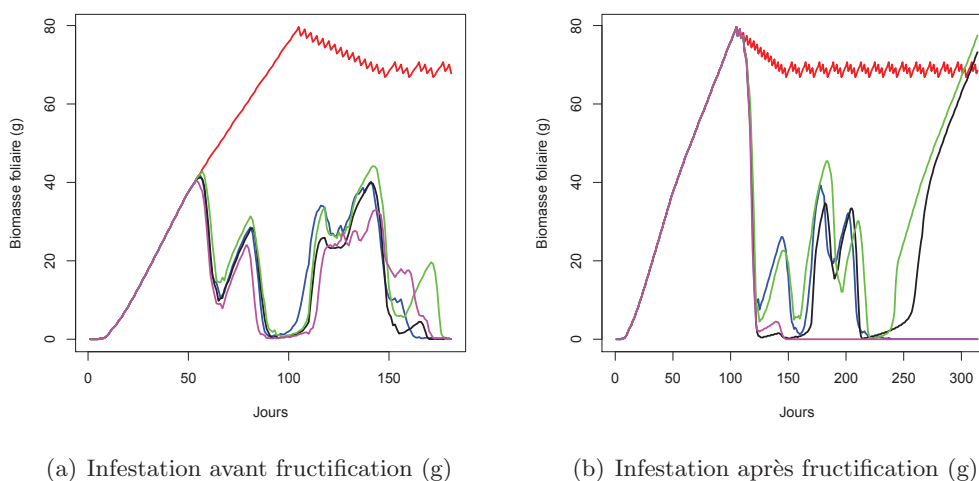


FIGURE 6.6: Comparaison de la biomasse végétative des différentes stratégies selon la date d'infestation. En rouge le **témoin**, en rose la **stratégie 0**, en noir la **stratégie 1**, en bleu la **stratégie 2**, en vert la **stratégie 3**.

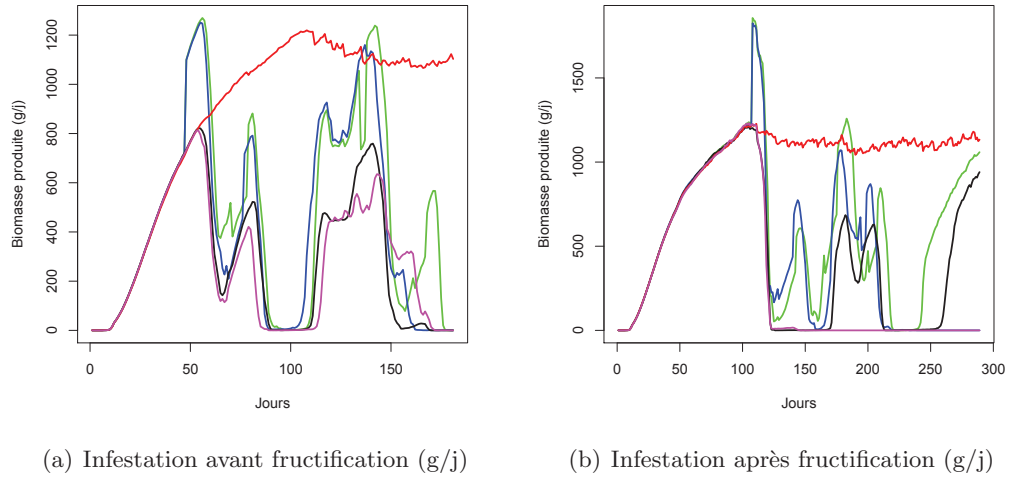


FIGURE 6.7: Comparaison de la production de biomasse des différentes stratégies selon la date d'infestation. En rouge le **témoin**, en rose **la stratégie 0**, en noir **la stratégie 1**, en bleu **la stratégie 2**, en vert **la stratégie 3**.

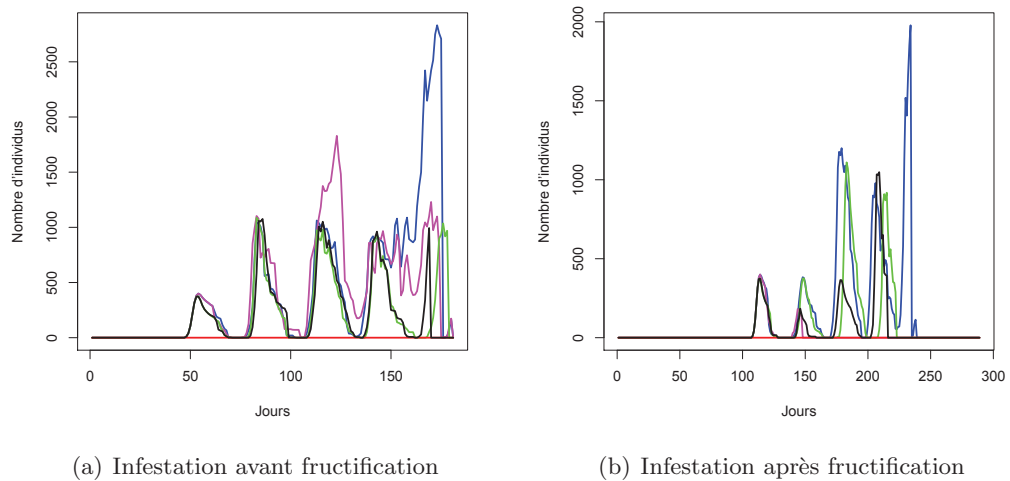


FIGURE 6.8: Comparaison de la dynamique des insectes des différentes stratégies selon la date d'infestation. En rouge le **témoin**, en rose **la stratégie 0**, en noir **la stratégie 1**, en bleu **la stratégie 2**, en vert **la stratégie 3**.

6.3.3 Impact de *T.absoluta* en fonction de la position de l'attaque

La position de l'attaque des ravageurs dans la canopée peut avoir des répercussions importantes sur la dynamique plantes-insectes. En effet, outre les modifications des défenses des plantes en fonction de l'âge et donc de la position des feuilles dans la canopée, la lumière varie également au sein de la canopée, les vieilles feuilles recevant la plupart du temps moins de lumière que les jeunes feuilles au sommet de la canopée [Sarlikioti et al., 2011]. En considérant l'exemple biologique de *T. absoluta* et de la tomate, le positionnement de l'attaque (lié aux endroits où se situent les pontes) est contraint par la biologie de l'insecte et ne peut pas être modifié. En effet, les femelles de *T.absoluta* pondent sur les feuilles près de l'apex et les larves se développent alors sur le tiers supérieur des plantes. Si nous souhaitons représenter une attaque de *T.absoluta*, notre modèle est donc contraint par ce paramétrage. Notre modèle permet cependant de tester différents lieux de pontes. Nous allons comparer le scénario normal (les femelles pondent sur le tiers supérieur de la plante) avec le scénario où les femelles pondent sur le tiers inférieur (ce dernier scénario étant, à priori, impossible à utiliser pour du contrôle). Comme pour les premières simulations, nous considérons ici une infestation à 4 individus à 60 jours.

Quelle que soit la stratégie considérée, l'infestation sur le tiers supérieur (le cas normal de *T.absoluta*) induit des dégâts plus conséquents sur la plante (voir la figure 6.9). Même la sur-compensation au niveau de la production de matière sèche des stratégies 2 et 3 (voir Fig. 6.10(a)) ne conduit pas à une sur-compensation en terme de biomasse foliaire. La stratégie 2 permet de mettre en évidence une légère amélioration dans la production de biomasse sèche ainsi que dans la biomasse foliaire (voir les figures 6.10(a) et 6.9(a)). Cependant, en cas d'infestation haute, toutes les stratégies conduisent à la disparition de la plante.

L'infestation basse par contre, donne des résultats très différents. En effet, quelle que soit la stratégie considérée, cette infestation conduit au maintien de la plante (voir Fig. 6.9(b)) mais sous deux formes différentes. Dans le cas de la stratégie 0 et 2, un équilibre se met en place entre la plante et la population d'insectes (voir Fig. 6.9(b) et 6.11(b)). Les sur-compensations ponctuelles en terme de production de matière sèche pour la stratégie 2 ne se traduisent pas en sous-compensation en terme de biomasse foliaire. Il est intéressant de noter que l'infestation basse est le seul scénario permettant le maintien de la plante sans défenses. Ceci s'explique par le fait que l'impact des ravageurs est nettement moins important lorsqu'il touche aux "vieilles" feuilles basses de la canopée. Celles-ci, moins active photosynthétiquement impactent peu la production de biomasse sèche de la plante. Ainsi, la plante peut se maintenir grâce à la production des jeunes

feuilles moins impactées par la présence des ravageurs (sauf mouvement ponctuel des larves). Dans le cas des stratégies 1 et 3, nous pouvons observer une sur-compensation en terme de production de biomasse (voir Fig. 6.10(b)) qui se trouve également sous la forme d'une surcompensation de biomasse foliaire (voir Fig. 6.9(b)). Cependant comme pour l'infestation après fructification (voir Fig. 6.6(b)), cette sur-compensation se stabilise sur les valeurs de la courbe témoin à cause de la disparition de la population d'herbivores (voir Fig. 6.11(b)).

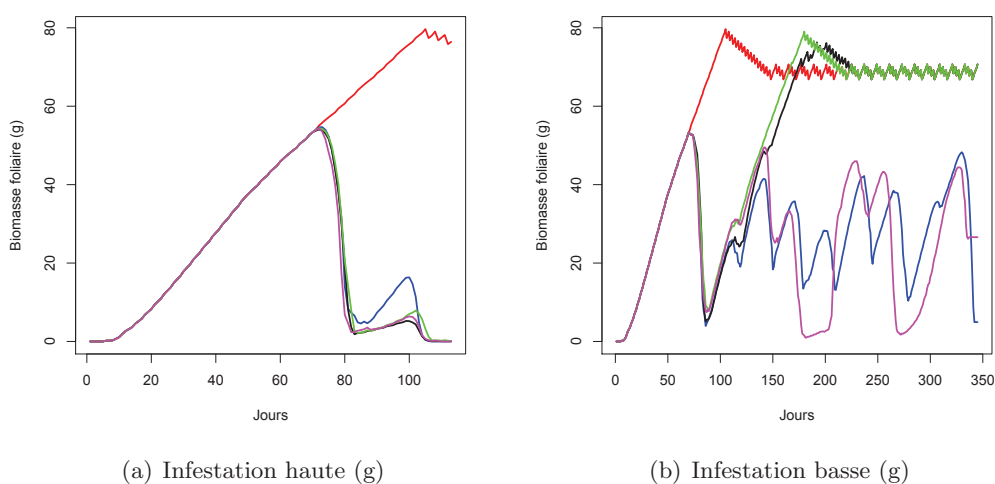


FIGURE 6.9: Comparaison de la biomasse végétative des différents modèles selon la position de l'infestation. En rouge le **témoin**, en rose **la stratégie 0**, en noir **la stratégie 1**, en bleu **la stratégie 2**, en vert **la stratégie 3**.

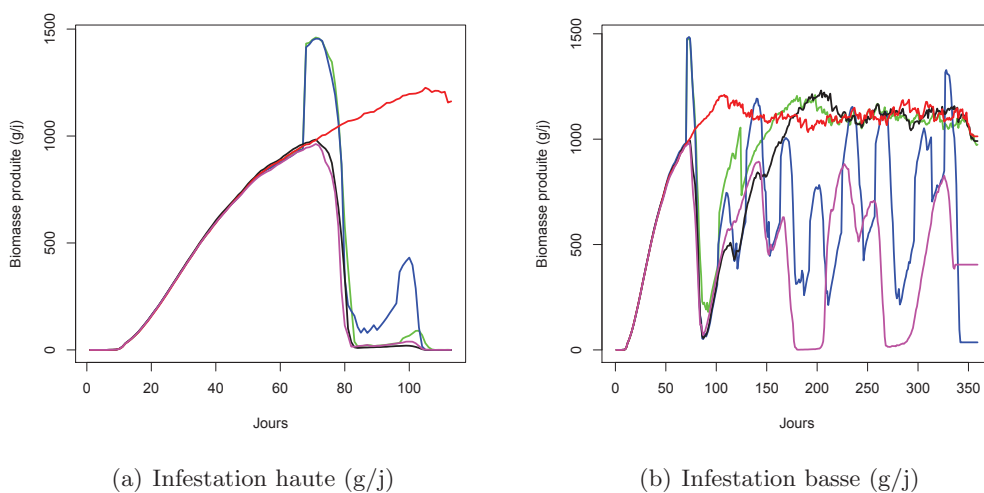


FIGURE 6.10: Comparaison de la production de biomasse des différents modèles selon la position de l'infestation. En rouge le **témoin**, en rose **la stratégie 0**, en noir **la stratégie 1**, en bleu **la stratégie 2**, en vert **la stratégie 3**.

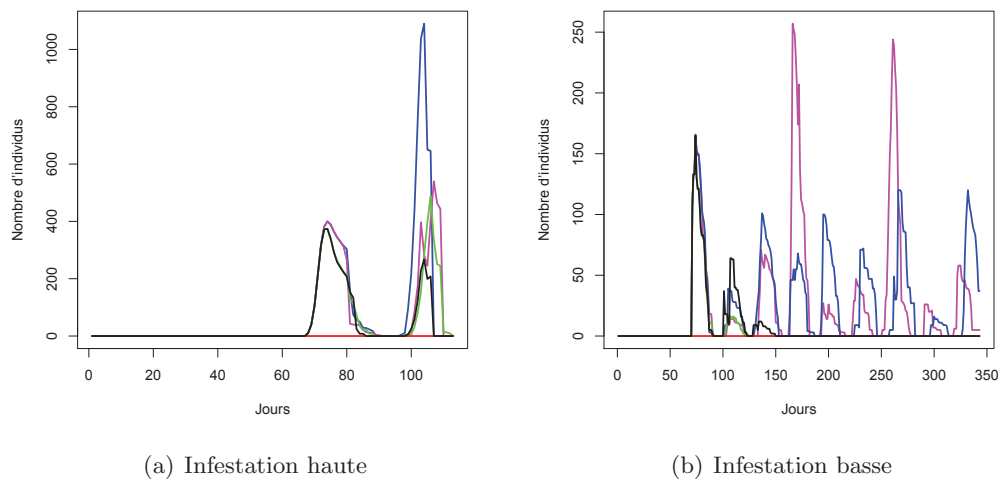


FIGURE 6.11: Comparaison de la dynamique des insectes des différents modèles selon la position de l'infestation. En rouge le **témoin**, en rose **la stratégie 0**, en noir **la stratégie 1**, en bleu **la stratégie 2**, en vert **la stratégie 3**.

6.4 Discussion et Conclusion

Les quatre stratégies simulées grâce à la modélisation sur la plateforme GroImp ont donc permis de mettre en évidence des situations variées décrivant l'interaction entre *T.absoluta* et la tomate dans le cadre d'une infestation continue. Globalement ils permettent de retrouver les résultats obtenus avec le modèle mathématique du chapitre 4, plus une situation qui y était impossible : la disparition de la plante (en notant que nous ne considérons que la partie aérienne de la plante). Cette situation peut s'expliquer par la complexification du module plante. En effet, la plante doit dans ces modèles informatiques combler les demandes de tous ces organes (feuilles, tiges mais aussi fruits). Les demandes des fruits sont les demandes les plus importantes du système et entraînent une consommation plus importante de la biomasse sèche produite en comparaison avec une plante qui en serait dépourvu (comme dans les modèles mathématiques où nous avons choisi de ne modéliser qu'un seul compartiment de biomasse).

Ces modèles informatiques permettent donc de retrouver des conclusions mises en évidence au travers des modèles mathématiques du chapitre 4 (page 81). La première d'entre elles est qu'une compensation directe n'induit pas forcément une compensation apparente. Ainsi dans de nombreuses simulations (Fig. 6.5, 6.6, 6.7) il existe une surcompensation en terme de production de biomasse foliaire qui ne se traduit pas en surcompensation de biomasse foliaire. Il existe donc d'autres processus nécessaires à l'apparition d'une surcompensation pour la biomasse foliaire : il faut disposer de suffisamment de biomasse foliaire pour répercuter cette compensation directe (augmentation du taux de photosynthèse) sur la production.

De plus, les situations de sur-compensation qui ont également été mises en évidence, ne sont que ponctuelles et dans des situations très particulières (infestation basse ou infestation après fructification). Il est possible que ce résultat soit lié à l'attaque continue des ravageurs sur les plantes, ce qui serait en accord avec les travaux de [Belsky et al. \[1993\]](#) qui suppose que la surcompensation n'a lieu que dans le cas d'herbivorie ponctuelle.

Les simulations ont également permis de renforcer l'idée que le couplage résistance et compensation est la stratégie la plus efficace contre une infestation continue de *T.absoluta*. La stratégie 1 semble également être efficace dans le maintien de la plante. Ainsi dans deux des cas, elle a permis l'éradication de la population de ravageurs et la survie de la plante. Cette idée est fortement soutenue par les méthodes actuelles de

sélection des plantes (voir la section 2.3.2.3 du chapitre 2, page 35).

Ces modèles, basés sur la trame d'un FSPM, ont également permis (en particulier sur la simulation de la position de l'attaque, bien qu'étant artificielle dans le cas de *T. absoluta*) de mettre en évidence les hétérogénéités d'interception lumineuse au sein de la canopée et ces conséquences sur la dynamiques des interactions plantes-insectes. Une attaque sur le tiers inférieur d'une plante (dans nos conditions de simulations) conduit à un scénario plus favorable à la plante qu'une infestation haute. Ce résultat n'est pas surprenant étant donné que c'est la partie supérieure de la plante qui est la plus active du point de vue de la photosynthèse, et donc, plus à même de réagir à une infestation de *T. absoluta*. Si l'attaque s'effectue sur ce tiers supérieur (ce qui est le cas de *T. absoluta*), la plante va rapidement perdre sa capacité photosynthétique, moins produire de biomasse, et donc mourir à plus ou moins long terme, en fonction du niveau d'infestation.

Néanmoins, et comme précisé précédemment, tous les résultats produits par les simulations sont extrêmement dépendants des paramètres choisis dans les processus modélisés. Dans notre cas la plupart de ces paramètres sont issus de la littérature, de dires d'experts ou d'aprioris lié à l'expérimentation décrite au chapitre 5 (voir les tableaux 6.2 et 6.3 qui résument les paramètres utilisés dans les modèles).

Afin d'obtenir des conclusions plus sûres, il semble nécessaire de valider tous ces paramètres par des expérimentations dédiées. Certains d'entre eux sont totalement liés au plant de tomate : par exemple, les paramètres de photosynthèse (α , θ), de respiration, d'allocation de matière ou de croissance (coefficient d'élongation, plastochrone, phylotaxie). D'autres, tels que la fécondité, la durée des stages, les taux de mortalité, sont typiquement dépendant de *T. absoluta*. D'autres encore sont reliés à l'interaction entre *T. absoluta* et la tomate, comme les taux de consommation, l'augmentation de la photosynthèse liée à la compensation, la mortalité de l'insecte due à la défense des plantes... Dans le cadre des modèles présentés dans la section 6.2.2, certaines hypothèses nécessiteraient des vérifications expérimentales et peuvent donc être discutées. C'est le cas par exemple de l'augmentation de la capacité photosynthétique lors de la compensation. Thomson et al. [2003] l'a démontré sur des plants de concombre attaqués par des escargots mais il semble nécessaire de valider cette hypothèse par une expérimentation sur le couple biologique utilisée dans notre modélisation, la tomate et *T. absoluta*. Dans le cadre de l'expérience présentée dans le chapitre 5, des tendances de compensation ont été trouvées chez la Marmande dans le cadre d'une infestation de *T. absoluta* très faibles et localisées. De plus, ce n'est qu'une compensation apparente qui a été mise en

évidence et cette expérience ne permet pas de déterminer quelles sont les causes de cette compensation (augmentation de la photosynthèse, allocation de ressources...). Les hypothèses de mouvement des larves (aléatoires) sont également des hypothèses à vérifier expérimentalement.

Contrairement aux modèles mathématiques, il est donc nécessaire d'avoir une excellente connaissance du système biologique considéré pour la création du FSPM. De plus, chacun des jeux de paramètres ne pourra être appliqué qu'à des conditions de croissance et environnementales, ainsi qu'à des espèces particulières. Dans ce modèle informatique, il est possible de modifier la valeur des paramètres, voire les algorithmes associés à certains processus, moyennant malgré tout un investissement dans GroImp et son langage. Ainsi, il est possible de changer l'équation de photosynthèse afin d'en intégrer une plus détaillée ou adaptée à un cadre biologique particulier (voir les différentes modélisations possibles de la photosynthèse du chapitre 3, section 3.3.1.2, page 60).

Chapitre 7

Conclusion et Perspectives

L'objectif principal était d'essayer de déterminer quelles sont les conditions nécessaires pour obtenir une compensation, et plus particulièrement une sur-compensation chez une (des) plante(s) attaquée(s) par des insectes herbivores. Pour cela, nous avons considéré trois approches différentes mais complémentaires : la modélisation mathématique, la modélisation informatique et l'expérimentation.

Nous avons donc tout d'abord cherché à modéliser à l'aide d'un modèle théorique les interactions plantes-insectes et étudié les conditions qui permettent l'émergence de la compensation. Nos systèmes d'équations différentielles couplées, incluant d'abord la compensation seule puis mêlant résistance et compensation, nous ont permis de mettre en avant des propriétés intrinsèques de ce type de système. Ainsi, même si une plante possède une capacité de compensation directe (traduite dans nos modèles par une augmentation de la photosynthèse brute), elle ne va pas forcément présenter une biomasse végétative égale ou supérieure à celle d'une plante non attaquée. Cette différenciation entre compensation apparente (biomasse totale de la plante après retrait de celle consommée par les ravageurs) et compensation directe permet de résoudre en partie le flou sémantique lié au terme de compensation [Brown and Allen, 1989]. Selon l'intensité de l'infestation initiale mais aussi selon sa capacité de compensation, la plante va pouvoir exprimer tantôt de la sous-compensation, tantôt de la sur-compensation (voire des situations neutres où la population d'insectes tend à disparaître). Grâce au couplage entre compensation directe et résistance, le modèle permet de mettre en avant des situations d'équilibres où la plante est capable de sur-compenser à long terme. Ce résultat est une nouveauté face aux autres modèles de compensation qui jusque là tendaient, à long terme, à une sous-compensation apparente obligatoire de la plante [de Mazancourt et al., 1998, Loreau, 1995, Ryrie and Prentice, 2011]. Cependant, le fait que la situation de sur-compensation

soit liée à un phénomène de bi-stabilité permet de nuancer nos propos et justifie en quelque sorte, le fait que la sur-compensation ne soit pas un fait aisément vérifiable (car sensible à la densité initiale de ravageurs).

Si les modèles mathématiques ont permis de mettre en évidence ces propriétés, il y a encore de nombreuses possibilités afin de les améliorer dans le but de répondre à d'autres problématiques. Par exemple, actuellement, les modèles ne permettent la prise en compte que d'un seul type de compensation (soit entièrement végétative, soit entièrement reproductive). Or, la littérature met en lumière des cas de compensation végétative [Thomson et al., 2003], des cas de compensation reproductive [Poveda et al., 2010, Strauss and Agrawal, 1999] mais aussi des cas mixtes de compensation à la fois végétative et reproductive [Agrawal, 2000, Paige and Whitham, 1986]. Sans en arriver à un modèle comme ceux développés dans le chapitre 6, il serait envisageable de décomposer le compartiment biomasse du système en deux compartiments, l'un pour la biomasse végétative et l'autre pour la biomasse reproductive. Cela autoriserait le système à considérer les deux types de compensation apparente. Il faudrait alors considérer la notion d'allocation de biomasse entre les deux compartiments (voir le paragraphe sur l'allocation de matière des PBMs de la section 3.3.1.2 du chapitre 3 60).

En plus de ce raffinement, il est également envisageable de structurer la population de ravageurs en plusieurs compartiments, selon les stades physiologiques par exemple (voir la notion de structuration des populations de la section 3.3.1.1 page 59). Cela permettrait notamment dans le cas de *T. absoluta* de prendre en compte les taux de consommation différents selon les stades physiologiques (voir ces valeurs dans le chapitre 6). Mais ce ne sont pas les seules améliorations envisageables : il est également possible d'ajouter du retard dans la population de ravageurs afin de mimer les cycles biologiques réels, ou encore un troisième étage trophique en introduisant un auxiliaire de culture. Il serait alors possible de se rapprocher de modèles classiques de proie-prédateur, utilisés par exemple dans la modélisation de la lutte biologique [Harrison, 2013, Kostitzin, 1937, Volterra and Brelot, 1931].

Nous avons également tenter de mettre en évidence la compensation sur un exemple biologique, d'importance économique pour de nombreux pays, tomate-*Tuta absoluta*. Nous avons donc mesuré l'impact d'une génération de larves sur une variété traditionnelle de tomate, la Marmande, selon deux modalités d'infestation (une faible et une forte). Cette expérience n'a pas permis de mettre en avant des résultats significatifs mais uniquement des tendances à la compensation végétative et reproductive pour les infestations fortes et des tendances à la compensation végétative et à la sur-compensation reproductive pour les faibles infestations. Ces résultats s'écartent de ceux déjà mis en avant sur la tomate

par Cely et al. [2010]. En effet, ils ont montré une sur-compensation chez une variété de tomate (Durinta) en terme de biomasse végétative pour des infestations modérées ainsi qu'un impact négatif sur le nombre de fruits produits. Des faits tels que le maintien des tiges secondaires, ou l'avortement floral, tout comme la variété utilisée ou encore le protocole expérimental peuvent expliquer ces différences. Nos résultats (tout comme ceux de Cely et al. [2010]) valident cependant, l'hypothèse que la tomate est capable de compenser la présence de *T. absoluta* dans une certaine mesure (d'un point de vue végétatif et reproductif).

Là encore, il existe de nombreuses perspectives à ce travail. En effet, nous n'avons obtenu que des tendances à la compensation et sur-compensation. Il serait donc intéressant de reproduire cette expérience afin d'obtenir des résultats significatifs. Cependant, il est à noter que nous avons utilisé notre dispositif expérimental à son maximum. Une telle expérience sous-entend donc des moyens humains et matériels importants. De plus, les tendances que nous avons observé sont liées à une infestation ponctuelle (une seule génération) de *T. absoluta*. En s'appuyant sur les travaux de Belsky et al. [1993] qui mentionnent le fait que la compensation n'existe que dans le cas d'herbivorie ponctuelle, il serait très intéressant de voir si cette compensation apparente est toujours visible avec une succession de plusieurs générations de *T. absoluta* (comme l'herbivorie continue de l'étude menée par Thomson et al. [2003] sur concombre, par exemple) ou avec un éventail d'infestations plus important.

Enfin, les explications conduisant à de la compensation directe sont multiples [Strauss and Agrawal, 1999] : augmentation du taux net de photosynthèse après l'attaque [Trumble et al., 1993], taux de croissance naturellement élevé, augmentation du tallage ou du branchage liée à la levée de dormance des méristèmes apicaux, réserves pré-existantes de carbone dans les racines ou dans les organes de stockage qui peuvent être allouées à la croissance ou à la reproduction [Mabry and Wayne, 1997, Trumble et al., 1993], capacité à court-circuiter la mise en réserve pour redistribuer les ressources disponibles [Paul and Foyer, 2001, Poveda et al., 2010, Thomson et al., 2003, Trumble et al., 1993]...L'étude que nous avons menée ici ne met en évidence qu'une compensation apparente et pas forcément une compensation directe. Nous avons déjà pu écarter l'hypothèse du nombre de tiges secondaires plus importants mais il serait pertinent d'approfondir cette étude grâce à un suivi de photosynthèse, de respiration et d'allocation de matière afin de mettre en lumière le processus explicatif de la compensation directe chez la tomate.

En dernier lieu, nous avons voulu étudier les conditions nécessaires à la compensation à l'aide d'une représentation détaillée de la plante et de ses interactions avec un ravageur, via une plateforme de simulations. Nous avons développés un algorithme informatique

sur la plateforme GroImp permettant la simulation de quatre stratégies de défenses de plantes différentes : sans défense, résistante, tolérante ou résistante et tolérante. Nous avons concentré nos efforts sur le couple tomate et *T. absoluta*. Ce modèle basé sur un assemblage de modules (feuille, foliole, tige, fruits, population d'herbivores), a permis d'effectuer des simulations répondant à différentes problématiques. Nous avons pu comparer les différentes stratégies démontrant que le modèle alliant compensation et résistance en condition d'herbivorie continue est le plus efficace en terme de survie de la plante. Ce résultat s'inscrit dans les travaux menées par Nunez-Farfan et al. [2007] sur le fait que la tolérance et la résistance ne soient pas des stratégies de défenses redondantes mais bien complémentaires. L'association de ces deux traits amènent donc à reconsidérer la co-évolution des plantes et des insectes (ralentissement à cause de la tolérance) et ouvre sur de nouvelles problématiques [Nunez-Farfan et al., 2007].

Grâce à ces modèles, nous avons aussi étudié l'impact de la position et de la date de l'infestation de *T. absoluta* sur la dynamique végétale. Contrairement aux modèles proposés par Hanan et al. [2002] (qui se concentrent principalement sur le mouvement des insectes sur la plante), nous avons concentré nos efforts sur la réactions de la plante (tolérance et résistance) en plus celles des insectes (consommation, mortalité, reproduction). Nous avons aussi retrouvé l'idée mise en avant dans la modélisation mathématique à savoir que compensation directe ne signifie pas compensation apparente, tout en ajoutant un aspect visualisation en trois dimensions. Néanmoins, ces modèles ont aussi pu mettre en avant un aspect peu étudié dans les modèles mathématiques : les insectes finissent en effet par totalement détruire les plantes. Cet état correspond à une réalité biologique mise en avant pas des études sur *T. absoluta* [Lacordaire, 2011, Picanço and Guedes, 2012]. Ce résultat trouve écho dans le débat présenté dans le chapitre 4 sur l'impact à long terme de l'herbivorie sur les systèmes végétaux [Belsky et al., 1993].

Cependant et comme expliqué dans la section 6.4 du chapitre 6, ces modèles, tout comme la plupart des FSPMs, nécessitent un nombre conséquent de paramètres qui sont, pour cette thèse, issus de la littérature, de l'expérience menée dans le chapitre 5 ou encore estimé depuis des dires d'experts. La prochaine étape de ce travail semble donc être la validation de ces paramètres (voire de certaines hypothèses comme celle de l'origine de la compensation par exemple) par des expérimentations appropriées.

Cette thèse et ses trois approches de la compensation dans les interactions plantes-insectes constitue donc un premier pas dans une vision plus agronomique et centrée sur la plante et son ravageur de ces processus. Elle ouvre de nombreuses possibilités que nous avons brièvement évoqués dans cette dernière partie. Le monde des interactions

plantes-insectes reste un domaine extrêmement riche dont l'étude est particulièrement complexe et où nous espérons avoir apporté une petite pierre.

Annexe A

Article de proceedings PMA

2012 IEEE 4th International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications

Modelling Plant Compensatory Effects in Plant-Insects Dynamics

Audrey Lebon, Yves Dumont
*Umr AMAP
 CIRAD
 Montpellier, France
 audrey.lebon@cirad.fr,
 yves.dumont@cirad.fr*

Frédéric Grogard
*BIOCORE
 INRIA
 Sophia-Antipolis, France
 frederic.grogard@inria.fr*

Ludovic Mailleret
*INRA - CNRS - UNS - UMR ISA - TEAPEA
 F-06903 Sophia Antipolis
 INRIA - BIOCORE
 F-06902 - Sophia Antipolis
 ludovic.mailleret@sophia.inra.fr*

Abstract—Modelling plant-pest interactions is not an obvious task since the involved processes are numerous and complex. We propose a minimal model based on trophic relations and the concept of plant compensation capacity. We only consider three main components in our system: the plant foliar biomass, the compensation capacity, and the pest population. We prove that there exist two threshold parameters, \mathcal{N}_1 and \mathcal{N}_2 , and show that the system admits different equilibria, which are locally asymptotically stable or unstable, depending on the value of the previous threshold parameters. Finally, we summarize our theoretical results in a bifurcation diagram that allows to discuss possible control strategies to lower the impacts of the pest or even to obtain a better biomass yield.

Keywords-Mathematical modelling; crop protection; plant-insect interactions; plant compensation; bifurcation diagram

I. INTRODUCTION

Biological control, i.e. the use of living organisms to control pest invasions, is booming in crop protection. If the part of biological control in the global crop protection market was minimal in 2000 (0.2%), the development of biopesticides and the discovery of new biological control agents has increased the percentage to 2.5%. Biological control programs mainly concern aphids, thrips, lepidopteran and dipteran leaf-chewing or miner caterpillars, mites and scales in almost all agrosystems (forests, greenhouses, fields) [1]. Even if they are currently more and more used, their successes in pest control are mixed and debated in the scientific community. For instance, the establishment frequency of control agents is estimated to be 34%-50% and the total successes for controlling the target population are around 3% and 11% for partial controls [2]. In addition, non target effects are a common problem of biological control programs. The damage caused ecologically but also economically can be very important [2]. A well known example is *Harmonia axyridis* (Pallas), an asian ladybird which proliferates in France but also in North and South America. Initially, this ladybird has been used to control aphids and psyllids and was really efficient. But among other problems, its important proliferation disrupted ecosystems equilibria and led to the extinction of other ladybird species [3], [4], [5].

The relationships between insect populations and plants are complex and their dynamics difficult to predict. They are ruled by a lot of different phenomena such as physiological processes, allelopathic relations, defense mechanisms, trophic relations, etc... Mathematical modelling is a useful tool to understand the dynamics of these biological systems. Models can also agregate knowledge and as such provide a synthetic view on plant-insects interactions.

Most of the time, biological control models only take into account the pest population and its natural enemies (see [6] and references therein) and do not integrate the plant compartment, considering somehow that the crop and the insect populations are not in interaction. In practice, this assumption does not always hold. If the main objective of biological control is to maintain the crop yield above a critical economic threshold, it seems clear that crop growth has to be taken into account in the biological control modelling.

Actually, there exist different plant modelling approaches. Empirical models [7] are the simplest ones. They are directly linked to experimental data and give no biological explanation on the considered phenomena. Process Based Models, in short PBM, developed since the seventies, intend to describe the essential physiological processes in plant growth [8], [9], [10], [11]. Finally, more recent models integrate plant functioning and structure or architecture. These new models are called Functional Structural Plant Models, shortly FSPM [12], [13].

Integrating a plant compartment in a pest-natural enemy model entails integrating interactions between plants and insects. This is not an easy task. Indeed, these interactions merge trophic relations, toxins/viruses/phytoplasma injections, resistance and tolerance [14], [15], chemical and mechanistic defenses [16]. Surprisingly, the scientific litterature remains scarce in concrete papers about these interactions and their modelling [17].

Our aim is to model some plant-pest interactions. We built an explanatory model which we were able to study mathematically. We decided not to consider indirect pest or plant effects like toxines, viruses or chemical defenses and to concentrate on the trophic relations and the plant

compensation capacity.

Plant compensation is the process by which plants respond positively to recover from the effects of pest injury on plant growth [18]. It is a common phenomenon, which has been repeatedly reported in various plant taxa during the last thirty years. For instance, the Butterprint (*Abutilon theophrasti* Medik) preserves its growth and reproduction, when, at most, 75% of defoliation occur (see [19] and references therein); wild radish plants (*Raphanus raphanistrum* Linn) behaves similarly with only a defoliation up to 25 % [14]. Depending on the authors, plant compensation is assessed through the variation in plant biomass or plant fitness between an undamaged and a damaged plant [20]. If the fitness or biomass of a damaged plant is higher, lower or equal to the fitness or biomass of an undamaged plant, it is termed over- under- or plain compensation respectively. However the "overcompensation" phenomenon is still the matter of a debate [14], [21].

A lot of processes have been proposed to explain compensation [21], [19] :

- carbon reallocation.
- up-regulation of the primary metabolism (increased photosynthesis rate, increased growth rate, increased fruit set percentage)
- release of buds and meristems dormancy (increased branching)

The compensation capacity is first explained through the carbohydrate source-sink dynamics. Mature photosynthesis leaves and stored reserves are sources. All other parts of the plants and the storage compartment can be considered as sinks, while new leaves, flowers and fruits are particular strong sinks. Sink strength can regulate the photosynthesis of leaves. If there exists a competition (several sinks) for one given source, the strongest sinks will receive a greater part of resources [22], [23]. A pest attack should decrease the total carbon assimilation because source leaves are removed. This consequently increases carbon demand on the remaining source leaves, and potentially triggers an increase of the photosynthesis an increase of the photosynthesis rate, a faster carbon fixation and translocation than in undamaged plants [19]. The plant can thus compensate the pest attack. This photosynthesis increase has been experimentally described using non destructive and non invasive chlorophyll fluorescence measurements [19].

The compensation mechanisms can also simply be triggered by a pest elicited increase of the primary metabolism [21] : the presence and action of the pest is detected by chemical receptors that lead to the activation of the compensation mechanisms. This hypothesis is supported by the study of pest larvae regurgitants like, for instance, the Guatemalan potato moth (*Tecia solanivora* (Povolny)) [21].

The timing of pest attacks also seems to have its importance on the intensity of the compensation response. Indeed, a pre-flowering attack on lebanese cucumber (*Cucumis*

sativus, Linn) has a positive effect on vegetative biomass and fruit production whereas during flowering, the damaged plants can only compensate in terms of vegetative biomass and not in fruit production [19].

Compensation capacity can be considered as an evolution of plants which were not able to compensate but grew with high level of herbivory [24], [19]. In pest-free conditions, the plants that cannot compensate have a better growth and dominate the environment. However, if a pest attack occurs, they will be more affected than the compensating ones [24], [19]. It means that in a growth environment with a constantly high pest pressure, the compensating plants will be favoured.

Our paper is organized as follows. In Section II, we introduce the model. Our approach tries to be as general as possible and the model is studied without concentrating on a particular biological situation. In section III, we discuss the different theoretical results and the possible control strategies. The paper ends with a brief conclusion.

II. MODEL DESCRIPTION

Our model consists of three coupled ordinary differential equations, taking into account the plant foliar biomass, B , a variable related to the plant compensation, V , and the pest population, R .

Our model is built around the following hypotheses :

- For the plant compartment :
 - non-restricting growth conditions, which imply no abiotic stresses and, no competition for resources,
 - crop representation is reduced to its foliar biomass, simplifying hypothesis whose validity depends on the considered pest,
 - no chemical or mechanistic defenses but compensation capacity in order to simplify the plant-insect interactions
 - all fixed carbon is used for vegetative growth and compensation capacity
- For the pest compartment :
 - one undifferentiated population,
 - impact on plant's growth rate and on the foliar biomass (leaf-chewing or leaf-miner caterpillars),
 - no cannibalism,
 - the insect birth rate depends on the plant biomass.

The plant net growth results from three main processes: gross primary growth, compensation capacity and maintenance process. We denote by r_B the biomass growth rate and V the variable representing the plant compensation capacity. Initially, V is neutral, i.e. equal to 1 : the plant grows according to its biomass gross growth rate discounted by the maintenance δB^2 , which is modelled as an accelerating (convex) function of biomass. However, the compensation capacity can increase according to $\beta(R)$ which is the plant compensation response to a pest invasion, varying among

the plant species. We assume that the plant compensation capacity is proportional to the pest population, i.e. $\beta(R) = \beta R$ with $\beta \geq 0$. This assumption is the boundary case of a concave, increasing and monotonic function that could be chosen for $\beta(R)$. When a pest attack occurs, the compensation capacity increases and so does the plant gross primary growth. When the pest disappears, the compensation capacity V goes back to its initial level according to a restoring force a . However, in the literature, even if the compensation response is clearly linked to the level of pest attack, there is no consensus on the real impact of pest density on the plant response. For instance, in the case of the Guatemalan potato moth (*Tecia solanivora*), below 10% of damage, the potato yield increases, otherwise the benefit of the pest attack decreases [21]. In contrary, for lebanese cucumber, 40% or, even, 80% of damage caused by brown garden snails (*Helix aspersa* Miller), have an equivalent (positive) effect on the compensation capacity [19].

We consider that the population dynamics are determined by two main parameters: α and μ , that represent, respectively, the pest net growth rate per unit of consumed biomass and, the pest mortality rate. Finally, we assume that the pest population impacts plant growth at different levels: the gross growth rate r_B becomes $\frac{r_B}{\gamma R + 1}$, i.e. the gross growth rate decreases with the pest attack intensity. Moreover an additional term is considered to take into account the pest biomass consumption through a mass action principle, i.e. $-\phi BR$, where ϕ is the specific biomass consumption rate.

Altogether, we obtain the following system :

$$\begin{cases} \dot{B} = \frac{r_B B V}{\gamma R + 1} - \delta B^2 - \phi B R, \\ \dot{V} = a(1 - V) + \beta R, \\ \dot{R} = \alpha B R - \mu R. \end{cases} \quad (1)$$

with the following positive initial conditions :

$$\begin{cases} B(0) = B_0, \\ V(0) = 1, \\ R(0) = R_0. \end{cases} \quad (2)$$

If there is no pest attack, the crop biomass grows normally according to its biomass growth rate. In that case, we assume, for the sake of simplicity, that the plant biomass follows a logistic growth. When an attack occurs, there are different possibilities according to the compensation capacity (extinction of the pest population or coexistence of the two compartments).

In the case where plants cannot compensate pest attacks, i.e. $\beta = 0$, we can assume V is always equal to 1, its neutral value and the system reduces to:

$$\begin{cases} \dot{B} = \frac{r_B B}{\gamma R + 1} - \delta B^2 - \phi B R, \\ \dot{R} = \alpha B R - \mu R. \end{cases} \quad (3)$$

III. DYNAMICS OF THE MODEL

The solution of system (1) is well-defined and stays in the non-negative orthant \mathbb{R}_+^3 so that system (1) is biologically well-posed.

A. Existence of equilibria

Looking for the equilibria in system (1) is equivalent to solve the following system:

$$\begin{cases} 0 = B^* \left(\frac{r_B V^*}{\gamma R^* + 1} - \delta B^* - \phi R^* \right), \\ 0 = a(1 - V^*) + \beta R^*, \\ 0 = R^* (\alpha B^* - \mu). \end{cases} \quad (4)$$

We identify two trivial pest-free equilibria: $(0, 1, 0)$ and $(\frac{r_B}{\delta}, 1, 0)$. Assuming $R^* > 0$ leads to:

$$V^* = 1 + \frac{\beta R^*}{a},$$

and

$$B^* = \frac{\mu}{\alpha},$$

which introduced into equation (4)₁ give :

$$-\phi \gamma (R^*)^2 + \left(\frac{r_B \beta}{a} - \phi - \delta B^* \gamma \right) R^* + r_B - \delta B^* = 0. \quad (5)$$

Let us consider the following threshold parameters

$$\begin{aligned} \mathcal{N}_1 &= \frac{\beta r_B}{a(\phi + \gamma r_B)}, \\ \mathcal{N}_2 &= \frac{\mu \delta}{r_B \alpha}. \end{aligned}$$

\mathcal{N}_1 represents the net plant response to the pest attack, as determined from the increase in gross growth rate linked to plant compensation and the co-occurrent direct decrease due to plant consumption by the pest; and $\frac{1}{\mathcal{N}_2}$ is the reproductive number of the pest at biomass equilibrium.

Re-writting (5) with the threshold parameters :

$$bR^{*2} + cR^* + d = 0. \quad (6)$$

with :

$$\begin{aligned} b &= \phi \gamma, \\ c &= (\phi + \gamma r_B)(1 - \mathcal{N}_1) + \gamma r_B (\mathcal{N}_2 - 1), \\ d &= r_B (\mathcal{N}_2 - 1). \end{aligned}$$

The two solutions of (6) are given by

$$\begin{cases} R_1^* &= \frac{-c - \sqrt{\Delta}}{2b} \\ R_2^* &= \frac{-c + \sqrt{\Delta}}{2b} \end{cases}$$

with $\Delta = c^2 - 4bd$ and $R_2^* \geq R_1^*$ if both roots are real (we write $R_{1,2}^*$ if they are identical). Since $R_1^* R_2^* = \frac{d}{b}$ and since $b > 0$, both roots are real and of opposite sign if and only if $d < 0$, that is if $\mathcal{N}_2 < 1$; in that case $R_2^* > 0$ and $R_1^* < 0$. Now, if $d > 0$, both roots are either real and of the same sign or complex conjugate; they then only exist in

our domain of definition if they are both real and positive. This is achieved if their sum $R_1^* + R_2^* = -\frac{c}{b} > 0$ (that is if $c < 0$) and $\Delta > 0$. The latter writes $c^2 > 4bd$ which, since $c < 0$ becomes $-c > 2\sqrt{bd}$. We conclude that (6) presents two positive roots if and only if $\mathcal{N}_2 > 1$ and

$$\mathcal{N}_1 > 1 + f(\mathcal{N}_2)$$

with $f(\mathcal{N}_2) = \frac{2\sqrt{\gamma\phi r_B(\mathcal{N}_2 - 1) + \gamma r_B(\mathcal{N}_2 - 1)}}{\phi + \gamma r_B}$, the $c < 0$ condition being also encompassed in the latter one. In all other cases, it has no positive root.

The results are summarized in Table I on page 5. Note that case (iv) to (vi) (Table I) are only realised for precise values of the parameters, so that they will not be encountered in nature. Yet they define curves in the $(\mathcal{N}_1, \mathcal{N}_2)$ plane at which bifurcations occur: these curves separates the $(\mathcal{N}_1, \mathcal{N}_2)$ plane into regions in which the model has different qualitative behaviors corresponding to cases (i) to (iii).

Remark 1. When $\mathcal{N}_2 > 1$, $B^* = \frac{\mu}{\alpha} > \frac{r_B}{\delta}$, i.e. in case (iii), the final plant-pest co-existence biomass is higher than the pest-free biomass. The positive equilibria in section (iii) are overcompensation cases. On the contrary, the positive biomass equilibrium in case (i) is lower than the pest-free biomass and thus, is an under-compensation case.

B. Local asymptotic stability/instability of the equilibria

Following [25], the local asymptotic stability or instability of each equilibrium is studied by computing the eigenvalues of the Jacobian Matrix $\mathcal{J}(X)$ related to system (1), that is $\mathcal{J}(X) =$

$$\begin{pmatrix} \frac{r_B V}{\gamma R + 1} - 2\delta B - \phi R & \frac{r_B B}{\gamma R + 1} & \frac{-\gamma r_B B V}{(\gamma R + 1)^2} - \phi B \\ 0 & -a & \beta \\ \alpha R & 0 & \alpha B - \mu \end{pmatrix}.$$

- When $X^* = (0, 1, 0)$, we have

$$\mathcal{J}(X^*) = \begin{pmatrix} r_B & 0 & 0 \\ 0 & -a & \beta \\ 0 & 0 & -\mu \end{pmatrix},$$

which implies that the equilibrium is always unstable, because it has one positive eigenvalue, r_B . $(0, 1, 0)$ is a saddle point.

- When $X^* = (\frac{r_B}{\delta}, 1, 0)$, we have

$$\mathcal{J}(X^*) = \begin{pmatrix} -r_B & \frac{r_B^2}{\delta} & -\frac{\gamma r_B^2}{\delta} - \frac{\phi r_B}{\delta} \\ 0 & -a & \beta \\ 0 & 0 & \frac{\alpha r_B}{\delta} - \mu \end{pmatrix},$$

which implies that the equilibrium is locally asymptotically stable if $\mathcal{N}_2 > 1$. If $\mathcal{N}_2 < 1$, the equilibrium is unstable: it is a saddle point.

- When $X^* = (B^*, V^*, R^*)$, with $R^* = R_1^*$ or R_2^* or $R_{1,2}^*$, we use the previous computations :

$$\begin{cases} B^* = \frac{\mu}{\alpha}, \\ 0 = B^* \left(\frac{r_B V^*}{\gamma R^* + 1} - \delta B^{*2} - \phi R^* \right). \end{cases}$$

With this second equation, we can write :

$$-\phi R^* = \delta B^* - \frac{r_B V^*}{\gamma R^* + 1}, \quad (7)$$

$$r_B V^* B^* = (\phi B^* R^* + \delta B^{*2})(\gamma R^* + 1).$$

Putting (7)₁ into $\mathcal{J}_{11}(X^*)$ and (7)₂ into $\mathcal{J}_{13}(X^*)$, we have the following useful relations between B^*, V^*, R^* ,

$$\begin{cases} B^* = \frac{\mu}{\alpha}, \\ \frac{r_B V^*}{\gamma R^* + 1} - 2\delta B^* - \phi R^* = -\delta B^*, \\ \frac{-\gamma r_B B^* V^*}{(\gamma R^* + 1)^2} - \phi B^* = \frac{-\gamma(\phi B^* R^* + \delta B^{*2})}{(\gamma R^* + 1)} - \phi B^*, \end{cases}$$

which imply the following simplifications in the Jacobian Matrix, that in $\mathcal{J}(X^*)$:

$$\begin{pmatrix} -\delta B^* & \frac{r_B B^*}{\gamma R^* + 1} & \frac{-\gamma(\phi B^* R^* + \delta B^{*2})}{(\gamma R^* + 1)} - \phi B^* \\ 0 & -a & \beta \\ \alpha R^* & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

We then calculate the characteristic polynomial :

$$P(\lambda) = \det(\mathcal{J}(X^*) - \lambda Id)$$

$$= \begin{vmatrix} -\delta B^* - \lambda & \frac{r_B B^*}{\gamma R^* + 1} & \frac{-\gamma(\phi B^* R^* + \delta B^{*2})}{(\gamma R^* + 1)} - \phi B^* \\ 0 & -a - \lambda & \beta \\ \alpha R^* & 0 & -\lambda \end{vmatrix}.$$

Expanding $P(\lambda)$ gives:

$$\begin{aligned} P(\lambda) = & -\delta a B^* \lambda - \delta B^* \lambda^2 - a \lambda^2 - \lambda^3 \\ & + \frac{\alpha r_B B^* \beta R^*}{\gamma R^* + 1} - \frac{\alpha R^{*2} \gamma a \phi B^*}{\gamma R^* + 1} \\ & - \frac{\alpha R^* \delta a B^{*2}}{\gamma R^* + 1} - \alpha R^* \phi a B^* - \frac{\alpha R^{*2} \gamma \phi B^* \lambda}{\gamma R^* + 1} \\ & - \frac{\alpha R^* \delta \gamma B^{*2} \lambda}{\gamma R^* + 1} - \alpha R^* \phi B^* \lambda. \end{aligned}$$

Then, rearranging the terms, the characteristic polynomial becomes $P(\lambda)$:

$$\begin{aligned} = & -\lambda^3 - \lambda^2 (-\delta B^* - a) \\ & - \lambda \left(-\delta a B^* - \frac{\alpha R^{*2} \gamma \phi B^*}{\gamma R^* + 1} - \frac{\alpha R^* \delta \gamma B^{*2}}{\gamma R^* + 1} - \alpha R^* B^* \phi \right) \\ & + \frac{\alpha r_B B^* \beta R^*}{\gamma R^* + 1} - \frac{\alpha R^{*2} \gamma a \phi B^*}{\gamma R^* + 1} - \frac{\alpha R^* \delta a \gamma B^{*2}}{\gamma R^* + 1} \\ & - \alpha R^* \phi a B^*. \end{aligned}$$

To show the local asymptotic stability of a positive equilibrium (B^*, V^*, R^*) , we need to show that all roots of $P(\lambda)$ have negative real part. To prove it, we use the Routh-Hurwitz criterion [26]. After some tedious but straightforward computations, we deduce that (B^*, V^*, R^*) is locally asymptotically stable if $R^* > \frac{-c}{2b}$, i.e. $R^* > \frac{-(\phi + \gamma r_B)(1 - \mathcal{N}_1) + \gamma r_B(\mathcal{N}_2 - 1)}{2\phi\gamma}$ which is always the case for (B^*, V_2^*, R_2^*) and never for (B^*, V_1^*, R_1^*) .

Table I
TABLE OF THE DIFFERENT CASES FOR THE POSITIVE EQUILIBRIA

Cases	\mathcal{N}_1 conditions	\mathcal{N}_2 conditions	Equilibria
i	$\mathcal{N}_1 \geq 0$	$0 \leq \mathcal{N}_2 < 1$	one positive equilibrium (B^*, V_2^*, R_2^*)
ii	$0 < \mathcal{N}_1 < 1 + f(\mathcal{N}_2)$	$\mathcal{N}_2 > 1$	no positive equilibrium
iii	$\mathcal{N}_1 > 1 + f(\mathcal{N}_2)$	$\mathcal{N}_2 > 1$	two positive equilibria (B^*, V_1^*, R_1^*), (B^*, V_2^*, R_2^*)
iv	$0 < \mathcal{N}_1 \leq 1$	$\mathcal{N}_2 = 1$	no positive equilibrium
v	$\mathcal{N}_1 > 1$	$\mathcal{N}_2 = 1$	one positive equilibrium (B^*, V_2^*, R_2^*)
vi	$\mathcal{N}_1 = 1 + f(\mathcal{N}_2)$	$\mathcal{N}_2 > 1$	one positive equilibrium ($B^*, V^*, R_{1,2}^*$)

We summarize the previous results in the following theorem

Theorem 1.

- The equilibria $(0, 1, 0)$ and (B^*, V_1^*, R_1^*) (when it exists) are always unstable.
- $(\frac{r_B}{\delta}, 1, 0)$ is locally asymptotically stable if $\mathcal{N}_2 > 1$ and unstable if $\mathcal{N}_2 < 1$.
- (B^*, V_2^*, R_2^*) (when it exists) is always locally asymptotically stable.

Remark 2. The cases (iv), (v) and (vi) lead to non-hyperbolic equilibria.

We summarize the previous results in Fig. 1.

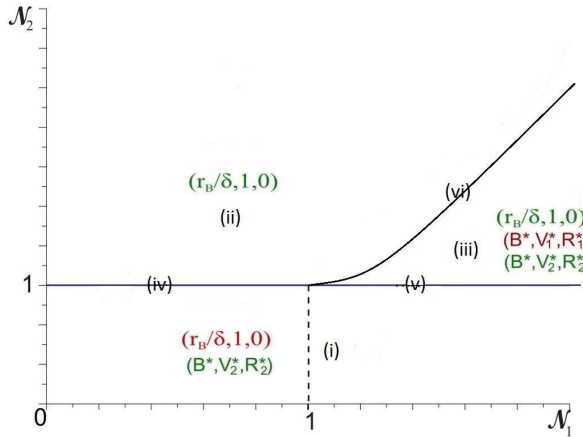


Figure 1. Bifurcation diagram summarizing different situations. The green equilibria are stable and the red ones are unstable. $(0, 1, 0)$ is not illustrated since it always unstable. The numbers correspond to the different cases of Table I.

Fig. 1 shows the different equilibria of system (1) and their stability but not its backward bifurcation when $\mathcal{N}_1 > 1$. A backward bifurcation is a particular transcritical bifurcation : one of the three biologically feasible branches of the transcritical bifurcation in the neighborhood of $\frac{1}{\mathcal{N}_2} = 1$ is locally stable, here (B^*, V_2^*, R_2^*) . Because the remaining

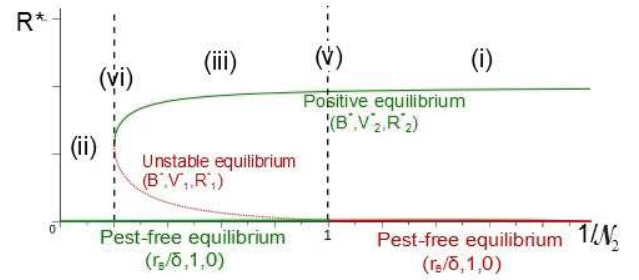


Figure 2. Backward bifurcation of system 1. The green equilibria are stable and the red one is unstable. The numbers correspond to the different cases of Table I.

two biologically feasible branches (corresponding to non-negative population states, $(\frac{r_B}{\delta}, 1, 0)$ and (B^*, V_1^*, R_1^*)) are locally unstable, variations in the basic reproductive ratio lead to discontinuous changes in the asymptotic dynamics of the system [27]. Such a bifurcation thus modifies what is generally expected, which is: when the reproductive number, $\frac{1}{\mathcal{N}_2}$, is lower than 1, the pest population goes extinct while it can otherwise persist. In the case of a backward bifurcation (Fig. 2), in the same situation, small invasions still cannot succeed (the pest-free equilibrium exists), but there exists a positive equilibrium where pests are present. For a given initial foliar biomass, the system will converge to the pest-free equilibrium or the positive one depending on the initial pest invasion.

IV. DISCUSSION

A. Model dynamics

The bifurcation diagram (Fig. 1) summarizes many important informations regarding system (1) dynamics. It merges different equilibria situations, numbered from (i) to (vi).

In situation (i) the compensation capacity allows the maintenance of the pest population, R_2^* , with a biomass B^* lower than the pest free biomass. Thus, system (1)

converges to the positive equilibrium (B^*, V_2^*, R_2^*) . Situation (i) may represent cases of no-compensation and under-compensation.

In situation (ii), contrarily to situation (i), the compensation capacity, V , does not allow the maintenance of the pest population, and the plant will reach its normal amount of biomass. System (1) will converge to equilibrium $(\frac{r_B}{\delta}, 1, 0)$.

Situation (iii) is particular. Indeed, depending on the initial pest population, the plant compensatory response, which is proportional to the pest population, i.e. $\beta(R) = \beta R$, drives system (1) to one of the LAS equilibria, $(\frac{r_B}{\delta}, 1, 0)$ or (B^*, V_2^*, R_2^*) . With (B, V) initially at $(\frac{r_B}{\delta}, 1)$, if the initial pest population is small, the compensatory response is weak, so that the biomass only slowly increases from $\frac{r_B}{\delta}$, while R quickly goes back to zero because $\frac{\alpha r_B}{\delta} - \mu < 0$, annihilating the compensation effect; hence B settles to $\frac{r_B}{\delta}$ again. In this situation, the plant compensation thus acts as a mechanism generating an Allee effect in the pest population. In the second case, when the pest population is sufficiently large, the biomass reaches its equilibrium before the pest disappears. This positive equilibrium shows a final biomass higher than in the other case, and thus can be characterised as an overcompensation one, as said in Remark 1.

Cases (iv), (v) and (vi) determine the borderlines between the previous generic cases, where bifurcations take place; their types can easily be identified on Fig. 1. When transition from region (i) to region (iii) through curve (iv) takes place, there is an exchange of stability between $(\frac{r_B}{\delta}, 1, 0)$ and (B^*, V_1^*, R_1^*) which collide; this corresponds to a transcritical bifurcation. Similarly, on curve (v), a transcritical (backward) bifurcation takes place between $(\frac{r_B}{\delta}, 1, 0)$ and (B^*, V_2^*, R_2^*) . Finally curve (vi) corresponds to a saddle node bifurcation: unstable (B^*, V_1^*, R_1^*) and stable (B^*, V_2^*, R_2^*) collide and disappear: they become complex. The case where $\beta = 0$ is represented when $\mathcal{N}_1 = 0$ with the same equilibria and stability as in cases (i) and (ii).

B. How to choose the best control strategy ?

The bifurcation diagram (Fig. 1) gives also some potential control of system (1). Indeed, the most interesting equilibrium is the overcompensation one, i.e. the positive equilibrium (B^*, V_2^*, R_2^*) in case (iii). It is thus desirable that model (1) reaches this equilibrium. The bifurcation diagram shows also that switching from one equilibrium to another is possible through the threshold parameters \mathcal{N}_1 and \mathcal{N}_2 .

To switch from case (i) to case (iii), the system has to be in the area where $\mathcal{N}_1 > 1$, and the control should impose an increase of $\mathcal{N}_2 = \frac{\mu \delta}{\alpha r_B}$ (Fig. 3). To do that, there are three different possibilities : increase the pest mortality rate, μ , decrease the pest net growth rate, α or increase $\frac{\delta}{r_B}$. However, increasing $\frac{\delta}{r_B}$ is of no interest since it would bring the parameters from region (i) to (iii) without changing the final plant-pest co-existence biomass $B^* = \frac{\mu}{\alpha}$ which

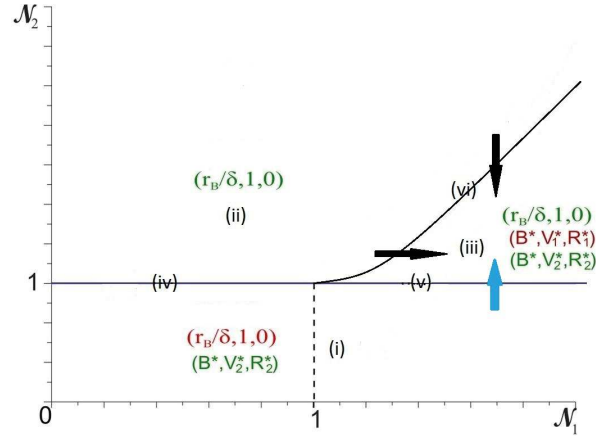


Figure 3. Bifurcation diagram with the different possible controls. The blue arrow shows the switching from case i to case (iii) and the dark ones the switching from case (ii) to case (iii). The numbers and the equilibria are the same than in Fig.1

does not depend on $\frac{\delta}{r_B}$; even worst: this could bring the solution to $(\frac{r_B}{\delta}, 1, 0)$ with a pest-free biomass level $\frac{r_B}{\delta}$ smaller than the plant-pest co-existence biomass, $B^* = \frac{\mu}{\alpha}$, originally achieved in region (i). On the contrary, changing μ or α can increase the plant-pest co-existence biomass level at equilibrium and this can be done with pest control means: *Bacillus thuringiensis* as a poison [28], moulting hormone, eggs poison, etc... . As explained in the previous subsection, the initial pest invasion must nevertheless be high enough to switch to the positive equilibrium of case (iii) and not $(\frac{r_B}{\delta}, 1, 0)$. However, even if the solution eventually converges to $(\frac{r_B}{\delta}, 1, 0)$ this would still yield a larger pest-free biomass level than the original plant-pest co-existence level, $B^* = \frac{\mu}{\alpha}$, achieved by equilibrium (B^*, V_2^*, R_2^*) in region (i).

If the system is in the area where $\mathcal{N}_1 < 1$, the only possible improvement is to switch from case (i) to case (ii) by increasing \mathcal{N}_2 . This control should be done if $B^* \ll \frac{r_B}{\delta}$ to have a worthy final biomass difference. This is in fact the only action that can be taken when the system does not have any compensation capacity, i.e. $\mathcal{N}_1 = 0$. By manipulating the pest parameters, i.e. μ and/or α , we can force pest exclusion and guarantee the biomass to converge to its pest-free level.

The case of switching from case (ii) to case (iii) is particular. When the initial pest population is low, situations (ii) and (iii) are similar: the system may converge to the same equilibrium, $(\frac{r_B}{\delta}, 1, 0)$, at least locally. However, in the case of an important initial pest infestation, a control can be proposed. There are indeed, two different possibilities (Fig. 3). If the system is in the area where $\mathcal{N}_1 < 1$, switching from case (ii) to case (iii) means increasing \mathcal{N}_1 . This is possible by increasing β or decreasing a , i.e. selecting a plant with a more important and efficient compensation capacity, or by reducing the pest impact on the plant by decreasing ϕ

or γ , i.e. changing the plant attraction to pest or the pest metabolism. However, decreasing ϕ or γ changes the curve (vi) and thus modifies section (iii). It means that decreasing these parameters would possibly not bring system (1) to the overcompensation equilibrium, (B^*, V_2^*, R_2^*) , and even not in section (iii).

If the system is in the area where $\mathcal{N}_1 > 1$, it is possible to switch from case (ii) to case (iii) by decreasing \mathcal{N}_2 . This is equivalent to increasing the pest net growth rate, α , and/or to decreasing the pest mortality rate, μ . This latter result seems to be counterintuitive but is in accordance with the assumptions made on plant compensation: "pest favors plant growth". Indeed, by decreasing μ or increasing α , the pest population grows and with it, the plant compensatory response which allows the pest installation with a higher biomass than previously. That way, overcompensation helps to increase the final biomass.

V. CONCLUSION

This study focused on trophic relations which are basic interactions between a plant and an insect population. As a first step in plant tolerance modelling, we introduced a compensation capacity to handle pest attack. Despite a relative simplicity, our model is able to provide different results that seem interesting for a plant-insect system and its control. In particular, our study highlights two threshold parameters, \mathcal{N}_1 and \mathcal{N}_2 , that aggregate all model parameters related to the biomass and the pest population respectively. Moreover, they characterize the dynamics of the system and give simple indications on the plant or insect parameters that may be modified to choose appropriate and efficient control strategies. In this case, mathematical modelling can really interact with the experiments. For instance, it can highlight emerging properties, ask new questions that could be useful to build future experiments and, help to design control strategies.

REFERENCES

- [1] J. C. Van Lenteren, "The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake," *BioControl*, vol. 57, pp. 1–20, 2012.
- [2] S. Louda, R. Pemberton, M. Johnson, and P. Follett, "Nontarget effects: the achilles heel of biological control? retrospective analyses to reduce risk associated with biocontrol introductions," *Annual Review of Entomology*, vol. 48, pp. 365–396, 2003.
- [3] G. W. Angalet, J. M. Tropp, and A. N. Eggert, "Coccinella septempunctata in the united states: Recolonizations and notes on its ecology," *Environmental Entomology*, vol. 8, no. 5, pp. 896–901, 1979.
- [4] D. Greathead, "Benefits and risks of classical biological control," *Cambridge University Press, Plant and Microbial Biotechnology Research*, no. 4, pp. 53–63, 1995.
- [5] A. Wheeler and E. Hoebeke, "Coccinella novemnotata in northeastern north america : historical occurrence and current status (coleoptera : Coccinellidae)," in *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, vol. 97, 1995, pp. 701–716.
- [6] S. Nundloll, "Dos and don'ts in augmentative biological control : insights from mathematical modelling," Ph.D. dissertation, Universit de Nice-Sophia Antipolis, 2010.
- [7] J. H. Thornley and I. R. Johnson, *Plant and Crop Modelling. A mathematical approach to plant and crop physiology*, 1st ed. USA: The Blackburn Press, 1990.
- [8] N. Brisson, B. Mary, D. Ripoche, M. Jeuffroy, F. Ruget, B. Nicoullaud, P. Gate, F. Devienne-Barret, R. Antonioletti, C. Durr, G. Richard, N. Beaudoin, S. Recous, X. Tayot, D. Plenet, P. Cellier, J. Machet, J. Meynard, and R. Delecolle, "Stics: a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. i. theory and parameterization applied to wheat and corn," *Agronomie*, vol. 18, no. 5-6, pp. 311–346, 1998.
- [9] E. Heuvelink, "Evaluation of a dynamic simulation model for tomato crop growth and development," *Annals of Botany*, no. 83, pp. 413–422, 1999.
- [10] L. Marcelis, E. Heuvelink, and J. Goudriaan, "Modelling biomass production and yield of horticultural crops: a review," *Scientia Horticulturae*, vol. 74, no. 12, pp. 83 – 111, 1998.
- [11] J. Vos, L. Marcelis, and J. Evers, *Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production*. Springer, 2007, ch. 1 : Adding a dimension.
- [12] C. Godin and H. Sinoquet, "Functional-structural plant modelling," *New Phytologist*, vol. 166, no. 3, pp. 705–800, 2005.
- [13] J. Vos, J. Evers, G. Buck-Sorlin, B. Andrieu, M. Chelle, and P. de Visser, "Functional-structural plant modelling : a new versatile tool in crop science," *Journal of Experimental Botany*, vol. 61, no. 8, pp. 2101–2115, 2010.
- [14] A. A. Agrawal, "Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism," *Trends in plant science*, vol. 5, no. 7, pp. 309–313, Juillet 2000.
- [15] J. Trumble, D. Kolodny-Hirsh, and I. Ting, "Plant compensatory for arthropod herbivory," *Annual Reviews Entomology*, vol. 38, pp. 93–119, 1993.
- [16] K. Ito and S. Sakai, "Optimal defense strategy against herbivory in plants : Conditions selecting for induced defense, constitutive defense, and no-defense," *Journal of Theoretical Biology*, no. 260, pp. 453–459, 2009.
- [17] I. Grechi, N. Hilgert, B. Sauphanora, R. Senoussid, and F. Lescourreta, "Modelling coupled peach tree aphid population dynamics and their control by winter pruning and nitrogen fertilization," *Ecological modelling*, no. 221, p. 23632373, 2010.
- [18] E. Rubia-Sanchez, Y. Suzuki, K. Miyamoto, and T. Watanabe, "The potential for compensation of the effects of the brown planthopper nilaparvata lugens stal (homoptera: Delphacidae) feeding on rice," *Crop Protection*, vol. 18, no. 1, pp. 39–45, 1999.

- [19] V. Thomson, S. Cunningham, M. Ball, and A. Nicotra, "Compensation for herbivory by *Cucumis sativus* through increased photosynthetic capacity and efficiency," *Oecologia*, vol. 134, pp. 167–175, 2003.
- [20] S. Strauss and A. Agrawal, "The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory," *Trends in ecology evolution*, vol. 14, no. 5, pp. 179–185, 1999.
- [21] K. Poveda, M. Goms Jimnez, and A. Kessler, "The enemy as ally: herbivore-induced increase in crop yield," *Ecological Applications*, vol. 20, no. 7, p. 17871793, 2010.
- [22] M. Dingkuhn, D. Luquet, A. Clment-Vidal, L. Tambour, H. Kim, and Y. Song, *Scale and Complexity in Plant Systems Research: Gene-Plant-Crop Relations*. Springer, 2007, ch. Chapter 13 : Is Plant Growth driven by Sink Regulation ? Implications for crop models, phenotyping approaches and ideotypes.
- [23] P. Kaitaniemie and T. Honkanen, "Simulating source-sink control of carbon and nutrient translocation in a modular plant," *Ecological modelling*, vol. 88, pp. 227–240, 1996.
- [24] J. Jremo and E. Palmqvist, "Plant-compensatory growth : a conquering strategy in plant-herbivore interactions ?" *Evolutionary Ecology*, vol. 15, pp. 91–102, 2001.
- [25] E. Coddington and N. Levinson, *Theory of Ordinary Differential Equations*. New York: McGraw-Hill, 1955.
- [26] F. R. Gantmacher, *Applications of the theory of matrices*. Interscience Publishers, Ltd., 1959.
- [27] T. Reluga, J. Medlock, and A. Perelson, "Backward bifurcations and multiple equilibria in epidemic models with structured immunity," *Journal of Theoretical Biology*, vol. 252, pp. 155–165, 2008.
- [28] V. Sanchis, "From microbial sprays to insect-resistant transgenic plants: history of the biopesticide *Bacillus thuringiensis*. a review," *Agronomy for sustainable development*, vol. 31, no. 1, pp. 217–231, 2011.

Bibliographie

- L.M. Abia, O. Angulo, and J.C. Lopez-Marcos. Age-structured population models and their numerical solution. *Ecological Modelling*, 188 :112–136, 2005.
- L.M. Abia, O. Angulo, J.C. López-Marcos, and M.A. López-Marcos. Numerical integration of a hierarchically size-structured population model with contest competition. *Journal of Computational and Applied Mathematics*, 258 :116 – 134, 2014.
- G. Acquaah. *Principles of plant genetics and breeding*. Blackwell Publishing Ltd, 2007.
- B. Adam, N. Dones, and H. Sinoquet. Vegestar v3.1 a software to compute light interception and photosynthesis by 3d plant mock-ups. In *4th International Workshop on Functional-Structural Plant models*, 2004.
- B.M. Adams, H.T. Banks, J.E. Banks, and J.D. Stark. Population dynamics models in plant–insect herbivore–pesticide interactions. *Mathematical Biosciences*, 196(1) :39 – 64, 2005.
- P.K. Aggarwal, N. Kalra, S. Chander, and H. Pathak. Infocrop : A dynamic simulation model for the assessment of crop yields, losses due to pests, and environmental impact of agro-ecosystems in tropical environments. i-model description. *Agricultural Systems*, 89 :1–25, 2006.
- A. A. Agrawal. Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends in plant science*, 5(7) :309–313, 2000.
- L Allen, M Hannigan, and M Strauss. Mathematical analysis of a model for a plant-herbivore system. *Bulletin of Mathematical Biology*, 55(4) :847–864, 1993.
- L.J.S. Allen, M.J. Strauss, H.G. Thornilsson, and W.N. Lipe. A preliminary mathematical model of the apple twig borer (coleoptera : Bostrichidae) and grapes on the texas high plains. *Ecological Modelling*, 58 :369–382, 1991.
- R. Arditi and L.R. Ginzburg. Coupling in predator-prey dynamics : Ratio-dependance. *J.Theor.Biol.*, 1989.

- G.I. Arimura, C. Kost, and W. Boland. Herbivore-induced, indirect plant defences. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1734 :91–111, 2005.
- M. Ashfaq, T.I. Gill, and A. Ali. Consumption and utilization of various plants by parasitized and unparasitized larvae of cabbage butterfly (*Pieris brassicae* L.). *Pakistan Entomology*, 28(1), 2006.
- E. Atakan, O. Yüksel, and V. Soroker. Current status of the red palm weevil in canary island date palms in adana. *Türkiye Entomoloji Bülteni*, 2(1) :11–22, 2012.
- M.R. Attique, A. Ahmad, A.I. Mohyuddin, and M.M. Ahmad. Oviposition site preference of *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera : Gelechiidae) on cotton and its effects on boll development. *Crop Protection*, 23 :287–292, 2004.
- N. Audsley, H.J. Matthews, N.R. Price, and R.J. Weaver. Allatregulatory peptides in lepidoptera, structures, distribution and functions. *Journal of Insect Physiology*, 54 : 969–980, 2008.
- P. Auger, C. Lett, and J-C. Poggiale. *Modélisation mathématique en écologie*. Dunod, 2010.
- N. Bacaer. *A short history of mathematical population dynamics*. Springer, 2011.
- C. Baey, A. Didier, S. Lemaire, F. Maupas, and P-H. Cournède. Parametrization of five classical plant growth models applied to sugar beet and comparison of their predictive capacities on root yield and total biomass. *Ecological Modelling*, 2014.
- J-F. Barczi, H. Rey, Y. Caraglio, P. De Reffye, D. Barthelemy, Q.X. Dong, and T. Fourcaud. Amapsim : a structural whole-plant simulator based on botanical knowledge and designed to host external functional models. *Annals of Botany*, 101 :1125–1138, 2008.
- M. Bartier. De l'écologie de *Sparganothis pilleriana* Den. et Schiff. (Lepidoptera, Tortricidae) à la protection des plantes. Master's thesis, Institut Supérieur des Sciences Agronomiques, Agroalimentaires, Horticoles et du Paysage, 2012.
- V. Bazile, J.A. Moran, G. Le Moguédec, D.J. Marshall, and L. Gaume. A carnivorous plant fed by its symbiont : a unique multi-faceted nutritional mutualism. *Plos One*, 7(5), 2012.
- A.J. Beattie. *The Evolutionary Ecology of Ant-plant Mutualisms*. Cambridge University Press, 1985.
- J.R. Beddington. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *Journal of animal ecology*, 1975.

- A.J. Belsky. Does herbivory benefit plants? a review of the evidence. *The American Naturalist*, 127(6) :870–892, 1986.
- A.J. Belsky, W.P. Carson, C.L. Jensen, and G.A. Fox. Overcompensation by plants : herbivore optimization or red herring? *Evolutionary Ecology*, 7 :109–121, 1993.
- L. Berezansky, E. Braverman, and L. Idels. Nicholson’s blowflies differential equations revisited : Main results and open problems. *Applied Mathematical Modelling*, 34(6) : 1405 – 1417, 2010.
- Gary C. Bertin, N. Evaluation d’un modèle dynamique de croissance et de développement de la tomate, tomagro pour différents niveaux d’offre et de demande en assimilats. *Agronomie*, (13) :395–405, 1993.
- G. Beslon. Apprivoiser la vie : Modélisation individu-centrée de systèmes biologiques complexes. Habilitation à Diriger la Recherche, 2008.
- N. Bessonov, N. Morozova, and V. Volpert. Modeling of branching patterns in plants. *Bulletin of mathematical biology*, 70 :868–893, 2008.
- C.P.D. Birch. A new generalized logistic sigmoid growth equation compared with the richards growth equation. *Annals of Botany*, 83 :713–723, 1999.
- P. C. Bogorni, R. Adaime da Silva, and G. S. Carvalho. Consumo de mesofilo foliar por tuta absoluta (meyrick, 1971) (lepidoptera : Gelechidae) em três cultivares de lycopersicon esculentum mill. *Ciência Rural*, 33(1) :7–11, 2003.
- R. Bommarco, O. Lundin, H.G. Smith, and M. Rundlöf. Drastic historic shifts in bumblebee community composition in sweden. *Proceedings of the Royal Society B*, 2011.
- A. Bompard. Etude des interactions indirectes entre deux ravageurs des serres de tomates, bemisia tabaci et tuta absoluta, liées à la présence d’un prédateur commun, macrolophus caliginosus. Master’s thesis, AgroParisTech, 2010.
- A. Bompard, C. C. Jaworski, P. Bearez, and N. Desneux. Sharing a predator : can an invasive alien pest affect the predation on a local pest? *Popul. Ecol.*, 55 :433–440, 2013.
- O. Bonato. *Dynamique des populations de l’acarien vert du manioc, Mononychellus progresivus et de l’acarien rouge Oligonychus gossypii au Congo*. PhD thesis, Université de Montpellier, 1993.
- O. Bonato. Utilisation des modèles pour l’étude des relations plante-ravageur en protection des cultures. In S. Savary, editor, *Modélisation en protection des cultures*, pages 157–170. Modélisation en Protection des Cultures : Séminaire International, Montpellier (FRA), 1995.

- A. Bonneu, Y. Dumont, H. Rey, C. Jourdan, and T. Fourcaud. A minimal continuous model for simulating growth and development of plant root systems. *Plant soil*, 353 : 211–227, 2012.
- K.J. Boote, J.W. Jones, J.W. Mishoe, and R.D Berger. Coupling pest to crop growth simulators to predict yield reductions. *Symposium : Estimating Yield Reduction of Major Food Crops of the World*, pages 1581–1587, 1983.
- I. Bos and P. Caligari. *Selection Methods in Plant Breeding*. Springer, 2008.
- B.A.M. Bouman, H. van Keulen, H.H. van Laar, and R. Rabbinge. The 'school of de wit' crop growth simulation models : a pedigree and historical overview. *Agricultural Systems*, 52 :171–198, 1996.
- J.R. Branco, J.A. Ferreira, and P. de Oliveira. Numerical methods for the generalized fisher–kolmogorov–petrovskii–piskunov equation. *Applied Numerical Mathematics*, 57 (1) :89 – 102, 2007.
- V. Brault, M. Uzest, Monsionn B., E. Jacquot, and S. Blanc. Aphids as transport devices for plant viruses. *C.R. Biologies*, 333 :524–538, 2010.
- C.J. Briggs and H.C.J. Godfray. The dynamics of insect-pathogen interactions in stage-structured populations. *The American Naturalist*, 145(6) :855–887, 1995.
- C.J. Briggs and M.F. Hoopes. Stabilizing effects in spatial parasitoid-host and predator-prey models : a review. *Theoretical Population Biology*, 65 :299–315, 2004.
- N Brisson, B Mary, D Ripoche, MH Jeuffroy, F Ruget, B Nicoullaud, P Gate, F Devienne-Barret, R Antonioletti, C Durr, G Richard, N Beaudoin, S Recous, X Tayot, D Plenet, P Cellier, JM Machet, JM Meynard, and R Delecolle. Stics : a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. i. theory and parameterization applied to wheat and corn. *Agronomie*, 18(5-6) :311–346, 1998.
- N. Brisson, M. Launay, B. Mary, and N. Beaudoin. *Conceptual Basis, Formalisations and Parameterization of the STICS Crop Model*. Collection Update sciences & technologies. Editions Quae, 2008.
- C. Brouat and D. McKey. Origin of caulinary ant domatia and timing of their onset in plant ontogeny : evolution of a key trait in horizontally transmitted ant-plant symbioses. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71 :801–819, 2000.
- B.J. Brown and T.F.H. Allen. The importance of scale in evaluating herbivory impacts. *Oikos*, 54(2) :189–194, 1989.

- G. Buck-Sorlin, O. Kniemeyer, and W. Kurth. Barley morphology, genetics and hormonal regulation of internode elongation modelled by a relational growth grammar. *New Phytologist*, 166 :859–867, 2005.
- G. Buck-Sorlin, O. Kniemeyer, and W. Kurth. A grammar-based model of barley including virtual breeding, genetic control and a hormonal metabolic network. In J. Vos, L. F. M. Marcelis, P. H. B. deVisser, P. C. Struik, and J. B. Evers, editors, *Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production*, pages 243–252, 2006.
- G. Buck-Sorlin, P.H.B. de Visser, M. Henke, V. Sarlikioti, G.W.A.M. van der Heijden, L.F.M. Marcelis, and J. Vos. Towards a functional–structural plant model of cut-rose : simulation of light environment, light absorption, photosynthesis and interference with the plant structure. *Annals of Botany*, 108(6) :1121–1134, 2011.
- G.H. Buck-Sorlin, R. Hemmerling, J. Vos, and P.H.B. de Visser. Modelling of spatial light distribution in the greenhouse : Description of the model. In Y. Guo B. Li, M. Jaeger, editor, *The Third International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (PMA 09)*, pages 79–86, 2009.
- L.E. Caltagirone and R.L. Doutt. The history of the vedalia beetle importation to california and its impact on the development of biological control. *Ann. Rev. Entomol.*, 34 :1–16, 1989.
- F. Campillo and C. Lobry. Effect of population size in a predator–prey model. *Ecological Modelling*, 246 :1 – 10, 2012.
- R. Carson. *Silent Spring*. Houghton Mifflin, 1962.
- L.P. Cely, F. Cantor, and D. Rodriguès. Determination of levels of damage caused by different densities of tuta absoluta populations (lepidoptera : Gelechiidae) under greenhouse conditions. *Agronomía Colombiana*, 28(3) :401–411, 2010.
- T.D. Center, T.K. Van, F.A. Dray Jr, S.J. Franks, M.T. Rebelo, P.D. Pratt, and M.B. Rayamajhi. Herbivory alters competitive interactions between two invasive aquatic plants. *Biological control*, 33 :173–185, 2005.
- A. Chailleux, A. Biondi, P. Han, E. Tabone, and N. Desneux. Suitability of the pest-plant system *Tuta absoluta* (lepidoptera : Gelechiidae)— tomato for *Trichogramma* (hymenoptera : Trichogrammatidae) parasitoids and insights for biological control. *Journal of Economic Entomology*, 106(6) :2310–2321, 2013.
- J.R. Chasnov. *Mathematical Biology*. The Hong Kong University of science and technology, 2009.

- M. Cieslak, A. N. Seleznyova, and J. Hanan. A functional–structural kiwifruit vine model integrating architecture, carbon dynamics and effects of the environment. *Annals of Botany*, 107 :747–764, 2011.
- M. Ciss, N. Parisey, C.-A. Dedryver, and J.-S. Pierre. Understanding flying insect dispersion : Multiscale analyses of fragmented landscapes. *Ecological Informatics*, 14(0) : 59 – 63, 2013. |ce :title|The analysis and application of spatial ecological data to support the conservation of biodiversity|/ce :title|.
- D. Claessen and A.M. de Roos. Bistability in a size-structured population model of cannibalistic fish- a continuation study. *Theoretical Population Biology*, 64 :49–65, 2003.
- P. Coquillard and D.R.C. Hill. *Modélisation et simulation d'écosystèmes : Des modèles déterministes aux simulations à événements discrets*. Paris Masson, 1997.
- S.J. Cornell and O. Ovaskainen. Exact asymptotic analysis for metapopulation dynamics on correlated dynamic landscapes. *Theoretical Population Biology*, 2008.
- D.L. Cox-Foster, S. Conlan, E.C. Holmes, G. Palacios, J.D. Evans, N.A. Moran, P-L. Quan, T. Briese, M. Hornig, D.M. Geiser, V. Martinson, D. vanEngelsdorp, A.L. Kalkstein, A. Drysdale, J. Hui, J. Zhai, L. Cui, S.K. Hutchison, J.F. Simons, M. Egholm, J.S. Pettis, and W.I. Lipkin. A metagenomic survey of microbes in honey bee colony collapse disorder. Technical report, Scienceexpress, 2007.
- M.J. Crawley. Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual Review of Entomology*, 34 :531–564, 1989.
- A. Damon. A review of biology and control of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* (coleoptera :scolytidae). *Bulletin of Entomological Research*, 90 :453–465, 2000.
- J. Dauzat, N. Franck, N. Rapidel, D. Luquet, and P. Vaast. Simulation of ecophysiological processes on 3d virtual stands with the archimed simulation platform. In *PMA06 : The Second International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications*, pages 13–17, 2006.
- H. Davi, A. Deredec, and Y. Martineau. Modélisation en biologie des populations et des écosystèmes. Module de licence et maitrise.
- C. de Mazancourt. Can the evolution of plant defense lead to plant-herbivore mutualism ? *American Naturalist*, 158 :109–123, 2001.

- C. de Mazancourt, M. Loreau, and L. Abbadie. Grazing optimization and nutrient cycling : when do herbivores enhance plant production? *Ecology*, 79(7) :2242–2252, 1998.
- C. de Mazancourt, M. Loreau, and L. Abbadie. Grazing optimization and nutrient cycling : potential impact of large herbivores in a savanna system. *Ecological Applications*, 9(3) :784–797, 1999.
- Phillippe de Reffye, Claude Edelin, Jean Françon, Marc Jaeger, and Claude Puech. Plant models faithful to botanical structure and development. *SIGGRAPH Comput. Graph.*, 22(4) :151–158, 1988.
- A.M. De Roos. *Structured Population Models in Marine, Terrestrial and Freshwater Systems*, chapter A gentle introduction to physiologically structured population models, page 119–204. Chapman-Hall, New York, 1997.
- A.M. De Roos and L. Persson. Physiologically structured models - from versatile technique to ecological theory. *OIKOS*, 94 :54–71, 2001.
- A.M. De Roos, O. Diekmann, and J.A.J. Metz. Studying the dynamics of structured population models : a versatile technique and its application to daphnia. *The American Naturalist*, 139(1) :123–147, 1992.
- A.M. De Roos, T. Schellekens, T. van Kooten, K. van de Wolfshaar, D. Claessen, and L. Persson. Food-dependent growth leads to overcompensation in stage-specific biomass when mortality increases : The influence of maturation versus reproduction regulation. *The American Naturalist*, 170(3), 2007.
- C. de Vega, M. Arista, P.L. Ortiz, C.M. Herrera, and S. Talavera. The ant-pollination system of *Cytinus hypocistis* (Cytinaceae), a mediterranean root holoparasite. *Annals of Botany*, 103 :1065–1075, 2009.
- Pieter Huibert Bram De Visser, Gerie van der Heijden, and Gerhard Buck-Sorlin. Optimizing illumination in the greenhouse using a 3d model of tomato and a ray tracer. *Frontiers in Plant Science*, 5(48), 2014.
- D.L. DeAngelis and M.A. Huston. Further considerations on the debate over herbivore optimization theory. *Ecological Applications*, 3(1) :30–31, 1993.
- D.L. DeAngelis and W.M. Mooij. Individual based modelling of ecological and evolutionary processes. *Annual Rev. Evol. Syst.*, 36 :147–168, 2005.
- D.L. DeAngelis, R.A. Goldstein, and R.V. O’Neill. A model for trophic interaction. *Ecology*, 56(4) :881–892, 1975.

- N. Desneux, E. Wajnberg, K. A.G Wyckhuys, G. Burgio, S. Arpaia, C. A. Narváez-Vasquez, J. González-Cabrera, D. C. Ruescas, E. Tabone, J. Frandon, J. Pizzol, C. Poncet, T. Cabello, and A. Urbaneja. Biological invasion of european tomato crops by tuta absoluta : ecology, geographic expansion and prospects for biological control. *Journal of Pest Science*, 83 :197–215, 2010.
- N. Desneux, M.G. Luna, T. Guillemaud, and A. Urbaneja. The invasive south american tomato pinworm, tuta absoluta, continues to spread in afro-eurasia and beyond : the new threat to tomato world production. *Journal of Pest Science*, 84 :403–408, 2011.
- M. Dicke, R.M.P. van Poecke, and J.G. de Boer. Inducible indirect defence of plants : from mechanisms to ecological functions. *Basic and Applied Ecology*, 4 :27–42, 2003.
- O. Diekmann, M. Gyllenberg, J.A.J. Metz, and H. Thieme. *Evolution Equations, Control Theory and Biomathematics*, volume 155, chapter The ‘cumulative’ formulation of (physiologically) structured population models, page 145–154. Marcel Dekker, New York, 1994.
- O. Diekmann, M. Gyllenberg, and J.A.J. Metz. Steady-state analysis of structured population models. *Theoretical Population Biology*, 63 :309–338, 2003.
- J-L. Drouet and L. Pagès. Graal-cn : A model of growth, architecture and {ALlocation} for carbon and nitrogen dynamics within whole plants formalised at the organ level. *Ecological Modelling*, 206(3–4) :231 – 249, 2007.
- S. Dufour-Kowalski, B. Courbaud, P. Dreyfus, C. Meredieu, and F. de Coligny. Capsis : an open software framework and community for forest growth modelling. *Annals of Forest Science*, 69 :221–233, 2012.
- C. Dufourd and Y. Dumont. Impact of environmental factors on mosquito dispersal in the prospect of sterile insect technique control. *Computers & Mathematics with Applications*, 66(9) :1695 – 1715, 2013.
- Y. Dumont and J.M. Tchuente. Mathematical studies on the sterile insect technique for the chikungunya disease and aedes albopictus. *J. Math. Biol.*, 35 :809–854, 2012.
- L.M. Dwyer and D.W. Stewart. Effect of leaf age and position on net photosynthetic rates in maize (*Zea mays*, l.). *Agricultural and Forest Meteorology*, 37 :29–46, 1986.
- M.I. Dyer. The effects of red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus* l.) on biomass production of corn grain (*Zea mays* l.). *Journal of Applied Ecology*, 12 :719–726, 1975.
- M.I. Dyer, D.L DeAngelis, and W.M. Post. A model of herbivore feedback on plant productivity. *Mathematical biosciences*, 79 :171–184, 1986.

- M.I. Dyer, C.L. Turner, and T.R. Seastedt. Mowing and fertilization effects on productivity and spectral reflectance in *Bromus inermis* plots. *Ecological Applications*, 1991.
- M.I. Dyer, C.L. Turner, and T.R. Seastedt. Herbivory and its consequences. *Ecological applications*, 3(1) :10–16, 1993.
- L. Edelstein-Keshet. Mathematical theory for plant—herbivore systems. *Journal of Mathematical Biology*, 24(1) :25–58, 1986.
- J.L. Edmunds. Multiple attractors in a discrete competition model. *Theoretical Population Biology*, 2007.
- Z. Feng, R. Liu, and D.L. DeAngelis. Plant-herbivores interactions mediated by plant toxicity. *Theoretical Population Biology*, 73 :449–459, 2008.
- Z. Feng, Z. Qiu, R. Liu, and D.L. DeAngelis. Dynamics of a plant-herbivore-predator system with plant toxicity. *Mathematical Biosciences*, 229 :190–204, 2011.
- G.W. Fernandes. Plant mechanical defenses against insect herbivory. *Revta bras. entomology*, 38(2) :321–433, 1994.
- N. Ferry, M.G. Edwards, J.A. Gatehouse, and A.MR. Gatehouse. Plant-insect interactions : molecular approaches to insect resistance. *Current Opinion in Biotechnology*, 15 :155–161, 2004.
- S Finch and R.H Collier. Integrated pest management in field vegetable crops in northern europe — with focus on two key pests. *Crop Protection*, 19(8–10) :817 – 824, 2000.
- M. Fink and C. Feller. An empirical model for describing growth and nitrogen uptake of white cabbage (*Bassica oleracea* var. *capitata*). *Scientia Horticulturae*, 73 :75–88, 1998.
- J.E. Forde. *Delay Differential Equation Models in Mathematical Biology*. PhD thesis, The University of Michigan, 2005.
- L.R. Fox. Defense and dynamics in plant-herbivore systems. *American Zoology*, 21 : 853–864, 1981.
- D. Franco, H. Logemann, and J. Perán. Global stability of an age-structured population model. *Systems & Control Letters*, 65 :30 – 36, 2014.
- A. Fraval. Les pucerons partie 1. *Insectes*, 2(141) :3–8, 2006.
- C. Garbey, M. Garbey, and S. Muller. Using modeling to improve models. *Ecological Modelling*, 197 :303–319, 2006.

- T.C. Gard and D. Kannan. On a stochastic differential equation modeling of prey-predator evolution. *Journal of Applied Probability*, 1976.
- P. Gepts. A comparison between crop domestication, classical plant breeding, and genetic engineering. *Crop Science*, 2002.
- J. Ghazoul. Buzziness as usual? questioning the global pollination crisis. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(7), 2005.
- H. Gijzen. Simulation of photosynthesis and dry matter production of greenhouse crops. Technical report, CABO-TT, 1992.
- G. Gilioli, A. Bodini, and J. Baumgartner. Metapopulation modelling and area-wide pest management strategies evaluation. an application to the pine processionary moth. *Ecological Modelling*, 260 :1–10, 2013.
- C. Godin. Representing and encoding plant architecture : A review. *Ann. For. Sci.*, 57 : 413–438, 2000.
- N.J. Gotelli. Metapopulation models : the rescue effect, the propagule rain, and the core-satellite hypothesis. *American Naturalist*, 1991.
- I. Grechi. *Modélisation écologique et agronomique d'un système "culture fruitière-bioagresseur" Application à la production intégrée*. PhD thesis, SupAgro Montpellier, 2008.
- E.M. Griebeler and E. Gottschalk. An individual based model of the impact of suboptimal habitat on survival of the grey bush cricket, *platycleis albopunctata* (orthoptera : Tettigoniidae). *Journal of Insect Conservation*, 4 :225–237, 2000a.
- E.M. Griebeler and E. Gottschalk. The influence of temperature model assumptions on the prognosis accuracy of extinction risk. *Ecological Modelling*, 134 :343–356, 2000b.
- E.M. Griebeler and A. Seitz. An individual based model for the conservation of the endangered large blue butterfly, *maculinea arion* (lepidoptera : Lycaenidae). *Ecological Modelling*, 156 :43–60, 2002.
- S. Griffon and F. de Coligny. Amapstudio : an editing and simulation software suite for plants architecture modelling. *Ecological Modelling*, 290 :3–10, 2014.
- V. Grimm and S.F. Railsback. *Individual-based Modeling and Ecology*. Princeton University Press, 2005.
- V. Grimm, E. Revilla, U. Berger, F. Jeltsch, W.M. Mooij, S.F. Railsback, H-H. Thulke, J. Weiner, T. Wiegand, and D.L. DeAngelis. Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems : Lessons from ecology. *Science*, 310 :987–991, 2005.

- Volker Grimm, Karin Frank, Florian Jeltsch, Roland Brandl, Janusz Uchmański, and Christian Wissel. Pattern-oriented modelling in population ecology. *Science of The Total Environment*, 183(1–2) :151 – 166, 1996.
- Y.L. Grossman and T.M. Dejong. Peach : A simulation model of reproductive and vegetative growth in peach trees. *Tree Physiology*, 14 :329–345, 1994.
- M. Guerra, E. Walker, C. Jones, S. Paskewitz, M.R. Cortinas, A. Stancil, L. Beck, M. Bobo, and U. Kitron. Predicting the risk of lyme disease : habitat suitability for ixodes scapularis in the north central united states. *Emerging Infect. Diseases*, 8 : 289–296, 2002.
- Y. Guo, T. Fourcaud, M. Jaeger, X. Zhang, and B. Li. Plant growth and architectural modelling and its applications. *Annals of Botany*, 107 :723–727, 2011.
- G. Gurr and S.D. Wratten. *Biological control : Measures of Success*. Springer, 2002.
- A. P. Gutierrez, D. W. Williams, , and H. Kido. A model of grape growth and development : the mathematical structure and biological considerations. *Crop Science*, 25 : 721–728, 1985.
- V.P. Gutschick. Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. *New Phytologist*, 143 :3–18, 1999.
- M. Gyllenberg and I. Hanski. Single-species metapopulation dynamics : a structured model. *Theoretical Population Biology*, 1992.
- B.D. Hahn. Photosynthesis and photorespiration : Modelling the essentials. *Journal of Theoretical Biology*, 151(1) :123 – 139, 1991.
- F. Hallé, R.A.A Oldmann, and P.B Tomlinson. *Tropical trees and forests*. Springer-Verlag, New York, 1978.
- P. Han, A.-V. Lavoie, J. Le Bot, E. Amiens-Desneux, and N. Desneux. Nitrogen and water availability to tomato plants triggers bottom-up effects on the leafminer *Tuta absoluta*. *Scientific Reports*, 4, 2014.
- J. Hanan, P. Prusinkiewicz, M. Zalucki, and D. Skirvin. Simulation of insect movement with respect to plant architecture and morphogenesis. *Computers and Electronics in Agriculture*, 35 :255–269, 2002.
- M.E Hanley, B.B Lamont, Fairbanks M.M, and Rafferty C.M. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systemics*, 8 :157–178, 2000.

- L.M. Hansen. Economic damage threshold model for pollen beetles (*Meligethes aeneus* f.) in spring oilseed rape (*Brassica napus* L.) crops. *Crop Protection*, 23 :43–46, 2004.
- I. Hanski. Dynamics of regional distribution : the core and satellite species hypothesis. *OIKOS*, 1982.
- I. Hanski and M. Gilpin. Metapopulation dynamics : brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1991.
- I. Hanski and O. Ovaskainen. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, 404 :755–758, 2000.
- R.D. Harrison. Ecology of a fig ant-plant. *Acta Oecologica*, pages 1–9, 2013.
- M.P. Hassell. Host-parasitoid population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 69 : 543–566, 2000.
- R. Heller, R. Esnault, and C. Lance. *Physiologie végétale 1.Nutrition*. Dunod, 6 edition, 1998.
- R. Heller, R. Esnault, and C. Lance. *Physiologie végétale 2.Développement*. Dunod, 6 edition, 2000.
- R. Hemmerling, O. Kniemeyer, D. Lanwert, W. Kurth, and G. Buck-Sorlin. The rule-based language xl and the modelling environment groimp illustrated with simulated tree competition. *Functional Plant Biology*, 35(9-10) :739–750, 2008.
- E. Heuvelink. Evaluation of a dynamic simulation model for tomato crop growth and development. *Annals of Botany*, 83 :413–422, 1999.
- D.W. Hilbert, D.M. Swift, J.K. Detling, and M.I. Dyer. Relative growth rate and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia*, 51 :14–18, 1981.
- F.M. Hilker, M. Hinsch, and H.J. Poethke. Parameterizing, evaluating and comparing metapopulation models with data from individual-based simulations. *Ecological modelling*, 199 :476–485, 2006.
- J.N. Holland and J.L. Bronstein. Mutualism. In Sven Erik Jørgensen and Brian D. Fath, editors, *Encyclopedia of Ecology*, pages 2485 – 2491. Academic Press, Oxford, 2008. ISBN 978-0-08-045405-4.
- J.N. Holland and D.L. DeAngelis. Consumer-resource theory predicts dynamic transitions between outcomes of interspecific interactions. *Ecology Letters*, 12 :1357–1366, 2009.

- J.N. Holland and D.L. DeAngelis. A consumer-resource approach to the density-dependant population dynamics of mutualism. *Ecology*, 91(5) :1286–1295, 2010.
- C.S. Holling. Principles of insect predation. *Annu. Rev. Entomol.*, 6 :163–182, 1961.
- W. G. Hopkins and C.-M. Evrard. *Physiologie végétale*. De Boeck Supérieur, 2003.
- J. Horne and P. Bailey. *Bruchus pisorum* l. (coleoptera, bruchidae) control by a knock-down pyrethroid in field peas. *Crop Protection*, 10, 1991.
- N.J. Hutchings and I.J. Gordon. A dynamics model of herbivore-plant interactions on grasslands. *Ecological Modelling*, 136 :209–222, 2001.
- S. Invernizzi and K. Terpin. A generalized logistic model for photosynthetic growth. *Ecological Modelling*, 94 :231–242, 1997.
- R.M. Johnson, M.D. Ellis, C.A. Mullin, and M. Frazier. Pesticides and honey bee toxicity - usa. *Apidologie*, 2010.
- H. Kage and H. Stützel. A simple empirical model for predicting development and dry matter partitioning in cauliflower (*Brassica oleracea* l. *botrytis*. *Scientia Horticulturae*, 80 :19–38, 1999.
- M. Kang, P-H. Cournède, A. Mathieu, V. Letort, R. Qi, and Z. Zhan. A functional-structural plant model—theory and applications in agronomy. In *International Symposium on Crop Modeling and Decision Support : ISCMDS 2008*, 2008a.
- M.Z. Kang, Y. Dumont, and Y. Guo, editors. *Plant growth modeling, simulation, visualization and applications. Proceedings PMA12 : The Fourth International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications, Shanghai, China, 31 October-3 November 2012.*, 2012.
- Y. Kang and D. Armbruster. Dispersal effects on a discrete two-patch model for plant-insect interactions. *Journal of theoretical biology*, 268(1) :84–97, 2011.
- Y. Kang, D. Armbruster, and Y. Kuang. Dynamics of a plant–herbivore model. *Journal of Biologicals Dynamics*, 2(2) :89–101, 2008b.
- U. Karadavut, C. Palta, K. Kökten, and A. Bakoglu. Comparative study on some non-linear growth models for describing leaf growth of maize. *International journal of agriculture and biology*, 12(2) :227–230, 2010.
- W.O. Kermack and A.G. McKendrick. A contribution to the mathematical theory of epidemics. *Proceedings of the Royal society*, 115 :700–721, 1927.

- A-M. Klein, B.E. Vaissière, J.H. Cane, I. Steffan-Dewenter, S.A. Cunningham, C. Kremen, and T. Tscharntke. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 2007.
- O. Kniemeyer, G. Buck-Sorlin, and W. Kurth. A graph grammar approach to artificial life. *Artificial Life*, 10 :413–431, 2004.
- J. Knighton, T. Dapkey, and J. Cruz. Random walk modeling of adult leucetra ferruginea (stonefly) dispersal. *Ecological Informatics*, 19(0) :1 – 9, 2014.
- V. A. Kostitzin. *Biologie mathématique*. Librairie Armand Colin, 1937.
- P.M. Kotanen and J.P. Rosenthal. Tolerating herbivory : does the plant care if herbivore has a backbone? *Evolutionary Ecology*, 14 :537–549, 2000.
- K.R. Kranthi, D.R. Jadhav, S. Kranthi, R.R. Wanjari, S.S. Ali, and D.A. Russell. Insecticide resistance in five major insect pests of cotton in india. *Crop Protection*, 21 (6) :449 – 460, 2002.
- Y. Kuang. *Delay Differential Equations : With Applications in Population Dynamics Mathematics in Science and Engineering*. Academic Press, 1993.
- A. Lacointe. Carbon allocation among tree organs : A review of basic processes and representation in functional-structural tree models. *Ann. For. Sci.*, 57 :521–533, 2000.
- A.-I. Lacordaire. Deux années de suivis dans le sud est de la france de tuta absoluta meyrick 1917 (lepidoptera, gelechiidae) ; stratégies de protection intégrées élaborées. In *AFFP - Neuvième conférence internationale sur les ravageurs en agriculture Montpellier - 26 et 27 octobre 2011*, 2011.
- S. Lautenbach, R. Seppeelt, J. Liebscher, and C.F. Dormann. Spatial and temporal trends of global pollination benefit. *PLoS ONE*, 7(4), 2012.
- A. Lebon, L. Mailleret, Y. Dumont, and F. Groggnard. Direct and apparent compensation in plant-herbivore interactions. *Ecological Modelling*, 290 :192–203, 2014.
- C. Lefol, J. Lherminier, E. Boudon-Padieu, J. Larrue, C. Louis, and A. Caudwell. Propagation of flavescence dorée mlo (mycoplasma-like organism) in leafhopper vector *Euscelidius variegatus* kbm. *Journal of invertebrate pathology*, 63 :285–293, 1994.
- G.L.D Leite, M. Picanço, and J.C. Zanoncio. Role of plant age in the resistance of lycopersicum hirsutum f. glabratum to the tomata leafminer tuta absoluta [lepidoptera gelechiidae]. *Scientia Horticulturae*, (89) :103–113, 2001.

- S. Lengyel, A.D. Gove, A.M. Latimer, J.D. Majer, and R.R. Dunn. Convergent evolution of seed dispersal by ants, and phylogeny and biogeography in flowering plants : A global survey. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12 :43–55, 2010.
- P.H. Leslie. A stochastic model for studying the properties of certain biological systems by numerical methods. *Biometrika*, 1958.
- V. LeTort. *Adaptation du modèle de croissance GreenLab aux plantes à architecture complexe et analyse multi-échelle des relations source-puits pour l'identification paramétrique*. PhD thesis, Ecole centrale des arts et manufactures Ecole centrale Paris, 2008.
- D.A. Levin. The role of tichomes in plant defense. *The Quarterly review of biology*, 48 (1) :3–15, 1973.
- Y. Li, Z. Feng, R. Swihart, J. Bryant, and N. Huntly. Modeling the impact of plant toxicity on plant-herbivore dynamics. *Journal of Dynamics and Differential equations*, 18(4) :1021–1042, 2006.
- J.H. Lieth, R.H. Merritt, and H.C. Kohl. Crop productivity of petunia in relation to photosynthetically active radiation and air temperature. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1991.
- R. Liu, Z. Feng, H. Zhu, and D.L. DeAngelis. Bifurcation analysis of a plant-herbivore model with toxin-determined functional response. *J.Differential Equations*, 245 :442–467, 2008.
- C. Lopes, T. Spataro, C. Doursat, L. Lapchin, and R. Arditi. An implicit approach to model plant infestation by insect pests. *Journal of Theoretical Biology*, 248 :164–178, 2007.
- M. Loreau. Consumers as maximizers of matter and energy flow in ecosystems. *The American Naturalist*, 145(1) :22–42, 1995.
- A.J. Lotka. *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, Baltimore, 1925.
- P.W. Lucas, I.M. Turner, N.J. Dominy, and N. Yamashita. Mechanical defences to herbivory. *Annals of Botany*, 86 :913–920, 2000.
- F. Lutscher, E. Pachepsky, and M.A. Lewis. The effect of dispersal patterns on stream populations. *Siam J. Appl. Math.*, 65(4) :1305–1327, 2005.
- D. Lwalaba. *Control of the release of digestive enzymes in the cricket Gryllus bimaculatus and the fall armyworm, Spodoptera frugiperda*. PhD thesis, Fakultät für Biologie, Chemie und Geowissenschaften der Universität Bayreuth, 2010.

- C. Mabry and P. Wayne. Defoliation of the annual herb *Abutilon theophrasti* : mechanisms underlying reproductive compensation. *Oecologia*, 111(2) :225–232, 1997.
- J.C. Mailhol, A.A. Olufayo, and P. Ruelle. Sorghum and sunflower evapotranspiration and yield from simulated leaf area index. *Agricultural water management*, 35 :167–182, 1997.
- T. Malthus. *An Essay on the Principle of Population - An Essay on the Principle of Population, as it Affects the Future Improvement of Society with Remarks on the Speculations of Mr. Godwin, M. Condorcet, and Other Writers*. J. Johnson, St Paul's Church-Yard, 1798.
- Y. Manetas. The importance of being hairy : the adverse effects of hair removal on stem photosynthesis of *verbascum speciosum* are due to solar uv-b radiation. *New Phytologist*, 158 :503–508, 2003.
- L.F.M Marcelis, E. Heuvelink, and J. Goudriaan. Modelling biomass production and yield of horticultural crops : a review. *Scientia Horticulturae*, 74(1–2) :83 – 111, 1998.
- S. McCouch. Diversifying selection in plant breeding. *PLoS Biology*, 2(10), 2004.
- A.G. McKendrick. Applications of mathematics to medical problems. *Proceedings of the Royal society*, 44 :98–130, 1925.
- S.J. McNaughton. Grazing as an optimization process : Grass-ungulate relationships in the serengeti. *The American Naturalist*, 1979.
- S.J. McNaughton. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, 40 : 329–336, 1983.
- A.B. Medvinsky, A.Y. Morozov, V.V. Velkov, B-L. Li, M.S. Sokolov, and H. Malchow. Modeling the invasion of recessive bt-resistant insects : A impact on transgenic plants. *Journal of Theoretical Biology*, 231 :121–127, 2004.
- G.A. Meyer. Pattern of defoliation and its effect on photosynthesis and growth of goldenrod. *Functionnal Ecology*, 12 :270–279, 1998.
- L. Michaelis and M.L. Menten. Die kinetik der invertinwirkung. *Biochem Z*, 49 :333–369, 1913.
- P.N. Miklas, J.D. Kelly, S.E. Beebe, and M.W. Blair. Common bean breeding for resistance against biotic and abiotic stresses : From classical to mas breeding. *Euphytica*, 147 :105–131, 2006.
- N.M Mills and W.M. Getz. Modelling the biological control of insect pests : a review of host-parasitoid models. *Ecological Modelling*, 92 :121–143, 1996.

- A. Mithöfer and W. Boland. Plant defense against herbivores : Chemical aspects. *Annu. Rev. Plant Biol*, 63 :431–450, 2012.
- A. Moilanen. Spomsim : software for stochastic patch occupancy models of metapopulations dynamics. *Ecological Modelling*, 179 :533–550, 2004.
- D. Moulay and Y. Pigné. A metapopulation model for chikungunya including populations mobility on a large-scale network. *Journal of Theoretical Biology*, 318 :129–139, 2013.
- R. Muhamad and M.J. Way. Damage and crop loss relationships of *Helopeltis theivora*, hemiptera, miridae, and cocoa in malaysia. *Crop protection*, 14(2) :117–121, 1995.
- W.W. Murdoch, C.J. Briggs, and R.M. Nisbet. *Consumer-resource Dynamics*. Monographs in population biology. Princeton University Press, 2003.
- J.H. Myers. Distribution and dispersal in populations of ressource depletion. a simulation model. *Oecologia*, 23 :255–269, 1976.
- J.C.K. NG and K.L. Perry. Transmission of plant viruses by aphid vectors. *Molecular plant pathology*, 5(5) :5005–511, 2004.
- S. Nundloll. *Dos and Don'ts in augmentative biological control : insights from mathematical modelling*. PhD thesis, Université de Nice-Sophia Antipolis, 2010.
- J. Nunez-Farfan, J. Fornoni, and P.L. Valverde. The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *annual review of ecology evolution and systematics*, 38 :541–566, 2007.
- O.C. Oerke. Crop losses to pests. *Journal of Agricultural Science*, 144 :31–43, 2006.
- J. Ollerton, V. Price, W.S. Armbruster, J. Memmott, S. Watts, N.M. Waser, O. Totland, D. Gouldson, R. Alarcon, J.C. Scout, and S. Tarrant. Overplaying the role of honey bees as pollinators : A comment on aebi and neumann (2011). *Trends in Ecology and Evolution*, 2011.
- O. Ovaskainen and I. Hanski. Spatially structured metapopulation models : Global and local assessment of metapopulation capacity. *Theoretical Population Biology*, 2001.
- D.F. Owen and R.G. Wiegert. Do consumers maximize plant fitness? *Oikos*, 27 :488–492, 1976.
- L.B. Pachevsky, J.D. Haskett, and B. Acock. An adequate model of photosynthesis—i parameterization, validation and comparison of models. *Agricultural Systems*, 50(2) : 209 – 225, 1996.

- K.N. Paige. Regrowth following ungulate herbivory in *Ipomopsis aggregata* geographic evidence for overcompensation. *Oecologia*, 1999.
- K.N. Paige and T.G. Whitham. Overcompensation in response to mammalian herbivory : the advantage of being eaten. *The American Naturalist*, 129(3) :407–416, 1986.
- E.L. Painter and A.J. Belsky. Application of herbivore optimization theory to rangelands of the western united states. *Ecological Applications*, 3(1) :2–9, 1993.
- M.J. Paul and C.H. Foyer. Sink regulation of photosynthesis. *Journal of Experimental botany*, 52(360) :1383–1400, 2001.
- L.C. Pearson. Primary production in grazed and ungrazed desert communities of eastern idaho. *Ecology*, 46(3) :278–285, 1965.
- W.E. Peat. Relationship between photosynthesis and light intensity in the tomato. *Annals of Botany*, 34(2) :319–328, 1970.
- J. Perttunen, R. Sievänen, and E. Nikinmaa. Lignum : a model combining the structure and the functioning of trees. *Ecological Modelling*, 108(1–3) :189 – 198, 1998.
- D.M. Peterson and W.M. Hamner. Photoperiodic control of diapause in the codling moth. *J. Insect Physiol.*, 1968.
- S. Petrovskii, D. Bearup, D.A. Ahmed, and R. Blackshaw. Estimating insect population density from trap counts. *Ecological Complexity*, 10(0) :69 – 82, 2012.
- S. Petrovskii, N. Petrovskaya, and D. Bearup. Multiscale approach to pest insect monitoring : Random walks, pattern formation, synchronization, and networks. *Physics of Life Reviews*, pages –, 2014.
- Rolf I. Pettersen, Sissel Torre, and Hans R. Gislerød. Effects of leaf aging and light duration on photosynthetic characteristics in a cucumber canopy. *Scientia Horticulturae*, 125(2) :82 – 87, 2010.
- M.C. Picanço and R.N.C. Guedes. The tomato borer *tuta absoluta* in south america : pest status, management and insecticide resistance. *EPPO Bulletin*, 42(2) :211–216, 2012.
- D. Picart. *Modélisation et estimation des paramètres liés au succès reproducteur d'un ravageur de la vigne (Lobesia botrana Den. et Schiff)*. PhD thesis, Université de Bordeaux 1, 2009.
- D. Pimentel, R. Zuniga, and D. Morrison. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the united states. *Ecological Economics*, 52 :273–288, 2005.

- Cyril Piou, Uta Berger, and Volker Grimm. Proposing an information criterion for individual-based models developed in a pattern-oriented modelling framework. *Ecological Modelling*, 220(17) :1957 – 1967, 2009.
- S.G. Potts, S.P.M. Roberts, R. Dean, G. Marris, M.A. Brown, R. Jones, P. Neumann, and J. Settele. Declines of managed honey bees and beekeepers in europe. *Journal of Apicultural Research*, 49(1) :15–22, 2010.
- K. Poveda, M.I Gomès Jimenez, and A. Kessler. The enemy as ally : herbivore-induced increase in crop yield. *Ecological Applications*, 20(7) :1787–1793, 2010.
- P. Prusinkiewicz and A. Lindenmayer. *The Algorithmic Beauty of Plants*. Springer-Verlag, 2 edition, 1990.
- M. Quesada, K. Bollman, and A.G. Stephenson. Leaf damage decreases pollen production and hinders performance in *Cucurbita texana*. *Ecology*, 76(1) :437–443, 1995.
- D.F. Rhoades. Offensive-defensive interactions between herbivores and plants : Their relevance in herbivorepopulation dynamics and ecological theory. *The American Naturalist*, 125(2) :205–238, 1985.
- A. Rostand-Mathieu. *Essai sur la modélisation des interactions entre la croissance et le développement d'une plante. Cas du modèle GreenLab*. PhD thesis, Ecole centrale Paris, 2006.
- J. Roughgarden. Individual-based models in ecology : An evaluation, or how not to ruin a good thing. In *Philosophy of Science Association Biennial Meeting*, 2012.
- S.C. Ryrie and I.C. Prentice. Herbivores enable plant survival under nutrient limited conditions in a model of grazing system. *Ecological modelling*, 222 :381–397, 2011.
- V. Sarlikioti, P.H.B. de Visser, and L.F.M. Marcelis. Exploring the spatial distribution of light interception and photosynthesis of canopies by means of a functional–structural plant model. *Annals of Botany*, 2011.
- M. Saudreau, S. Pincebourde, M. Dassot, B. Adam, H.D. Loxdale, and D.G. Biron. On the canopy structure manipulation to buffer climate change effects on insect herbivore development. *Trees*, 27 :239–248, 2013.
- N. Sauvion, P-A. Calatayud, D. Thiéry, and F. Marion-Poll, editors. *Interactions insectes-plantes*. Quae, 2013.
- J. Scheirs, L. De Bruyn, and R. Verhagen. Optimization of adult performance determines host choice in a grass miner. *Proc. R. Soc. Lond.*, 267 :2065–2069, 2000.

- C.J.E. Schulp, S. Lautenbach, and P.H. Verburg. Quantifying and mapping ecosystem services : Demand and supply of pollination in the european union. *Ecological Indicators*, 2014.
- H.C. Sharma. Host-plant resistance to insects in sorghum and its role in integrated pest management. *Crop Protection*, 12 :11–34, 1993.
- N. Shigesada. Spatial distribution of dispersing animals. *J. Mathe. Biol.*, 9 :85–96, 1980.
- R. Sieber and G. Benz. The hormonal regulation of the larval diapause in the codling moth, *Laspeyresia pomonella* (lep. tortricidae). *J. Insect Physiol.*, 26 :213–218, 1980.
- E.L. Simms and J. Triplett. Costs and benefits of plant responses to disease : resistance and tolerance. *Evolution*, 48(6) :1973–1985, 1994.
- J-C. Simon, C. Rispe, and P. Sunnucks. Ecology and evolution of sex in aphids. *Trends in Ecology and Evolution*, 17(1) :34–39, 2002.
- A.G. Smith, R. McVinish, and P.K. Pollett. A model for a spatially structured metapopulation accounting for withing patch dynamics. *Mathematical Biosciences*, 247 : 69–79, 2014.
- M.E. Solomon. The natural control of animal populations. *Journal of animal Ecology*, 18(1) :1–35, 1949.
- Thomas C. Sparks, James E. Dripps, Gerald B. Watson, and Doris Paroonagian. Resistance and cross-resistance to the spinosyns – a review and analysis. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 102(1) :1 – 10, 2012.
- J Spit, L. Badisco, H. Verlinden, P. Van Wielendaele, S. Zels, S. Dillen, and J. Vanden Broeck. Peptidergic control of food intake and digestion in insects. *Can.J.Zool.*, 90 :489–506, 2012.
- N.C. Stenseth. Do grazers maximize individual plant fitness? *Oikos*, 31 :299–306, 1978.
- P.A. Stephens, W.J. Sutherland, and R.P. Freckleton. What is the allee effect? *Oikos*, 87(1) :185–190, 1999.
- V.M Stern, R.F Smith, R. van der Bosch, and K.S. Hagen. The integration of chemical and biological control of the spotted alfalfa aphid. *Hilgardia*, 29(2), 1959.
- J.M. Stonehouse, J.D. Mumford, and G. Mustafa. Economic losses to tephritid fruit flies (diptera : Tephritidae) in pakistan. *Crop Protection*, 17(2) :159–164, 1997.
- H.U. Stotz, Kroymann J., and T. Mitchell-Olds. Plant-insect interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, 2 :268–272, 1999.

- J.C. Stout and C.L. Morales. Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie*, 40 :388–409, 2009.
- S.Y. Strauss and A.A. Agrawal. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in ecology and evolution*, 14(5) :179–185, 1999.
- D.D. Stuthman, K.J. Leonard, and J. Miller-Garvin. Breeding crops for durable resistance to disease. *Advances in Agronomy*, 95 :319–367, 2007.
- G-Q. Sun, A. Chakraborty, Q-X. Liu, Z. Jin, and K.E. Anderson. Influence of time delay and nonlinear diffusion on herbivore outbreak. *Commun Nonlinear Sci Numer Simulat*, 19 :1507–1518, 2014.
- N.S. Talekar and A.M. Shelton. Biology, ecology, and management of the diamondback moth. *Annual review of Entomology*, pages 275–301, 1993.
- Q. Tang and Z. Lin. The asymptotic analysis of an insect dispersal model on a growing domain. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 378(2) :649 – 656, 2011.
- Petra ten Hoopen. *Immunomodulation of jasmonate functions*. PhD thesis, Fakultät der Martin-Luther-Universität Halle, 2002.
- H.N. Thompson and Olle Pellmyr. Evolution of oviposition behavior and host preference in lepidoptera. *Annu. Rev. Entomol.*, 36 :65–89, 1991.
- V.P. Thomson, S.A. Cunningham, M.C. Ball, and A.B. Nicotra. Compensation for herbivory by *Cucumis sativus* through increased photosynthetic capacity and efficiency. *Oecologia*, 134 :167–175, 2003.
- J. H.M. Thornley and J. France. An open-ended logistic-based growth function. *Ecological Modelling*, 184 :257–261, 2005.
- J. H.M. Thornley, J. J. Shepherd, and J. France. An open-ended logistic-based growth function : Analytical solutions and the power-law logistic model. *Ecological Modelling*, 204 :531–534, 2007.
- J.H.M. Thornley. Respiration, growth and maintenance in plants. *Nature*, 1970.
- J.H.M. Thornley. *Mathematical models in plant physiology*. Academic Press, 1976.
- J.H.M. Thornley. Instantaneous canopy photosynthesis : Analytical expressions for sun and shade leaves based on exponential light decay down the canopy and an acclimated non-rectangular hyperbola for leaf photosynthesis. *Annals of Botany*, 89(4) :451–458, 2002.

- Bartek Troczka, Christoph T. Zimmer, Jan Elias, Corinna Schorn, Chris Bass, T.G. Emyr Davies, Linda M. Field, Martin S. Williamson, Russell Slater, and Ralf Nauen. Resistance to diamide insecticides in diamondback moth, *plutella xylostella* (Lepidoptera : Plutellidae) is associated with a mutation in the membrane-spanning domain of the ryanodine receptor. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 42(11) : 873 – 880, 2012.
- J.T. Trumble, D.M. Kolodny-Hirsh, and I.P. Ting. Plant compensation for arthropod herbivory. *Annual Reviews Entomology*, 38 :93–119, 1993.
- G.W.A.M. Van der Heijden, P.H.B. De Visser, and E. Heuvelink. *Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production*, chapter Measurements for functional-structural crop models. Springer, 2007.
- H.H. van Laar and J. Goudrian. *SUCROS97 : Simulation of crop growth for potential and water-limited production situations : As Applied to Spring Wheat*. DLO Research Institute for Agrobiological and Soil Fertility, 1997.
- J. C. Van Lenteren. The state of commercial augmentative biological control : plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. *BioControl*, 57 :1–20, 2012.
- A. Verhoef and G. Egea. Modeling plant transpiration under limited soil water : Comparison of different plant and soil hydraulic parameterizations and preliminary implications for their use in land surface models. *Agricultural and Forest Meteorology*, 191 (0) :22 – 32, 2014.
- P.-F. Verhulst. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corr. Math. et Phys.*, 10 :113–121, 1838.
- P.-F. Verhulst. Recherche mathématiques sur la loi d'accroissement de la population. *Nouveau Mémoires de l'Académie Royale des Sciences et Belles Lettres de Bruxelles*, 18 :3–38, 1845.
- F. Vinatier, P. Tixier, C. Le Page, P-F. Duyck, and F. Lescourret. Cosmos, a spatially explicit model to simulate the epidemiology of *Cosmopolites sordidus* in banana fields. *Ecological Modelling*, 220 :2244–2254, 2009.
- V. Volpert and S. Petrovskii. Reaction-diffusion waves in biology. *Physics of Life Reviews*, 6 :267–310, 2009.
- V. Volterra and M. Brelot. *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*. Gauthier-Villars et cie., 1931.

- J. Vos, L.F.M. Marcelis, P.H.B. de Visser, P.C. Struik, and J.B. Evers. *Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production*, chapter 4 - GroIMP as a platform for functional-structural modelling of plants. Vos,J. AND Marcelis,L.F.M. AND de Visser,P.H.B. AND Struik,P.C. AND Evers,J.B., 2007a.
- J. Vos, L.F.M. Marcelis, and J.B. Evers. *Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production*, chapter 1 : Adding a dimension. Springer, 2007b.
- J. Vos, J.B. Evers, G.H. Buck-Sorlin, B Andrieu, M. Chelle, and P.H.B de Visser. Functional-structural plant modelling : a new versatile tool in crop science. *Journal of Experimental Botany*, 61(8) :2101–2115, 2010.
- Y. Wang and D.L. DeAngelis. A mutualism-parasitism system modeling host and parasite with mutualism at low density. *Mathematical biosciences*, 9(2) :431–444, 2012.
- Y. Wang, D.L. DeAngelis, and J.N. Holland. Uni-directional consumer-resource theory characterizing transitions of interaction outcomes. *Ecological Complexity*, 8 :249–257, 2011.
- J.H. Westwood and M. Stevens. *Advances in Virus Research*, volume 76, chapter 5 - Resistance to Aphid Vectors of Virus Disease. Elsevier, 2010.
- S.C. Williamson, J.K. Detling, J.L. Dodd, and M.I. Dyer. Experimental evaluation of the grazing optimization hypothesis. *Journal of Range Management*, 42(2) :149–152, 1989.
- R. Winfree, R. Aguilar, D.P. Vazquez, G. LeBuhn, and M.A. Aizen. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, 90(8) :2068–2076, 2009.
- J. Woodring, S. Diersch, D. Lwlabala, K.H. Hoffmann, and M. Meyering-Vos. Control of the release of digestive enzymes in the caeca of the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Physiological Entomology*, 2009.
- H. Xia, L. Chen, F. Wang, and B-R. Lu. Yield benefit and underlying cost of insect-resistance transgenic rice : Implication in breeding and deploying transgenic crops. *Fields Crops Research*, 118 :215–220, 2010.
- L. Xu, M. Henke, J. Zhu, W. Kurth, and G. Buck-Sorlin. A rule-based functional-structural model of rice considering source and sink functions. In *Third International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (PMA)*, pages 245–252, 2009.
- L. Xu, M. Henke, J. Zhu, W. Kurth, and G. Buck-Sorlin. A functional-structural model of rice linking quantitative genetic information with morphological development and physiological processes. *Annals of Botany*, 107 :817–828, 2011.

- H-P. Yan, M.Z. Kang, P. De Reffye, and M. Dingkuhn. A dynamic, architectural plant model simulating resource-dependent growth. *Annals of Botany*, 93(5) :591–602, 2004.
- Y. Yang, L.T. Wilson, M.E. Makela, and M.A. Marchetti. Accuracy of numerical methods for solving the advection–diffusion equation as applied to spore and insect dispersal. *Ecological Modelling*, 109(1) :1 – 24, 1998.
- X. Yin and P.C. Struik. {C3} and {C4} photosynthesis models : An overview from the perspective of crop modelling. *{NJAS} - Wageningen Journal of Life Sciences*, 57 (1) :27 – 38, 2009.
- A.R. Zangerl, J.G. Hamilton, T.J. Miller, A.R. Crofts, K. Oxborough, M.R. Berenbaum, and E.H. de Lucia. Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes. *PNAS*, 99(2) :1088–1091, 2002.
- C-H. Zhang and Z-Z. Li. Dynamics in a diffusive plant-herbivore model with toxin-determined functional response. *Computers and Mathematics with Applications*, 2014.