



HAL
open science

Modélisation de l'architecture et de la production végétale des herbacées : cas de *Acmella oleracea* (Asteraceae)

Marie Elodie Vavitsara

► **To cite this version:**

Marie Elodie Vavitsara. Modélisation de l'architecture et de la production végétale des herbacées : cas de *Acmella oleracea* (Asteraceae). Botanique. Université de Mahajanga, Madagascar, 2014. Français. NNT: . tel-02161090

HAL Id: tel-02161090

<https://theses.hal.science/tel-02161090v1>

Submitted on 20 Jun 2019

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 l'obtention de diplôme Doctorat Nouvelle Thèse

Présentée par **VAVITSARA Marie Elodie**

MODÉLISATION DE L'ARCHITECTURE ET DE LA PRODUCTION VÉGÉTALE DES HERBACÉES. CAS DE *Acmella oleracea* (Asteraceae)

Soutenu le : 16 Mai 2014

Devant les membres de Jury composés de :

Président du Jury : Monsieur Le Pr RABESA ZAFERA Antoine (Université de Mahajanga)

Directeur de Thèse : Monsieur Le Dr De REFFYE Philippe (UMR AMAP CIRAD, Montpellier)

Co-Directeur : Madame Le Pr RANARIJAONA Hery Lisy Tiana (Université de Mahajanga)

Encadrant : Madame Le Dr SABATIER Sylvie Annabel (UMR AMAP CIRAD, Montpellier)

Rapporteur : Monsieur Le Pr RAKOTOARIMANANA Vonjison (Université d'Antananarivo)

Rapporteur : Madame Le Dr KANG MengZhen (Laboratoire LIAMA, Chine)

Examineur : Monsieur Le Pr RAZAFINJARA Lala (FOFIFA, Antananarivo)

Examineur invité : Madame Le Dr RAMAHEFARISON Heriniaina (Université de Mahajanga)

Thèse pour l'obtention de diplôme Doctorat Nouvelle Thèse

Présentée par **VAVITSARA Marie Elodie**

**MODÉLISATION DE L'ARCHITECTURE ET DE LA PRODUCTION
VÉGÉTALE DES HERBACÉES. CAS DE *Acmella oleracea* (Asteraceae)**

Soutenu le : 16 Mai 2014

Devant les membres de Jury composés de :

Président du Jury : Monsieur Le Pr RABESA ZAFERA Antoine (Université de Mahajanga)

Directeur de Thèse : Monsieur Le Dr De REFFYE Philippe (UMR AMAP CIRAD, Montpellier)

Co-Directeur : Madame Le Pr RANARIJAONA Hery Lisy Tiana (Université de Mahajanga)

Encadrant : Madame Le Dr SABATIER Sylvie Annabel (UMR AMAP CIRAD, Montpellier)

Rapporteur : Monsieur Le Pr RAKOTOARIMANANA Vonjison (Université d'Antananarivo)

Rapporteur : Madame Le Dr KANG MengZhen (Laboratoire LIAMA, Chine)

Examineur : Monsieur Le Pr RAZAFINJARA Lala (FOFIFA, Antananarivo)

Examineur invité : Madame Le Dr RAMAHEFARISON Heriniaina (Université de Mahajanga)

RESUME

La culture de légume feuille *Acmella oleracea* (Asteraceae) ou felimafana, représente la majorité des cultures maraîchères dans la commune urbaine de Mahajanga. Le felimafana est l'un des légumes feuilles les plus consommés et typiques des plats malagasy notamment ceux de la population majungaise. Cependant, l'approvisionnement du marché local n'est jamais suffisant et c'est l'une des raisons du choix de cette espèce dans la présente étude. Les analyses de la variabilité architecturale d'une espèce de *Acmella oleracea* de deux provenances (plaine et haut plateau) durant les deux saisons de cultures (humide et sèche) de Mahajanga ont permis de démontrer une meilleure connaissance de la structure et développement de cette espèce en fonction des variations saisonnières et de déduire des conclusions sur l'amélioration et la gestion de production. La variabilité intraspécifique de traits architecturaux a été présentée. La calibration des paramètres de développement, et de croissance dans le modèle GreenLab a permis de calculer le développement de la tige principale, les fonctionnements du méristème de *Acmella oleracea*, les paramètres topologique du développement ainsi que les paramètres des fonctions source-puits et d'en retenir leur variabilité intraspécifique. Diverses stratégies d'allocation de biomasse ont été analysées et mises en évidence par le rapport source-puits, qui est une variable-clé du modèle. Le développement de *Acmella oleracea* est quasi déterministe avec une probabilité de 0,95. Le mode de fonctionnement des méristèmes (phyllochrone) de *Acmella oleracea* n'est pas influencé par l'environnement, elle produit un phytomère par semaine (7 jours), quelle que soit la saison de culture. L'effet saison est très marqué au niveau de la croissance et de la production de biomasse dont la saison humide est essentiellement productive, par contre, l'effet provenance n'est pas important. En outre, l'apport des paramètres de développement et de croissance en fonction des densités de plantation dans le modèle est discuté dans des perspectives de modélisation de la production végétale de *Acmella oleracea*.

Mots-clés : *Acmella oleracea*, légume feuilles, production végétale, modélisation, architecture, GreenLab, Mahajanga, Madagascar.

ABSTRACT

The culture of leaf vegetable *Acmella oleracea* L. represents 65% of garden produce of the urban commune of Mahajanga. This is one of the most consumed leafy vegetables and typical Malagasy dishes including that of Majunga population. However, the supply of the local market is never sufficient. The analysis of architectural variability of a species of *Acmella oleracea* of two origins (from a plain and a plateau) during the two growing seasons of Mahajanga (wet season and dry season), led to a better understanding of the structure and development of this species based on seasonality and draw conclusions on the improvement and production management. The intraspecific variability of architectural features was presented. The calibration of the growth parameters and development in the GreenLab model permitted to calculate the development of the main stem, the meristem development of *Acmella oleracea*, the topological development parameters and the parameters of the source-sink functions and to retain their intraspecific variability. The development of *Acmella oleracea* is almost deterministic with a probability of 0.95. The meristems development (phyllochron) of *Acmella oleracea* is not influenced by the environment, it produces one phytomer per week (7 days), regardless of the growing season. The season effect is very marked at the growth and production of biomass which is essentially productive in wet season; in contrary, the origin effect is not important. The various strategies biomass allocation were analyzed and identified by the ratio source-sink, which is a key variable of the model, the season effect is very marked. In addition, the contribution in the model of growth and development parameters in function of planting densities is discussed in the view of modeling the production of *Acmella oleracea*.

Keywords: *Acmella oleracea* L., leaf vegetable, crop production, modeling, architectural, GreenLab, Mahajanga, Madagascar.

AVANT-PROPOS

Ce programme de recherche pour l'obtention d'un doctorat à l'Université de Mahajanga est en partenariat avec :

- L'UMR AMAP, CIRAD, Montpellier, France

- Le Projet MADES via SCAC /Ambassade de France

- L'UMR AMAP rassemble des experts en architecture et dans la modélisation mathématique de la plante.

- SCAC via l'Ambassade de France finance des travaux de recherche sur terrain et donne des mobilités de stage dans le nord.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier tout particulièrement et à témoigner toute ma reconnaissance aux personnes suivantes :

- A Monsieur Le Professeur RABESA ZAFERA Antoine, Président de l'Université de Mahajanga.
- A Monsieur Le Professeur RAJAONARISON Jean François, Doyen de la Faculté des Sciences de Technologie et de l'Environnement et à la fois Le Directeur de l'École Doctorale Génie du Vivant et Modélisation (EDGVM).
- Aux Directeurs successifs de l'UMR AMAP (CIRAD) : Messieurs Daniel Barthélémy, Daniel Auclair, Pierre Couteron et toute l'équipe.
« *Mes hommages et mes respects* »

➤ Aux membres du Jury :

- Monsieur Le Professeur RABESA ZAFERA Antoine, pour l'honneur qu'il me faites en acceptant la présidence du Jury de soutenance de cette thèse.
- Monsieur Le Docteur De REFFYE Philippe, qui, malgré ses lourdes occupations, a bien voulu diriger cette thèse, et m'aider sur la modélisation, merci aussi pour les encouragements.
- Madame Le Professeur RANARIJAONA Hery Lisy, de m'avoir accordé toute sa confiance ; pour le temps qu'elle m'a consacrée pour l'encadrement tout au long de cette période, sachant résoudre tous les problèmes ; sans oublier sa participation au cheminement de cette thèse.
- Monsieur le Professeur RAKOTOARIMANANA Vonjison et Madame le Docteur KANG Mengzhen, d'avoir accepté sans hésitation de siéger parmi les membres du jury en tant que rapporteurs.
- Monsieur Le Professeur RAZAFINJARA Lala et Madame Le Docteur RAMAHEFARISON Heriniaina, d'avoir accepté sans condition le travail d'examineurs.

- Madame Le Docteur SABATIER Sylvie Annabel, pour son courage, ses conseils et pour les temps qu'elle m'a consacrés dans l'encadrement de cette thèse.

➤ Je remercie également :

- La coopération française, par le biais du projet MADES qui a accordé des financements de projets et de bourse pour la réalisation de cette thèse.
- Philippe Borianne d'avoir su consacrer son temps pour m'apprendre à utiliser le logiciel ImageJ.
- L'équipe et collègues doctorants du Laboratoire Biologie Végétale de la Faculté des Sciences, particulièrement TOTONDRABESA Chéri Christian, merci pour votre collaboration.
- Les doctorants et chercheurs rencontrés au cours de la thèse à l'AMAP : Sélastique, Domohina, Sylvestre....
- A Alhadhuri Saïd, d'avoir su supporté mon éloignement et mon peu de disponibilité au cours de ces trois dernières années.
- Mes parents, mes sœurs et mes frères, d'avoir cru en moi et d'avoir apporté leur soutien et encouragement, qu'ils trouvent ici ma reconnaissance.
- A tous les amis rencontrés à Montpellier, pour les bons moments que nous avons partagé ensemble, tout particulièrement à JAOLAZA Ismaël Christian de m'avoir apporté son soutien, la compensation....
- A tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à l'élaboration de cet ouvrage.

LISTE DES FIGURES

CONCEPTS ET DEFINITIONS.....	
Figure 1: Deux types d'axes végétatifs	8
Figure 2: Nombre de phytomères d'une tige de Maïs en fonction de la somme des températures en degrés jours.....	9
Figure 3 : Structure monopodiale avec des axes à croissance continue.....	11
Figure 4 : Rapport de rythme entre les axes d'une même structure	13
Figure 5 : Insertion des pauses structurelles dans les structures végétales.....	14
Figure 6 : Développement avec âge ontogénique (a) et sans âge ontogénique (b) pour le contrôle des mutations.....	15
Figure 7 : Exemple de deux lois de renouvellements ayant même moyenne et même variance.....	18
Figure 8 : Comparaisons entre les distributions de la production d'éléments résultant des deux lois de renouvellements.....	18
Figure 9 : a) Relevés des moyennes et b) des variances, observées sur 10 cycles pour des échantillons de 20 simulations de processus de Bernouilli.....	19
Figure 10 : Liaison entre la moyenne et la variance dans une simulation de processus de Bernouilli de paramètre $b=0.8$ sur 10 cycles de développement.....	20
Figure 11 : Les inflorescences simples et composées sont un bel exemple de combinaisons des modes de ramifications des structures végétales.....	22
Figure 12 : Modèles avec un fonctionnement continu des méristèmes.....	24
Figure 13 : a) Structure d'un axe feuillé, b) organisation d'une structure végétale avec différents types d'axes correspondants à autant d'âges physiologiques. c) interception de la lumière par un couvert végétal.	26
Figure 14 : Observations sur les phases de la croissance et du développement d'un maïs cultivé en Chine.....	27
Figure 15 : Croissance des organes sur une tige et mis en place par le processus de développement lié à l'activité du méristème terminal.	30
Figure 16 : Loi Beta discrétisée sur un intervalle de 20 cycles.	31
Figure 17 : Simulations en mode limité de la croissance stochastique du modèle de Corner.....	33

Figure 18 : Visualisation des structures topologiques issues de 50 simulations en mode chronologique de la figure 1-27.....	34
Figure 19 : Développements comparés de deux structures végétales avec deux âges physiologique.....	36
Figure 20a : Développement d'une herbacée contrôlé par un âge ontogénique.....	38
Figure 20b : Exemple du développement apparent d'une structure herbacée.....	39
Figure 21 : Deux plantes à la même échelle et identiques pour leurs structures topologiques et leurs paramètres sources puits.....	41
Figure 22 : Représentation de la position d'un organe au sein d'une structure végétale.....	42
Figure 23 : Détermination du moment de déclenchement de l'expansion d'un organe selon sa position dans la structure végétale.....	43
Figure 24 : Croissance simulée d'une herbacée dont le développement apparent est visualisé.....	45
Figure 25 : Exemple de séries organiques simples ou composées mesurés sur une herbacée.....	47
Figure 26 : Simulations stochastiques à 30 CD de la plante à la quelle on donne aux méristèmes un paramètre de Bernoulli $b=0.9$ pour les 3 âges physiologiques.....	48
METHODOLOGIE.....	
Figure 27 : Illustration des dispositifs expérimentaux utilisés.....	56
Figure 28 : Méthode de mesure de biomasse des phytomères de <i>Acmella oleracea</i> : (A) au niveau de la tige principale, (B) au niveau des branches.....	58
Figure 29 : Définitions des statistiques relevées sur des cimes et correspondances avec le modèle stochastique.....	69
Figure 30 : Résultats de la simulation d'une cime avec pour paramètres $p=0.8$, $b=0.9$, $w=0.7$	61
Figure 31 : Exemple de cible pour l'Analyse des cimes, où sont enregistré le nombre de phytomères des branches en fonction de leur distance en entre-nœud par rapport à l'apex.....	63
Figure 32 : Image en 3D de <i>Acmella oleracea</i>	65
Figure 33 : Schéma de l'ajustement du modèle GreenLab, méthodes des moindres carrés.....	68
Figure 34 : Schéma de l'ajustement des séries organiques avec le modèle GreenLab.....	69
Figure 35 : Schéma de l'ajustement des séries de compartiment avec le modèle GreenLab.....	70

RESULTATS

Figure 36 : Nombre de phytomères de l'axe principal de <i>Acmella oleracea</i> en fonction du nombre de jours.....	80
Figure 37 : Liaison moyenne-variance trouvée sur les valeurs de la « taille » (nombre d'entre-nœuds) des tiges de <i>Acmella oleracea</i> pendant la période de développement.....	81
Figure 38 : Observations sur les phases de développement et de la croissance de <i>Acmella oleracea</i>	83
Figure 39a : Simulation de développement de <i>Acmella oleracea</i> par le modèle GreenLab.....	88
Figure 39b : Simulation complète de structure de 5 <i>Acmella oleracea</i> par tirage aléatoire (Stochastique).....	89
Figure 40 : Structure de <i>Acmella oleracea</i> suivant les saisons de culture (A) saison de pluie, (B) saison sèche.....	90
Figure 41 : Relation entre hauteur de l'axe principal A1 et diamètre basal des 4 modalités.....	91
Figure 42 : Allongement de la tige au cours de la saison de croissance.....	92
Figure 43 : Nombre de phytomères de l'axe principal de <i>Acmella oleracea</i> des 4 modalités en fonction du nombre de jours (phyllochrones).....	93
Figure 44 : Comparaison de la longueur moyenne (cm) des entre-nœuds de l'axe principal A1 en fonction de la provenance	93
Figure 45 : Surface foliaire totale (cm ²) de la plante entière en fonction de la provenance et de la saison.....	94
Figure 46 : Structures potentielles des individus des deux provenances en fonction des saisons de culture.....	102
Figure 47 : Structure topologique moyenne des espèces étudiées en fonction des saisons de culture.....	103
Figure 48 : Simulation stochastique de <i>Acmella oleracea</i> cultivé durant la saison humide, mode chronologique et mode topologique.....	104
Figure 49 : Simulation stochastique de <i>Acmella oleracea</i> cultivé durant la saison sèche, mode chronologique et mode topologique	105
Figure 50 : Quantité de Biomasse disponible (Q) au cours de la croissance en fonction des 4 modalités	113
Figure 51 : Biomasse totale fabriquée par les plantes pour les 4 modalités.....	114
Figure 52 : Évolution du rapport de l'offre sur demande (Q/D) sur les individus des deux provenances cultivé en saison humide et saison sèche.....	116

LISTE DES PLANCHES

METHODOLOGIE	
Planche 1 : Caractéristiques morphologique et phénologiques de <i>Acmella oleracea</i>	52
Planche 2 : Présentation des sites d'étude, climat, végétation,	55
Planche 3 : Ajustement des séries organiques et des séries de compartiments de <i>Acmella oleracea</i> sur une seule date	72
Planche 4 : Ajustement des séries organiques et des séries de compartiments de <i>Acmella oleracea</i> sur plusieurs dates	74
RESULTATS	
Planche 5 : Suivi de la germination et évolution de la structure morphologique au cours du développement de <i>Acmella oleracea</i>	77
Planche 6a : Représentation des cimes (A2/A1) mesurées par Groupes_Dev dans le logiciel MATLAB	85
Planche 6b : Représentation des cimettes mesurées par Groupes_Dev dans le logiciel MATLAB	86
Planche 6c : Représentation des cimettes mesurées par Groupes_Dev dans le logiciel MATLAB	87
Planche 7 : Paramètres topologiques du développement chez les individus de provenance de la plaine cultivé en saison humide	96
Planche 8 : Paramètres topologiques du développement sur des individus de provenance de la plaine cultivé en saison sèche	97
Planche 9 : Paramètres topologiques du développement sur des individus de provenance du haut plateau cultivé en saison humide	98
Planche 10 : Paramètres topologiques du développement sur des individus de provenance du haut plateau cultivé en saison sèche	99
Planche 11 : Résultats des ajustements sur plusieurs dates des séries organiques et séries des compartiments de <i>Acmella oleracea</i> cultivé en saison humide	110
Planche 12 : Résultats des ajustements sur plusieurs dates des séries organiques et séries des compartiments de <i>Acmella oleracea</i> cultivé en saison sèche	111
Planche 13 : Images en 3D (tridimensionnel) de <i>Acmella oleracea</i> selon les dates en CD (cycle de développement) en fonction de la saison de culture	112

LISTE DES TABLEAUX

METHODOLOGIE	
Tableau 1 : Paramètres de la plante à optimiser à partir du fichier cible des observations sur terrain..	66
RESULTATS	
Tableau 2 : Unité architecturale de <i>Acmella oleracea</i>	76
Tableau 3a : Liaison moyenne-variance de la distribution du nombre d'entre-nœuds de la tige principale pendant la croissance de la plante.....	80
Tableau 3b : Liaison moyenne-variance de la distribution du nombre d'entre-nœuds de la tige principale pendant la période de développement.....	80
Tableau 4 : Distribution du nombre des entre-nœuds sur la tige principale de <i>Acmella oleracea</i>	81
Tableau 5 : Ajustement du nombre d'entre-nœuds de la tige à une loi binomiale (6, 0.954).....	82
Tableau 6 : Nombre d'individus et d'entre-nœud maximum en fonction de la catégorie d'axes des deux provenances analysées	95
Tableau 7 : Paramètres du développement en fonction des provenances et des saisons de culture..	100
Tableau 8 : Paramètres de loi de retard à l'expansion des organes renseignés dans le modèle.....	107
Tableau 9 : Paramètres estimés avec le programme Groups_Gro.....	108

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 : Les différents modèles architecturaux (d'après Hallé et Oldeman 1970 ; Hallé *et al.* 1978).

Annexe 2 : Variabilité de la taille et de ramification de *Acmella oleracea* en fonction des saisons de cultures.

Annexe 3-a : Extrait d'un fichier paramètre pour la simulation des séries organiques de *Acmella oleracea*.

Annexe 3-b : Extrait d'un fichier cible pour l'ajustement des séries organiques et des séries de compartiments de *Acmella oleracea*, sur une seule date.

Annexe 4 : Extrait d'un fichier cible pour l'ajustement des séries organiques et des séries de compartiments de *Acmella oleracea*, sur plusieurs dates.

Annexe 5 : Données météorologique de Mahajanga du 2010 à Mai 2013.

LISTE DES ABREVIATIONS

CD : Cycle de développement

EN : Entre-nœud

UC : Unité de croissance

SH : Saison humide

SS : Saison sèche

LMA : Leaf mass area

GLOSSAIRE

Acrotonie : localisation des axes vigoureux dans la partie subapicale de l'Unité de croissance. C'est le contraire de la **basitonie**.

Age ontogénique : Information qui se propage de la graine jusqu'à la floraison terminale.

Age physiologique : c'est les différents types d'axes : Axe principale A1, axe A2 issu de l'axe A1, axe A3 issu de l'axe A2....

Demande de la plante : c'est la somme des puits de la plante associée au nombre d'organe formé.

Développement topologique : dans le cadre du modèle GreenLab, il s'agit de la façon dont la plante met en place ses organes. Il s'effectue par une succession de phases caractérisée par des changements morphologiques, anatomiques, physiologiques et biochimiques qui définissent son ontogénie (Barthélémy, 1997).

Fonction de variation du puits : c'est un ensemble de valeur comprise entre 0 et 1 qui évoluent pendant la maturation de l'organe, et qu'on multiplie par la force du puits pour avoir le puits de l'organe à l'âge considéré.

Fonctionnement d'un méristème : le méristème peut être au repos (pause : pendant le fonctionnement ou dormance : avant l'expansion de la ramification) en activité (création d'un phytomère) ou avorté (mort à un âge donné).

Force du puits : c'est l'intensité maximum de son pouvoir d'attraction de sucre au cours de la variation du puits.

Modélisation (Calibration du modèle) : représentation d'un phénomène réel par un ensemble d'équations (pas forcément liée à la représentation graphique), puis généralement, en sens inverse, la traduction des résultats mathématiques obtenus en prédictions (Letort, 2008).

Ontogénie : Développement biologique des individus de la conception jusqu'à l'âge adulte.

Organogénèse de la plante : formation des nouveaux organes.

Photosynthèse : La photosynthèse est une réaction biochimique qui consiste à créer de l'énergie (glucide) à partir de l'énergie lumineuse provenant du soleil chez les plantes. La réaction de la photosynthèse est comme suit : Eau + dioxyde de carbone + énergie solaire = glucose + dioxygène gazeux ($6\text{H}_2\text{O} + 6\text{CO}_2 + \text{énergie solaire} = \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$).

Phyllochrone : temps nécessaire à un méristème pour construire un métamère correspondant à un cycle de développement (Mathieu, 2007).

Phytomère : module d'organisation d'une plante correspondant à un entre-nœud associé au nœud et aux organes portés par cet entre-nœud : feuilles, fruits, fleurs, bourgeons.

Pool commun : c'est la réserve de sucre produite par la photosynthèse sur laquelle pompe tous les organes selon leur force de puits.

Puits d'un organe : c'est son pouvoir d'attraction des sucres stocké dans le pool commun.

Stochastique : c'est le hasard, probabilité de ramifié ou pas d'une plante.

Structure potentielle : structure la plus complète possible d'une plante si tous les méristèmes fonctionnaient d'une façon déterministe.

Structure simulée : elle occupe une partie de la structure potentielle si le fonctionnement est stochastique.

Structure topologique : Représentation graphique de la plante montrant les connexions des organes les uns avec les autres sans tenir compte de la géométrie (angles d'insertion, orientation, ...)

Temps d'expansion : durée en temps thermique ou calendaire que met organe pour atteindre sa taille maximale.

Temps de fonctionnement : durée de la photosynthèse de la feuille.

TABLE DES MATIERES

Résumé	
Avant propos	
Remerciements	
Liste des figures.....	i
Liste des planches.....	v
Liste des tableaux.....	vi
Liste des annexes.....	vii
Glossaire	vii

Sommaire

INTRODUCTION1

CONCEPTS ET DEFINITIONS.....6

1.Modélisation du développement et de l'architecture des herbacées avec le modèle GreenLab.....	6
1.1.Modèle de développement déterministe.....	6
1.1.1. Fonctionnement des méristèmes, notion d'axe végétatif.....	6
1.1.2. Phyllochrone, somme température.....	8
1.1.3. Age physiologique des méristèmes, notion de types d'axes.....	10
1.1.4. Notion de structure végétale.....	11
1.1.5. Rapport de rythme.....	12
1.1.6. Age ontogénique, simultanéité de la floraison.....	14
1.2. Modèle stochastique.....	15
1.2.1. Notion de cycle de développement.....	15
1.2.1.1. Modélisation du fonctionnement des méristèmes.....	15
1.2.1.2. Étude numérique sur un cas théorique.....	17
1.3. Développement des structures.....	20
1.3.1. Dénombrement des phytomères produits par les structures végétales.....	20

1.3.2. Génération des modèles d'inflorescences et des modèles architecturaux des arbres par un automate botanique.....	21
1.3.2.1. Simulation des inflorescences.....	21
1.3.2.2. Simulation des modèles architecturaux des plantes.....	23
2. Modélisation de la croissance et de l'architecture des herbacées avec le modèle GreenLab..	24
2.1. Architecture et croissance.....	24
2.2. Processus biologiques.....	25
2.2.1. Bases botaniques de l'architecture des plantes (rappel).....	25
2.2.2. Allongement des axes et le temps thermique.....	26
2.2.3. Synchronisation des cycles de croissance et de développement.....	26
2.3. Organes sources, organes puits.....	28
2.4. Demande de la plante.....	29
2.4.1. Expansion des organes, fonctions puits.....	29
2.4.1.1. Schéma du fonctionnement des organes au cours de leur mise en place dans la plante.....	29
2.4.1.2. Forme des fonctions puits.....	30
2.4.2. Calcul de la demande par cycle.....	32
2.4.3. Effet du développement stochastique des axes sur la production de biomasse.....	32
3. Études du développement et de la floraison des herbacées.....	35
3.1. Caractéristiques botaniques et écophysiologicals des herbacées.....	35
3.2. Étude du développement des herbacées.....	37
3.2.1. Schéma générique du développement et de la croissance des herbacées.....	37
3.3. Équations génériques contrôlant les délais à l'expansion des organes.....	41
3.3.1. Étude d'un cas simple de délai d'expansion des organes.....	43
3.3.2. Étude du cas général.....	44
3.4. Schéma générique de la production et de la croissance des herbacées.....	45
3.5. Séries organiques simples et composées chez les herbacées.....	46
3.5.1. Cas déterministe.....	46
3.5.2. Cas stochastique.....	46

METHODOLOGIE.....

1. Matériels d'études.....	50
1.1. Matériel végétal.....	50
1.1.1. Choix de l'espèce.....	50

1.1.2. Nomenclature.....	50
1.1.3. Caractéristiques générales.....	51
1.1.4. Caractéristiques botaniques.....	51
1.2. Présentation des sites d'études.....	52
1.2.1. Région Boeny.....	53
1.2.1.1. Situation géographique.....	53
1.2.2. Commune urbaine de Mahajanga.....	53
1.2.2.1. Climat.....	53
1.2.2.2. Sols.....	53
1.2.3. Les cycles de production des légumes feuilles de la commune de Mahajanga.....	54
2. Méthodes d'études.....	56
2.1. Détails de la conduite des expérimentations.....	56
2.1.1. Pour l'étude du développement.....	56
2.1.2. Pour l'étude de l'effet saisonnier sur l'architecture et de la production végétale.....	56
2.2. Types de mesures effectuées sur la plante.....	57
2.2.1. Pour l'étude du développement.....	57
2.2.2. Analyse de la croissance et de la production végétale.....	57
2.2.2.1. Les traits mesurés.....	57
3. Application du modèle GreenLab sur <i>Acmella oleracea</i>	59
3.1. Simulation du développement de <i>Acmella oleracea</i> (analyse des cimes).....	59
3.1.1. Formules des cimes.....	59
3.1.1.1. Calcul des probabilités des processus de Bernoulli des méristèmes tiges-branches.....	60
3.2. Rappel du modèle de croissance GreenLab.....	63
3.2.1. Résumé des paramètres des cultures utilisée dans le modèle.....	65
3.2.2. Les variables d'entrée.....	66
3.3. Calibration des paramètres de la croissance.....	66
3.3.1. La méthode des moindres carrés généralisée.....	67
3.3.2. Ajustement des séries organiques sur <i>Acmella oleracea</i>	69
3.3.2.1. Ajustement des séries organiques.....	69
3.3.2.2. Ajustement des séries de compartiment.....	70
3.3.2.3. Ajustement sur une seule date (ou monofitting).....	77
3.3.2.4. Ajustement sur plusieurs dates (ou multifitting).....	73

RESULTATS.....

1.OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES.....	75
1.1. Suivi de germination et évolution morphologique de la graine à la plante adulte.....	75
1.1.1. De la germination à la plantule.....	75
1.1.2. De la plantule à l'âge adulte.....	75
1.2. Le développement : mise en place de la ramification.....	75
1.3. L'Unité architecturale.....	76
2. DEVELOPPEMENT DE LA TIGE PRINCIPALE.....	78
2.1. Le phyllochrone.....	78
2.2. Etude du fonctionnement stochastique du méristème.....	79
2.2.1. Liaison Moyenne-Variance du nombre de phytomères en fonction du temps.....	79
2.2.1.1. Distribution du nombre des entre-nœuds par tige en fin de croissance.....	81
2.2.1.2. Ajustement du nombre d'entre-nœuds de la tige à une loi binomiale.....	82
2.2.2.Liaison entre le nombre de phytomère produits et le nombre de cycles de développement (CD).....	82
2.3. Simulation du développement de <i>Acmella oleracea</i> via l'analyse des cimes.....	84
2.3.1. Simulation graphique du développement de <i>Acmella oleracea</i>	88
3. EFFET SAISONNIER SUR LE DEVELOPPEMENT ET LA CROISSANCE de <i>Acmella oleracea</i>	90
3.1. Développement de la tige principale.....	90
3.1.1. Structure de <i>Acmella oleracea</i>	90
3.1.2. Relation entre hauteur de l'axe principal A1 et diamètre à la base.....	91
3.1.3. Dynamique du développement.....	91
3.1.4. Le phyllochrone.....	92
3.1.5. Longueur moyenne des entre-nœuds de l'axe A1.....	93
3.1.6. Surface foliaire de la tige principale.....	94

3.1.7. Simulation du développement.....	95
3.1.7.1. Cas de provenance de la plaine cultivée en saison humide.....	95
3.1.7.2. Cas de provenance de la plaine cultivée en saison sèche.....	97
3.1.7.3. Cas de provenance du haut plateau cultivée en saison humide.....	98
3.1.7.4. Cas de provenance du haut plateau cultivée en saison sèche.....	99
3.1.8. Paramètres topologiques du développement en fonction des saisons et des provenances.....	100
3.2. Simulation de la croissance de <i>Acmella oleracea</i> : application à des plantes adultes en fin de saison de croissance.....	107
3.2.1. Les paramètres optimisés.....	107
3.2.2. Résultats des ajustements sur plusieurs dates (ou multifitting).....	109
3.2.2.1. Saison humide.....	109
3.2.2.2. Saison sèche.....	111
3.2.3. Quantité de biomasse produite en fonction de la surface d'interception lumineuse des plantes.....	113
3.2.3.1. Allocation de biomasse par compartiment.....	113
3.2.4. Évolution du rapport offre sur demande (Q/D).....	114
DISCUSSION.....	
1. Le développement.....	117
Fonctionnement stochastique des méristèmes.....	117
Structure et paramètres topologiques du développement.....	117
Paramètres topologiques du développement.....	117
2. La croissance, allocation et répartition de biomasse.....	119
3. Adaptation de l'espèce de provenance du haut plateau.....	121
4. Relation architecture – modélisation.....	121
5. Perspectives.....	122
CONCLUSION.....	
REFERENCES.....	
ANNEXES.....	

INTRODUCTION

INTRODUCTION

Madagascar est un pays à vocation agricole, la base de son économie est l'agriculture. A une époque où l'on assiste à la mondialisation des espèces alimentaires cultivées, avec un grand appauvrissement de leur biodiversité, en même temps qu'une modification de leur patrimoine génétique, il n'est pas inutile de rappeler que des populations vivent encore de la cueillette des plantes dites « sauvages » pour compléter leur alimentations et aider à lutter contre la malnutrition (Haudricourt, 1999).

Par ailleurs, les légumes feuilles jouent un rôle économique dans la stratégie de sécurité alimentaire des populations urbaines des pays du Sud, dans la mesure où ils sont produits et présents sur les marchés toute l'année, même pendant les périodes difficiles (Kahane *et al*, 2004). Leur production est assurée plutôt par de petits agriculteurs marginalisés pour lesquels simultanément ils contribuent à l'équilibre nutritionnel et procurent par leur vente de petits revenus (Gockowski *et al*, 2003). Les légumes feuilles jouent un rôle important dans les régimes alimentaires de toutes les populations du monde, particulièrement en Afrique, en Asie et en Océanie, où ils assurent la partie essentielle des besoins nutritionnels et médicinaux. Les légumes d'Asie et d'Afrique concernent environ 884 et 1025 espèces cultivées ou sauvages respectivement (Prosea, 1993 ; Prota, 2004). Sur les 275 espèces légumières les plus importantes d'Afrique tropicale, 207 sont consommées pour leurs feuilles (Kahane *et al*, 2004). La plus célèbre entre elles à Madagascar est appelée brède mafane ou anamafana (anana = brède et mafana = chaude) qui veut dire herbe chaude ou Anamalaho. C'est le Cresson de Para dont le nom scientifique est *Acmella oleracea* (L.) ou *Spilanthes acmella* (L.), appartenant à la Famille des Asteraceae.

La Brède mafane est une espèce introduite à Madagascar.

Elle est une plante condimentaire dont l'origine botanique se situe dans les zones tropicales de l'Amérique du Sud, plus précisément du Brésil. C'est une plante annuelle, elle est inconnue à l'état sauvage, on pense qu'elle a été domestiquée à partir de *Acmella alba* (L'Hér.) R.K.Jansen, espèce indigène du Pérou et du Brésil. Elle a certainement été cultivée depuis très longtemps et s'est répandue dans toutes les régions tropicales. Elle s'est naturalisée en Afrique de l'Est, probablement introduite dans les îles de l'océan Indien par les portugais (Prota, 2004). C'est aujourd'hui dans les îles de l'Océan indien qu'on la cultive et la consomme le plus, notamment à Madagascar. Très loin de son berceau brésilien, la brède

mafane est le légume par excellence, l'ingrédient principal et national du plat malgache le "Romazava" qui est un pot-au-feu de zébu et de poulet, accompagné de ces brèdes, du riz et quelques fois de rougaille. Le nom de « brède Mafana » relève du créole et du français régional de Madagascar et des Mascareignes. Si « mafana » vient effectivement du malgache, brède, lui, viendrait du portugais bredo. En malgache, brède signifie « *anana* » et « *mafana* » signifie chaud. Les feuilles et les capitules jaunes sont consommés et donnent une saveur poivrée piquante, qui fait vibrer la langue et les lèvres. Les feuilles peuvent être employées fraîches ou sèches. La plante est réputée avoir des vertus thérapeutiques telles que : anesthésiques, diurétiques, digestives, antiasthmatiques, ses capitules sont réputés odontalgiques et antiscorbutiques (www.herbalistics.com.au/shop/index.php). L'usage médicinal le plus commun et le plus répandu est le traitement du mal de dents et des infections de la gorge et des gencives. Dans le monde entier, on utilise les capitules soit frais soit séchés et réduits en poudre, mais l'usage des feuilles et des racines a également été recommandé. On recommande en outre cette plante pour soigner la dysenterie et les rhumatismes, ainsi que pour renforcer le système immunitaire. Elle est aussi utilisée contre les parasites du sang, surtout contre la malaria, autant de manière préventive que curative (Prota, 2004).

A Madagascar, cette plante est très consommée par la population de Mahajanga. La ville de Mahajanga, malgré sa forte potentialité agro-climatique, est limitée dans sa production des légumes aux dépens des légumes importés. La production maraîchère de la zone n'est pas suffisante pour alimenter la population de Mahajanga. C'est pourquoi une grande partie des produits maraîchers est importée d'une commune voisine et des autres régions de Madagascar (essentiellement les hauts plateaux et la ville d'Antananarivo) (Dumont, 2006). En effet, le secteur maraîcher connaît des difficultés liées à : (1) une production très saisonnière, concentrée durant la saison sèche (de Mai à Octobre) et quasi inexistante en saison de pluie, due à l'inondation des zones de production localisées autour des lacs ou des étangs ; (2) une absence d'organisation de la production et de la commercialisation (Dumont, 2006). Des problèmes se posent également sur la production locale de semences.

Ainsi, pour résoudre ces problèmes, une recherche scientifique en termes de production végétale dans les conditions environnementales des systèmes de culture maraîchers a été entreprise suivant le thème : **MODÉLISATION DE L'ARCHITECTURE**

ET DE LA PRODUCTION VÉGÉTALE DES HERBACÉES. CAS DE *Acmella oleracea* (L.) (Asteraceae). L'objectif est d'identifier les réponses architecturales de *Acmella oleracea* aux conditions environnementales ainsi que la variabilité intraspécifique de ces réponses et les modéliser avec le modèle de croissance GreenLab. Cette étude se concentre sur une espèce de *Acmella oleracea* et de deux provenances de Madagascar : une provenance de la plaine (Ouest), et une provenance du haut plateau (Centre). Les deux provenances ont été étudiées durant deux saisons : la saison humide et la saison sèche.

L'approche architecturale par l'observation de la croissance et de la ramification de ces espèces à différents stades de leur développement permet de caractériser leurs rendements face à la variation de l'environnement sur lequel elles poussent. Par ailleurs, les maraîchers n'ont jamais eu de connaissance sur le développement et la production végétale de *Acmella oleracea*, encore moins sur la variabilité intra- et interannuelle de sa croissance. C'est pourquoi nous avons réalisé une étude dans le but de d'élucider ces problèmes et d'apporter des éléments pour améliorer le rendement du légume feuille. L'utilisation d'un modèle de production s'avère dans ce cas très utile.

En ce qui concerne Madagascar, très peu d'études ont été faites sur les espèces légumières. On peut citer les travaux sur « La caractérisation du système d'approvisionnement de la ville de Mahajanga en légume feuille « cas de *Acmella oleracea*, *Brassica campestris* » (Audois, 2007) ; celui de Dumont (2006) sur « La diversité des exploitations et systèmes de culture maraîchères à Mahajanga » et « L'analyse du marché des produits horticoles » (Ramahefarison, 2006) et celui de Vavitsara (2009) sur « le dynamisme de croissance et de l'architecture des légumes feuilles les plus consommés par la population de Mahajanga, cas de *Brassica campestris* et *Spilanthus acmella* ». En ce qui concerne les pays tropicaux, on peut citer « Les légumes feuilles des pays tropicaux : diversité, richesse économique et valeur santé dans un contexte très fragile », (Kahane *et al.*, 2004). Il s'agit en effet des études biologique, physiologique et agronomique. D'autre part, dans le monde, des études phytochimiques (principes actifs) et phytothérapeutiques (propriétés thérapeutiques) occupent la majorité des recherches faites sur cette plante. Mais aucune étude n'a été faite sur la modélisation de la production végétale de *Acmella oleracea*. Par contre des études ont été faite sur d'autres genres de la même famille tels que *Helianthus* et *Chrysanthemum* (Rey. *et al.*, 2004 et 2006 ; MengZhen., 2012).

La modélisation est une technologie importante permettant à long terme d'obtenir un guide de gestion de l'agriculture, avant de prendre une décision. Parmi les modèles structure

fonction de la plante les plus utilisés, on peut citer : [1] le modèle LIGNUM qui concerne les arbres ; [2] le modèle BIOPE un modèle de production de biomasse qui utilise les résultats obtenus avec le précédent modèle (Cornet, 1981) ; [3] le modèle GreenLab qui est le modèle pour simuler la morphogenèse des plantes à partir des allocations de biomasse aux différents organes de la plante. Les modèles structure fonction de la plante intègrent des connaissances en écophysiologie et l'architecture.

Le modèle GreenLab consiste à développer un modèle de croissance végétale générique (De Reffye, 2009). La première application du modèle GreenLab a été faite sur le caféier *Coffea robusta* (De Reffye, 1979). La validation du modèle GreenLab a été déjà réalisée sur de nombreuses cultures en France, en Chine et aux Pays-Bas (De Reffye, 2009). Elle est souvent appliquée aux arbres (Guo *et al.*, 2009). Son application en agronomie existait déjà en Chine : sur les arbres fruitiers (Wang *et al.*, 2009), sur la tomate (Zhang *et al.*, 2009), sur le cotonnier (De Reffye *et al.*, 1988 ; Franquin, 1970 ; et Dong *et al.*, 2009), tandis qu'elle est la première avec les légumes feuilles (herbacées) à Madagascar. Nous avons adapté le modèle aux stratégies de croissance de *Acmella oleracea*.

Un modèle d'architecture et de production végétale comme le modèle GreenLab peut estimer la production totale et l'allocation de la biomasse aux différents organes tels que les feuilles ou les fruits. Il s'agit d'un modèle initié au laboratoire Liama de Pékin en 1998 par une équipe franco-chinoise (Cirad-CASIA) et développé aujourd'hui à l'UMR AMAP. Ce modèle, dit modèle structure-fonction, est un modèle dynamique, un modèle de répartition de la biomasse au niveau de l'organe (Cournède *et al.*, 2006, De Reffye *et al.*, 2008).

Par ailleurs, la modélisation de l'architecture de la production végétale de légume feuille est intégrée dans les recherches actuelles sur l'agriculture et la biodiversité, afin de comprendre les relations entre la production végétale et les facteurs abiotiques dans le but de trouver des réponses techniques adaptées de gestion et d'entretien agricole.

Les conditions écologiques locales, le comportement héliophile de l'espèce, le déficit hydrique plus marqué aujourd'hui devraient avoir une influence sur la production de la plante. L'approche architecturale apparaît comme un moyen de prendre en compte la variabilité intraspecificque dans la dynamique de croissance et développement de la plante au cours de la saison de végétation. Dans cette approche, un essai a été fait sur des individus de *Acmella oleracea* cultivées en pots. En fonction des conditions environnementales, la plante produit plus ou moins de biomasse, ce qui influence non seulement sur les dimensions des phytomères (entre-nœuds, feuilles, fruits), mais aussi sur leur nombre. La prise en compte de

ces phénomènes permet de représenter les différentes phases de croissance d'une plante et ses capacités d'adaptation d'une plante dans son environnement.

Des questions générales sont abordées :

Peut-on modéliser le développement et la production de *Acmella oleracea*?

Quels sont les facteurs qui influent le plus sur les paramètres du modèle GreenLab : c'est-à-dire les effets sur les force de puits des organes des différents organes : tige, feuille, fruits (paramètres cachés et estimés) et sur la production de biomasse (paramètres mesurés) ?

Quelle est la variabilité intraspécifique de l'architecture et de la production de *Acmella oleracea* ?

Des questions plus spécifiques se posent :

Comment les productions foliaire et de fruits réagissent aux facteurs climatiques (saisons) et comment varient-t-elles en fonction de la provenance des semences ?

Comment améliorer la quantité de production de *Acmella oleracea* de la commune urbaine de Mahajanga ?

Après l'introduction, la première partie de la thèse est consacrée aux concepts et définitions utilisés. Le matériel végétal et les méthodes d'études adoptées seront présentés dans la deuxième partie. Dans la troisième partie, nous présenterons les résultats. Enfin, la dernière partie sera consacrée à la discussion et aux perspectives suivie de la conclusion.

Première partie

CONCEPTS ET DEFINITIONS

Les concepts théoriques de base en modélisation de la production végétale via le modèle GreenLab seront abordés ici.

1. Modélisation du développement et de l'architecture des herbacées avec le modèle GreenLab (De Reffye *et al.*, 2013)

1.1. Modèle de développement déterministe

1.1.1. Fonctionnement des méristèmes, notion d'axe végétatif.

L'architecture des plantes, aux formes si variées, est le résultat de la croissance et de la ramification des axes végétatifs, par leurs méristèmes terminaux et axillaires, qui sont les lieux de la multiplication cellulaire. On distingue une partie aérienne le plus souvent constituée d'une tige portant des rameaux et une partie souterraine formée de racines. Entre les deux et à l'origine de la croissance il y a la graine.

Le méristème produit des séries de phytomères, entités botaniques élémentaires, qui s'empilent pour former des axes végétatifs. Ces phytomères sont constitués d'une portion d'axe appelée entrenœud et d'une entité formée par un nœud associé à une ou plusieurs feuilles et des bourgeons axillaires. Ces bourgeons axillaires peuvent être végétatifs ou florifères (**Figure 1a**). Le nombre de feuilles par phytomère est généralement stable et caractéristique d'une espèce. Par exemple le peuplier porte une feuille par nœud, l'érable deux feuilles par nœud, le catalpa trois feuilles par nœud etc.

Le phytomère est donc l'entité de base de l'architecture aérienne, il est l'équivalent du métamère en anatomie animale. Selon sa position dans le plan d'organisation de l'architecture de l'arbre, il possède des caractéristiques bien établies botaniquement et spécifiques de l'espèce considérée. A lui seul il représente le premier niveau de factorisation de la production d'organes dans une plante. En effet le plus souvent la structure des phytomères est une donnée botanique stable. Connaître le nombre de phytomères c'est donc aussi connaître le nombre d'organes produits par les méristèmes.

Les phytomères sont d'abord formés au niveau du méristème, cycle après cycle sous forme embryonnaire. Après un délai plus ou moins grand ils s'allongent un par un à partir du premier créé, et la croissance de la tige est continue (cas des herbacées ou des arbustes), soit tous ensembles, ce qui donne une croissance rythmique (cas des unités de croissance des

arbres). Dans ce dernier cas, pendant la cessation d'activité, le méristème s'entoure parfois d'écailles protectrices et devient un bourgeon. Seule la phase d'expansion cellulaire est visible. La phase de multiplication reste invisible. Dans le cas de la croissance continue, on désigne donc, par « phyllochrone apparent », le temps observé entre l'expansion de deux phytomères successifs.

Par ailleurs, il est possible de discrétiser le temps en cycles selon le phyllochrone. Cependant il existe des périodes d'inactivité qui sont d'origine soit structurelles, soit stochastiques, c'est-à-dire apparemment réparties au hasard. Pour mesurer la durée de ces pauses on utilise la même unité de mesure du temps qui est le phyllochrone. La représentation des structures simulées peut se faire alors sous deux modes (**Figure 1**).

- Le mode topologique : tous les phytomères de la structure sont affichés.
- Le mode chronologique : tous les phytomères et les pauses sont affichés pour matérialiser complètement les étapes du développement. Le mode chronologique affiche une représentation spatio-temporelle du développement de la structure qui est très utile pédagogiquement. En effet, le temps est en partie caché dans l'architecture car la durée des pauses n'est pas accessible. On peut ainsi visualiser les synchronisations entre les événements et l'effet des retards au développement.

Il est très important de noter que les périodes d'activité et les pauses des méristèmes sont d'égale importance, du point de vue fonctionnel. En effet la photosynthèse peut continuer, même en période d'inactivité des méristèmes, si les feuilles sont fonctionnelles. Aucun nouvel organe n'est créé, mais l'expansion des organes (feuilles, fruits, cernes ...) continue.

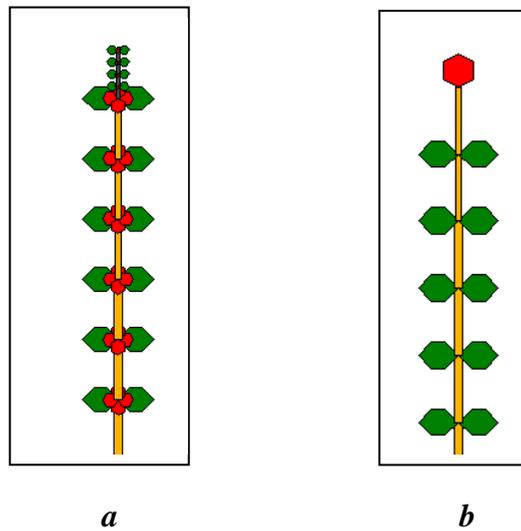


Figure 1 : Deux types d'axes végétatifs : a) axe avec croissance continue qui fabrique des phytomères constituent d'un entrenœud, deux feuilles et 4 fruits et qui se termine par le méristème terminal contenant les ébauches des phytomères suivants, en attente d'allongement. b) axe à croissance définie qui se termine par une transformation du méristème terminal en fleur ce qui constitue un module.

1.1.2. Phyllochrone, somme température

Les éléments botaniques constituent l'architecture des plantes d'un point de vue statique. Dans la réalité, ceux-ci sont mis en place d'une façon séquentielle par les méristèmes terminaux pour construire les axes selon un pas de temps apparent appelé phyllochrone. On peut compter le nombre de phytomères créés par un méristème, qui caractérisent le développement de la tige en fonction du nombre de jours, et que l'on appelle « temps calendaire ». L'hétérogénéité journalière des paramètres de l'environnement (température, eau,...), font que la relation développement-temps calendaire est complexe. Il y a des périodes d'activité qui alternent avec des périodes de pauses. Le phyllochrone est donc variable.

Si maintenant on met en relation le cumul des températures moyennes journalières et le cumul des phytomères produits on obtient une relation linéaire (**Figure 2**). Autrement dit un phytomère est créé chaque fois que la somme des températures dépasse un certain seuil qui détermine donc un pas de développement que l'on appelle ici « cycle de développement » (C.D.). La somme des températures correspondant à un temps calendaire donné est appelée « temps thermique ». Le phyllochrone est donc stabilisé si l'on travaille en temps « thermique ».

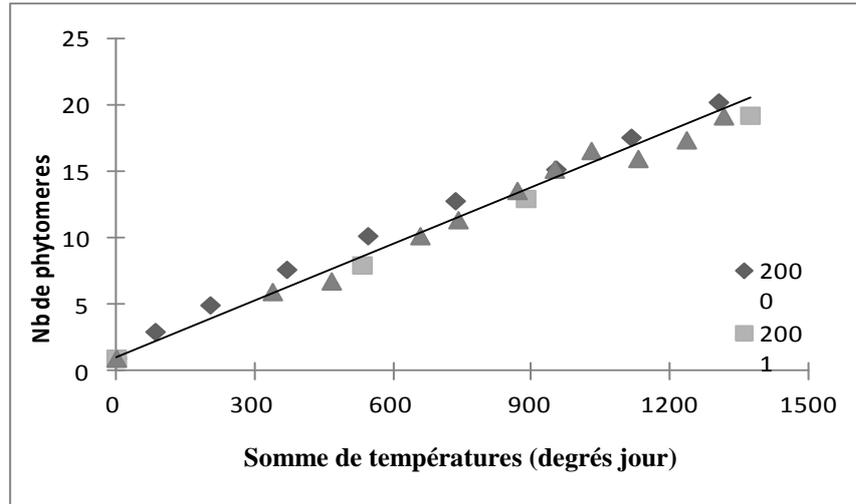


Figure 2 : Nombre de phytomères d'une tige de Maïs en fonction de la somme des températures en degrés jours. Une expérimentation en 2000, et deux expérimentations en 2001 pour deux dates de semi décalées (Avril, Juillet) correspondent à des conditions climatiques très différentes. On constate que le développement de la tige est fortement lié linéairement à la somme des températures. (Ma Y., 2008).

Pour l'établir il faut donc disposer d'un fichier climatique associé à une expérimentation (dans ce présent travail, les données climatiques sont présentées en annexe 5). Ce temps thermique permet de régulariser le développement de l'architecture de la plante. On appelle « âge chronologique » d'un méristème soit le nombre de jours soit le nombre de cycles selon le contexte qui en général sera le temps thermique et non le temps calendaire.

En corollaire si on observe le développement de l'architecture d'une plante dans des conditions naturelles, sans connaître les paramètres de l'environnement, on peut toujours estimer son âge chronologique en cycles de développement alors qu'on ignore son âge en temps calendaire. Les paramètres qui contrôlent le développement de l'architecture peuvent donc être estimés, même si on ignore à quelle vitesse la plante a poussé. C'est ce qui a permis la mise au point de « l'analyse architecturale », initiée par F. Halle et développée au laboratoire AMAP (Barthélémy et Caraglio, 2007).

Naturellement la stabilité du développement du point de vue temps thermique, n'est acquise que dans un domaine de validité des paramètres de l'environnement. En dehors de ce domaine le phyllochrone peut être perturbé. Il existe par exemple une « température de base », journalière, différente pour chaque espèce, en dessous de laquelle la plante arrête son développement (par exemple 12 C° pour un caféier, 4 C° pour le blé). De même il existe une

température maximum qui bloque le développement, et la plante s'étiolle (au dessus de 40 degrés pour les plantes tempérées). La tendance est la diminution du phyllochrone avec l'augmentation de la température et donc le développement s'accélère. Un stress hydrique peut aussi modifier fortement le développement comme chacun le sait pratiquement en observant la croissance d'une plante dans un pot de fleurs non arrosé. La plante arrête son développement et les feuilles s'étiolent.

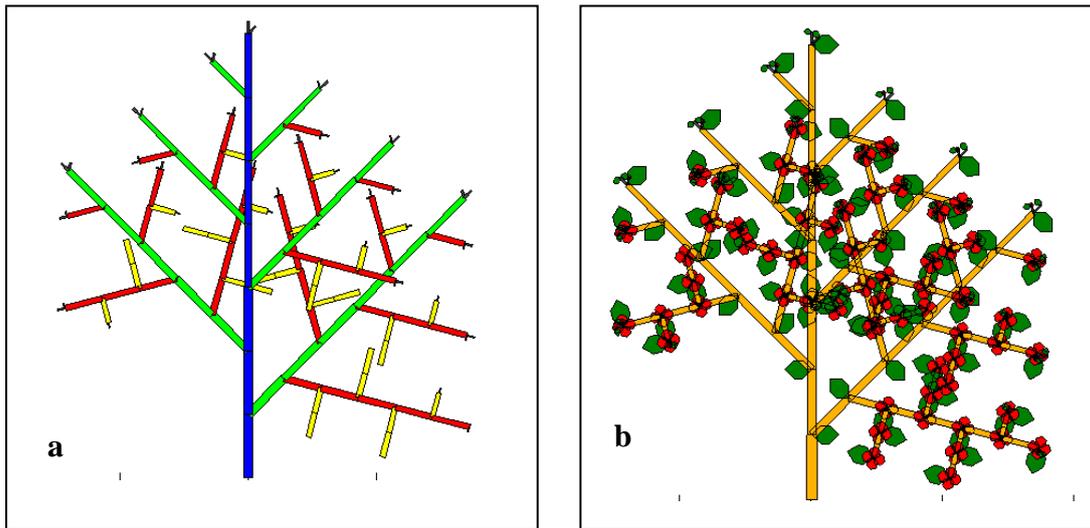
Dans ce travail, pour étudier le modèle GreenLab, nous supposons en général que les plantes ne sont pas stressées par l'environnement. Il va de soi que cette condition est préalable à la mise au point d'un modèle de croissance de plante et à l'étude de l'influence des stress sur les paramètres.

1.1.3. Age physiologique des méristèmes, notion de types d'axes

En architecture des plantes on parle « d'âge physiologique » pour classer morphologiquement des différents types d'axes. L'âge physiologique du méristème est lié au degré de différenciation des phytomères qu'il produit. Les caractéristiques des phytomères déterminent évidemment les types d'axes (**Figure 3a**).

Un méristème à sa création naît avec un âge physiologique, qui est déterminé botaniquement selon sa position dans la structure de la plante (**Figure 3b**).

Botaniquement, on distingue au maximum 6 types d'axes dans une architecture d'arbre correspondant à autant d'âges physiologiques. Ceci correspond à la deuxième factorisation de la structure végétale. Une structure végétale très complexe peut donc être décomposée finalement en un petit nombre de types d'axes de mêmes âges physiologiques bien que d'âges chronologiques différents. Le rassemblement des phytomères en catégorie d'axes permet donc encore une importante factorisation. Connaître leur nombre c'est connaître la production des phytomères qualitativement et quantitativement.



Figures 3 : Structure monopodiale avec des axes à croissance continue a) structure topologique, b) structure botanique. Les couleurs correspondent aux âges physiologiques : bleu l'âge 1 (le tronc), vert l'âge 2 (branches principales), rouge : âge 3 rameaux longs et jaune : âge 4 rameau court portant des fruits. Ici il y a concordance entre l'ordre de ramification et l'âge physiologique des axes.

1.1.4. Notion de structure végétale

L'empilement des axes par le processus de ramification, en changeant d'échelle, donne une structure végétale. La structure végétale est une forme simplifiée le plus souvent représentée en 2D de l'architecture qui elle se veut une description fine et tridimensionnelle de son volume. Cette structure est topologique, elle affiche le système ramifié, sans souci de géométrie, un peu comme un plan de métro qui affiche le réseau de lignes et de stations sans conserver les distances.

La structure topologique décrit les liens de succession, décomposition ou de parenté entre les phytomères qui constituent la plante.

Elle contient implicitement la trace du schéma de développement d'une plante. Ce qui importe dans la structure ce sont donc les positionnements et les caractéristiques des phytomères et de leurs organes (âge physiologique, biomasse,...), ainsi que leurs productions axillaires.

Dans le cas des axes à croissance continue, les ordres de ramification correspondent le plus souvent aux âges physiologiques (**Figure 3a et b**).

Pour passer de la structure topologique à l'architecture de la plante, il faut rajouter les paramètres géométriques : les angles (branchement, phyllotaxie, ...) les flexions des axes

(tropismes, gravité) et la forme des organes (feuilles fruits). On obtient alors une représentation 3D la plus fidèle possible de la plante. L'usage de l'architecture concerne surtout l'image de synthèse. Paradoxalement pour obtenir une belle image de plante, le détail de la structure est inutile. Ce qui compte c'est l'apparence. Il existe de bons simulateurs de végétaux qui n'intègrent que fort peu de botanique (ex : xfrog, onyx tree), contrairement aux logiciels qui simulent GreenLab (Digiplante, Qing Yuan, Gloups,...) et qui fabriquent de l'architecture en cohérence avec la structure végétale observée.

Selon le mode de fonctionnement du méristème terminal (continu, rythmique, défini ou indéfini), les structures végétales s'organisent par le jeu de la combinatoire en des typologies appelées modèles architecturaux par Francis Halle *et al.* (1970). Ceux-ci caractérisent aussi bien les structures des inflorescences que celles des arbres, voire des systèmes racinaires ou des coraux. Les axes à croissance indéfinie, continue ou rythmique vont former des structures dites monopodiales comme chez le pin, le peuplier, le merisier et les axes modulaires des structures dites sympodiales comme chez le frangipanier, le laurier rose, le manioc, etc ... Au cours de son développement, une plante peut montrer des combinaisons des deux cas selon les âges physiologiques. Ainsi la structure principale du manguier (tronc et branches maitresses) est à ramification monopodiale, mais les rameaux sont sympodiaux.

1.1.5. Rapport de rythme

Les périodes d'inactivité peuvent concerner une dormance initiale des méristèmes axillaires après leur création, ou des pauses systématiques après des périodes de fonctionnement. Ces pauses sont dites structurelles par opposition à des pauses aléatoires qui peuvent se produire n'importe quand pendant la période de développement.

Chez les plantes à développement continu, on désigne par « rythme » l'alternance périodique des périodes d'activité et de repos. Généralement le rythme de la tige principale sert de référence et vaut un. Les différences de vitesses de développement visibles entre tige et rameaux axillaires dépendent alors du rapport de leurs rythmes. (**Figure 4**).

Mais le développement des axes est rarement régulier dans le détail, c'est-à-dire déterministe. Ce dernier cas concerne surtout des herbacées non ramifiées comme les Mais, Tournesol, ou les légumes taillés en serre (tomate, poivron).

On observe souvent des irrégularités, même après la correction en temps thermique, dans le fonctionnement des méristèmes qui semblent apparemment dues au hasard. On peut même dire que la régularité est l'exception et elle concerne surtout les petites plantes monocaules (tournesol, betterave) ou les plantes cultivées et taillées (tomate, concombre). Dès que la plante ramifie les branches se désynchronisent rapidement dans leurs développements :

Pour des axes de même catégorie, les fluctuations du phyllochrone des différents méristèmes d'une même plante, sur des périodes de développement identiques, conduisent ainsi à des distributions du nombre de phytomères produits. L'enchaînement des périodes d'activité et de repos n'a plus un caractère périodique dans le temps, comme pour le rythme, mais devient apériodique à cause de la fluctuation des durées. Le développement des axes prend alors un aspect stochastique. Ce phénomène peut affecter le fonctionnement : formation des phytomères, l'avortement et la transformation, et le retard à la ramification. L'architecture perd alors sa régularité, mais la ressemblance entre des individus de même espèce, persiste car ils sont issus des mêmes processus aléatoires. La prise en compte des aspects stochastiques du développement des plantes est indispensable pour définir les bonnes méthodes d'échantillonnages qui permettront d'étudier le fonctionnement de la plante, tant pour les méristèmes que pour les relations sources puits. Le mode de représentation chronologique devient très utile pour visualiser les plantes simulées, car les pauses y sont matérialisées.

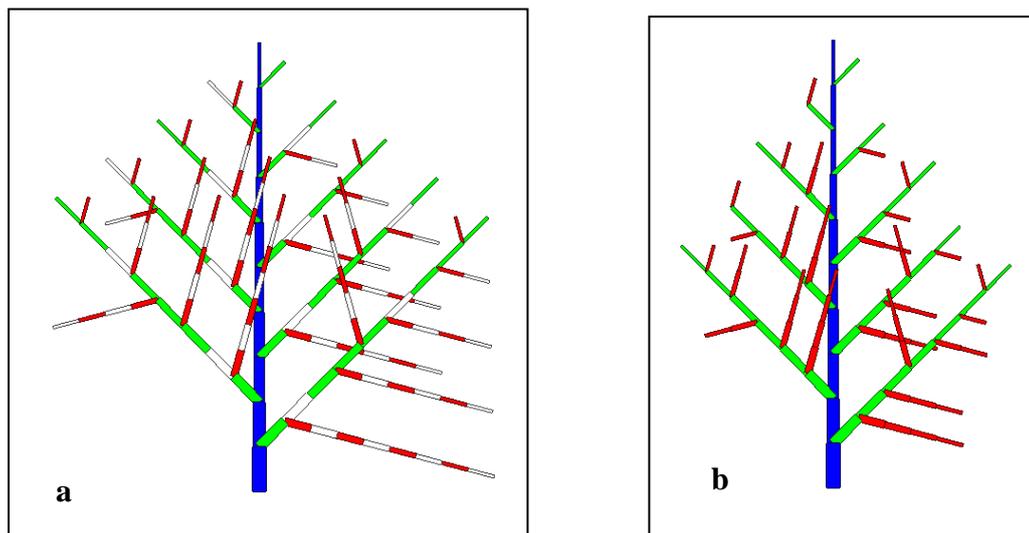


Figure 4 : Rapport de rythme entre les axes d'une même structure : a) Mode chronologique, (b) Mode topologique. La figure 4 montre la trajectoire spatio-temporelle des méristèmes. Toutes les pauses du méristème sont affichées. C'est le mode chronologique. L'âge physiologique en (bleu) possède un rapport de rythme de 1, L'âge physiologique 2 (vert) possède un rythme 0.75. Une pause s'intercale après trois phytomères successifs. L'axe d'âge physiologique trois (rouge) possède un rythme 0.5 qui engendrent des alternances entre

pause et activité. Dans la figure (b) le mode topologique rétablit la part visible de la structure et le temps de fonctionnement dans la plante devient en partie caché.

La ramification peut être retardée après la création des méristèmes axillaires. Les cimes apparaissent alors comme décalées. (**Figure 5 a et b**). Ce phénomène est fréquent chez les buissons (ex : ronces).

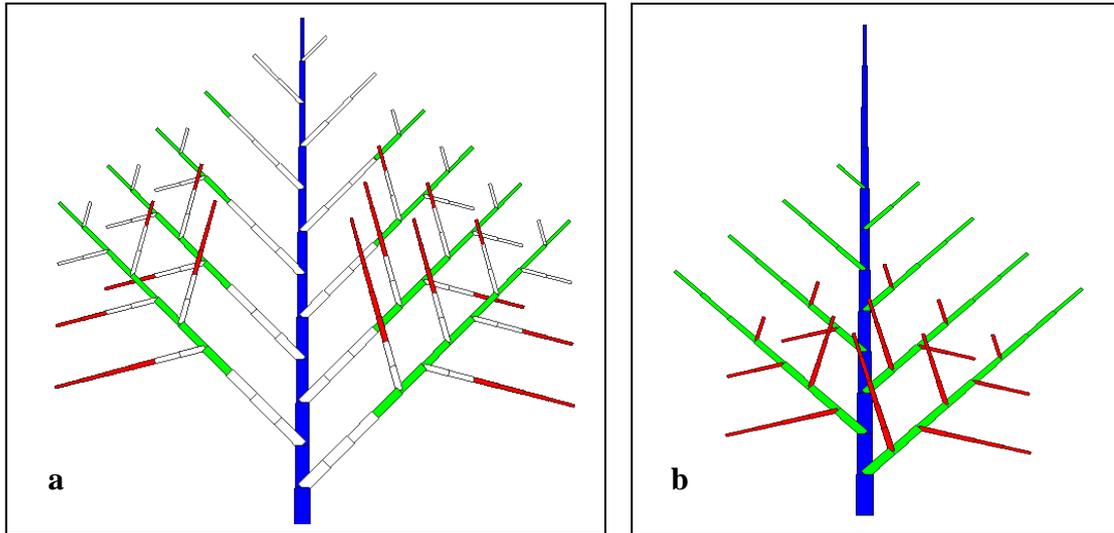


Figure 5 : *Insertion des pauses structurelles dans les structures végétales. Chez les plantes dont les axes ont une croissance continue, a) les pauses avant la mise en place des rameaux retardent le développement des axes, b) les cimes semblent décalées.*

1.1.6. Age ontogénique, simultanéité de la floraison

Les conséquences du vieillissement des méristèmes édificateurs des axes végétatifs selon l'âge physiologique, font que des gradients morphologiques s'installent dans l'architecture. Pour certaines plantes à développement continu comme les herbacées à floraison terminale, les phytomères changent progressivement de morphologie de la base au sommet des axes. Le long de la tige, les entrenœuds s'allongent, les feuilles changent de forme pour finalement ressembler à des sépales qui à leur tour se métamorphosent en pétales, pour finalement générer une fleur. Ce phénomène a été décrit une première fois par l'écrivain Goethe, passionné de Botanique et inventeur du mot « morphogenèse ».

On observe de plus chez ces plantes que la tige et les rameaux synchronisent leurs transformations et les floraisons se produisent en même temps (**Figure 6**). Au départ, la plante a un développement donné, mais lorsque qu'un méristème terminal fleurit, il déclenche automatiquement la mutation des méristèmes axillaires sous jacents. Ceci se produira si les

rameaux sont émis avec une information supplémentaire dépendant du méristème principal. On peut parler d'un âge ontogénique, qui comme son nom l'indique est une information qui se propage de la graine jusqu'à la floraison terminale. Ce phénomène est courant chez les herbacées.

Pour les herbacées, la durée du développement est courte et dure quelques mois. Après un développement purement végétatif, la floraison apparait au bout des axes d'une façon synchronisée.

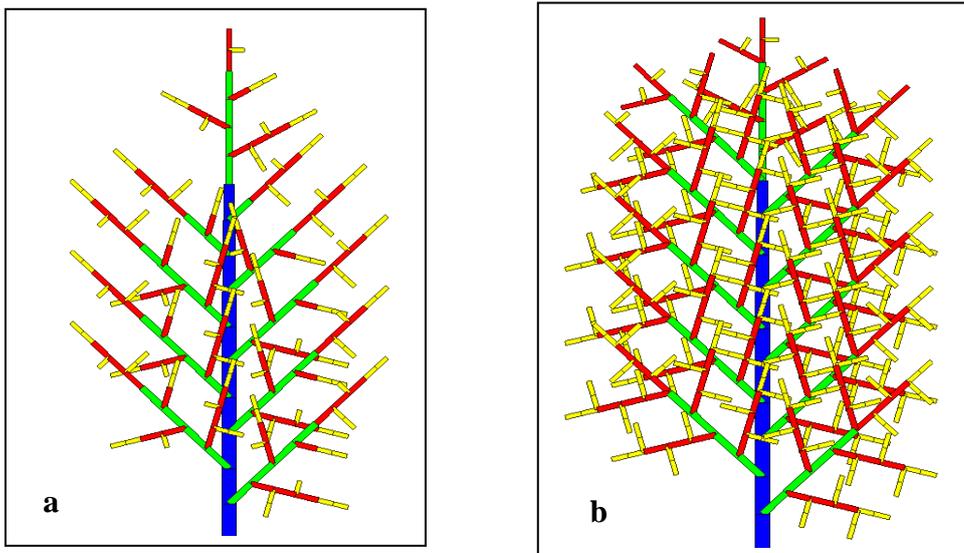


Figure 6 : Développement avec âge ontogénique (a) et sans âge ontogénique (b) pour le contrôle des mutations.

Dans la figure 6a, lorsqu'un méristème mute, tous les méristèmes axillaires mutent de façon synchronisée. Les structures qui avaient déjà exprimées tout leur potentiel de développement ne sont évidemment pas touchées. Le phénomène est à mettre en relation avec un âge ontogénique car la synchronisation affecte les méristèmes situés à la même distance de la base de l'arbre quel que soit le chemin. Dans la figure 6b, toutes les structures expriment la totalité du potentiel de leur développement. Le cas (a) est fréquent plutôt chez les herbacées et le cas (b) plutôt chez les arbres.

1.2. Modèle stochastique

1.2.1. Notion de cycle de développement

1.2.1.1. Modélisation du fonctionnement des méristèmes

La théorie du « renouvellement » établit le lien qui existe entre les variations du phyllochrone dépendant de la loi de renouvellement et celles du nombre de phytomères formés pendant une période donnée de développement qui suit une loi de comptage.

A partir d'une échelle de temps continu on observe donc sur une période T , la production d'éléments définie par une loi de renouvellement de moyenne μ et de variance σ^2 . La théorie du renouvellement établit que la moyenne M et la variance V du nombre de phytomères produits pendant la période T vaut respectivement :

$$M = \frac{T}{\mu}, \quad V \approx T \frac{\sigma^2}{\mu^3}. \quad (1)$$

De plus la distribution obtenue tend vers une loi normale dont les valeurs ne peuvent être qu'entières, puisqu'il s'agit de nombres entiers d'éléments produits. Un cas emblématique concerne la loi exponentielle (de paramètre λ), comme loi de renouvellement qui donne une loi de comptage en loi de Poisson. La moyenne du temps de renouvellement vaut pour la loi exponentielle $\mu = \frac{1}{\lambda}$ et la variance $\sigma^2 = \frac{1}{\lambda^2}$

Ce qui donne $M = \lambda.T$ et $V = \lambda.T$ pour la loi de comptage qui n'est autre que la loi de Poisson caractérisée par une variance égale à la moyenne.

Dans le cas où la variance de la loi de comptage est inférieure à sa moyenne, cette distribution peut être assimilée à une loi binomiale qui tend de la même façon vers la loi normale par valeurs entières lorsque T augmente.

Les moyenne M et variance V d'une loi binomiale (N, b) s'écrivent :

$$M = N.b ; V = N.b.(1-b) \quad (2)$$

En comparant les systèmes d'équations (1) et (2) on établit facilement que :

$$N \approx \frac{T}{\mu(1 - \frac{\sigma^2}{\mu^2})} \text{ et } b \approx 1 - \frac{\sigma^2}{\mu^2} \quad (3)$$

Or la loi binomiale (N, b) peut être considérée comme la distribution qui résulte d'un processus de renouvellement avec un pas de temps discret, dans lequel N renouvellements sont réalisés chacun avec une probabilité b pour chaque pas de temps. Un tel processus est appelé « processus de Bernouilli ».

L'utilisation de la théorie du renouvellement permet donc de passer du temps continu au temps discret avec une bonne approximation (au moins à partir de $N > 5$). En partant de l'observation que la distribution du nombre de phytomères produits par des tiges semblables

pendant une période donnée T , s'ajuste à une loi binomiale (N, b) , on en déduira la durée moyenne du cycle de développement : $t_{cd} = \frac{T}{N}$ et la probabilité b de faire un phytomère à chaque CD .

Ce modèle est en bon accord avec l'utilisation du temps thermique par rapport au temps calendaire. Le temps minimum qui sépare la création de deux phytomères successifs vaut évidemment 1 CD et c'est donc maintenant le nombre moyen de phytomères cumulés qui est en relation linéaire avec le temps thermique.

Supposons que le temps de renouvellement μ puisse se dilater selon un coefficient x en $x * \mu$ et son écart type σ également en $x * \sigma$ en fonction de la température. Cela est sans effet

sur la valeur de la probabilité b . en effet on a : $b \approx 1 - \frac{x^2 \sigma^2}{x^2 \mu^2} = 1 - \frac{\sigma^2}{\mu^2}$

La distribution du nombre de phytomeres produits reste invariante après la transformation du temps calendaire en temps thermique effectuée. Il s'agit d'une simple dilatation de l'échelle du temps. Au bout d'un temps variable selon les conditions de température on aboutit à une même distribution du nombre de phytomères par pousse pour un même nombre de cycles de développement.

1.2.1.2. *Étude numérique sur un cas théorique*

• **Une vérification est donnée par l'exemple théorique suivant :**

Soient deux lois de renouvellement qui ont même moyennes et variances avec $\mu = 6$ et $\sigma^2 = 2$. Ces deux lois peuvent être par exemple une loi binomiale ($N=9$, $b=2/3$) et une loi géométrique de paramètre $c=0.5$ décalée de 4 unités (**Figure 7**).

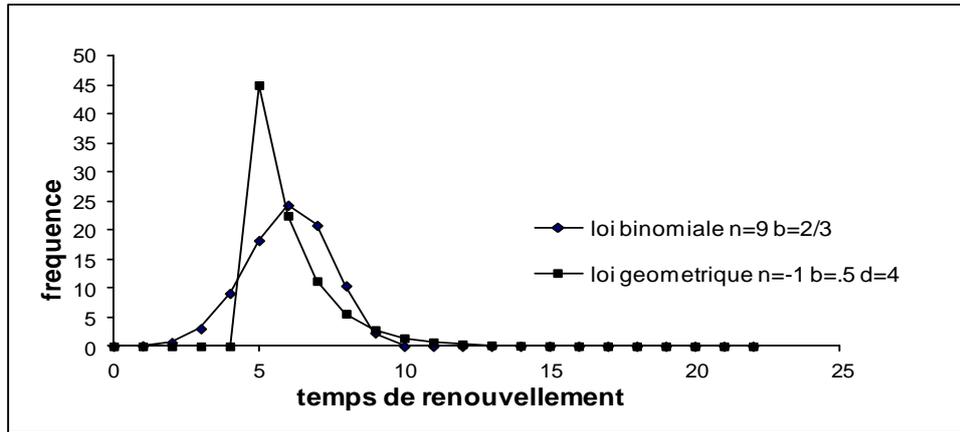


Figure 7 : Exemple de deux lois de renouvellements ayant même moyenne et même variance. L'une est une loi binomiale et l'autre une loi géométrique décalée.

Si $T=100$ est la période d'observation, alors une fois transformée en cycles de développement, on observera avec une bonne approximation que la distribution observée est proche de la loi

binomiale (N,b) avec numériquement : $N \approx \frac{100}{5.7} = 18$; $b \approx 1 - \frac{\sigma^2}{\mu^2} = 0.94$

La figure suivante montre le résultat de 100 simulations de la production des deux lois de renouvellement sur une période de 100 pas de temps et que l'on compare avec loi de comptage binomiale déduite du renouvellement (avec $N=18$ et $b = 0.94$). Les trois lois donnent bien des résultats similaires.

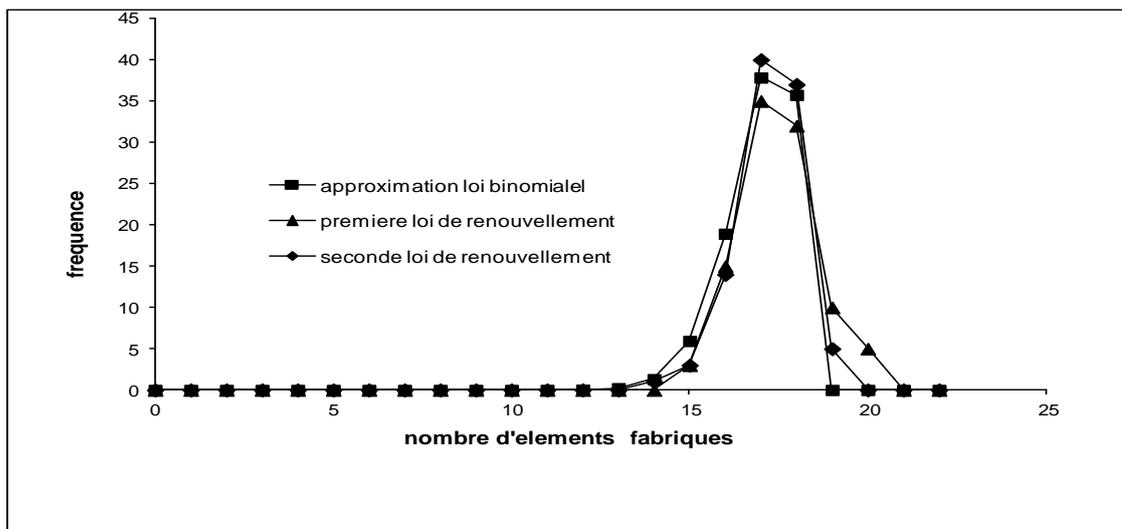


Figure 8 : Comparaisons entre les distributions de la production d'éléments résultant des deux lois de renouvellements de la (Figure 2), ayant même moyenne (6) et même variance (2) et de l'approximation binomiale déduite de la théorie du renouvellement. Cette dernière permet donc de discrétiser le temps continu en une somme de pas de temps aux quels on peut associer une probabilité de réalisation d'un élément.

En conclusion, les distributions du nombre de phytomères produites sur une même période de développement, par des tiges de même nature nous renseignent sur les modalités du fonctionnement des méristèmes. Même en ignorant le temps réel qu'il a fallu pour les obtenir, on peut leur associer l'information sur le nombre de cycles de développement qui les ont engendrés associé à une probabilité de fonctionnement. Le phénomène complexe du renouvellement est donc assimilé avec une bonne approximation à un processus de Bernoulli.

Plus N est grand, plus la distribution s'étale car la variance croît linéairement avec la moyenne selon : $V = (1-b).M$. (4)

A des dates fixées on peut relever les moyennes et les variances. Ces dernières se stabilisent moins vite que les moyennes en fonction du nombre d'échantillons (**Figure 9**).

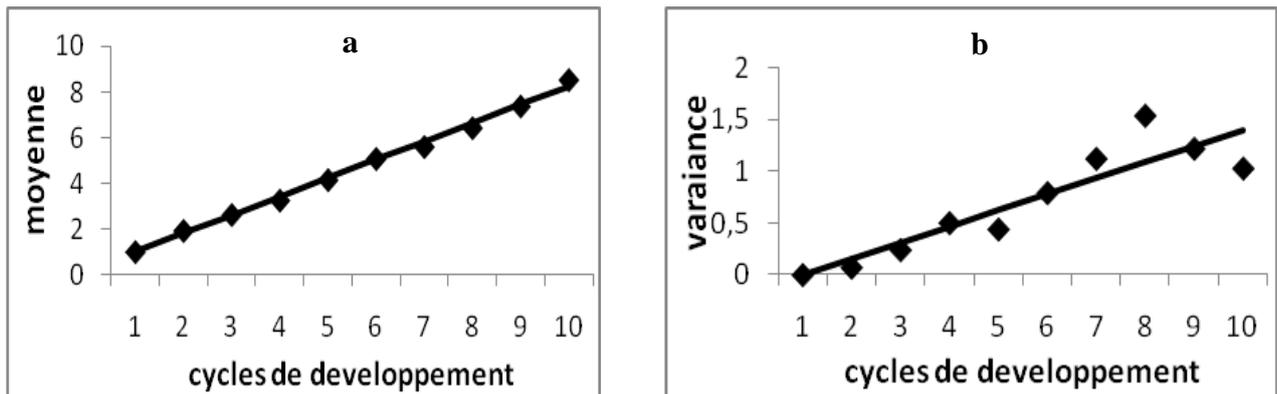


Figure 9 : a) Relevés des moyennes et b) des variances, observées sur 10 cycles pour des échantillons de 20 simulations de processus de Bernoulli. Les liaisons sont linéaires mais la dispersion des points augmente avec l'âge de la population.

Si on relève les couples moyennes variances on peut tracer leur liaison (**Figure 10**). Celle-ci est linéaire comme prévu par la formule 4.

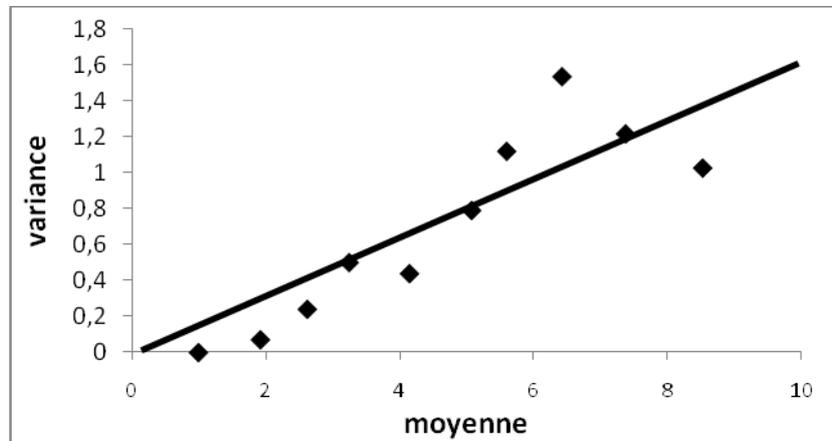


Figure 10 : Liaison entre la moyenne et la variance dans une simulation de processus de Bernouilli de paramètre $b= 0.8$ sur 10 cycles de développement. Les losanges représentent la valeur moyenne de 20 simulations par échantillon. La petitesse de ce dernier explique la dispersion par rapport à la droite théorique $y= (1-b)x$.

1.3. Développement des structures

1.3.1. Dénombrement des phytomères produits par les structures végétales

Lorsque l'on simule le développement d'une structure végétale jusqu'à un âge donné, un des résultats attendus est le dénombrement des phytomères produits, ainsi que de leurs différents types d'organes, à tous les stades de développement, et selon leurs âges physiologiques). En général, lorsqu'une structure topologique est engendrée par une grammaire, selon des règles basées sur les relations entre les entités, elle est décrite sous forme d'une suite de symboles qui peut être très volumineuse, mais qui contient et permet de dénombrer tous les éléments créés.

Si on doit explorer toute la structure topologique, le temps nécessaire sera proportionnel au nombre d'organes produits. La méthode trouve très vite ses limites car le temps de calcul peut donc augmenter exponentiellement avec le stade de développement (des millions de phytomères chez les grands arbres). Dans le cadre de cette thèse, les structures sont de petites tailles et donc on peut se servir de la structure topologique pour dénombrer le nombre de phytomères produits.

Le modèle GreenLab permet, à partir de l'Automate Botanique, de déduire et de construire des opérateurs de développement efficaces qui concentrent l'information et qui calculent rapidement, par factorisation, la production de structures végétales de grande dimension dotées d'une organisation topologique complexe sans avoir à les explorer. Dans les cas les plus simples la production de phytomères peut s'exprimer en fonction de l'âge de la plante et des paramètres de l'automate botanique.

1.3.2. Génération des modèles d'inflorescences et des modèles architecturaux des arbres par un automate botanique

1.3.2.1. Simulation des inflorescences

Les inflorescences sont construites selon des structures botaniques caractéristiques. Elles ont donné lieu à une classification botanique déjà ancienne. La méthode proposée et basée sur l'âge physiologique, permet de les simuler toutes facilement, à partir de différentes programmations du même modèle d'automate botanique de GreenLab. Les inflorescences sont simples ou composées. Par analogie avec la plante entière, on distinguera les modes de ramifications à caractère monopodial qui caractérisent les grappes, panicules ou épis, de ceux à caractère sympodial comme les ombelles et les cimes. L'usage de l'âge ontogénique permet de synchroniser la floraison en bout d'axe florifère.

Les inflorescences simples : Elles sont caractérisées par des structures élémentaires. Partant de la *fleur simple* en bout d'axe florifère, on arrive à la *grappe* caractérisée par un seul ordre de ramification. Des variantes de ce schéma donnent les épis, les corymbes, les ombelles et les capitules.

Les inflorescences composées : Elles sont des combinaisons des précédentes qui s'emboîtent : des grappes de grappes, des ombelles d'ombellules, des épis composés, des grappes d'ombelles, des ombelles de grappes et des cymes (**Figure 11**).

- **Le logiciel de simulation des structures végétales : Visual Plant**

Développé par Zhao Xing (2001) ce logiciel permet à partir de l'automate botanique défini dans le modèle GreenLab de générer toutes les différentes combinaisons dans le développement des structures végétales trouvées dans la nature, comme on peut le voir dans la figure suivante.

Inflorescences simulées par VISUAL PLANT (Zhao Xing)

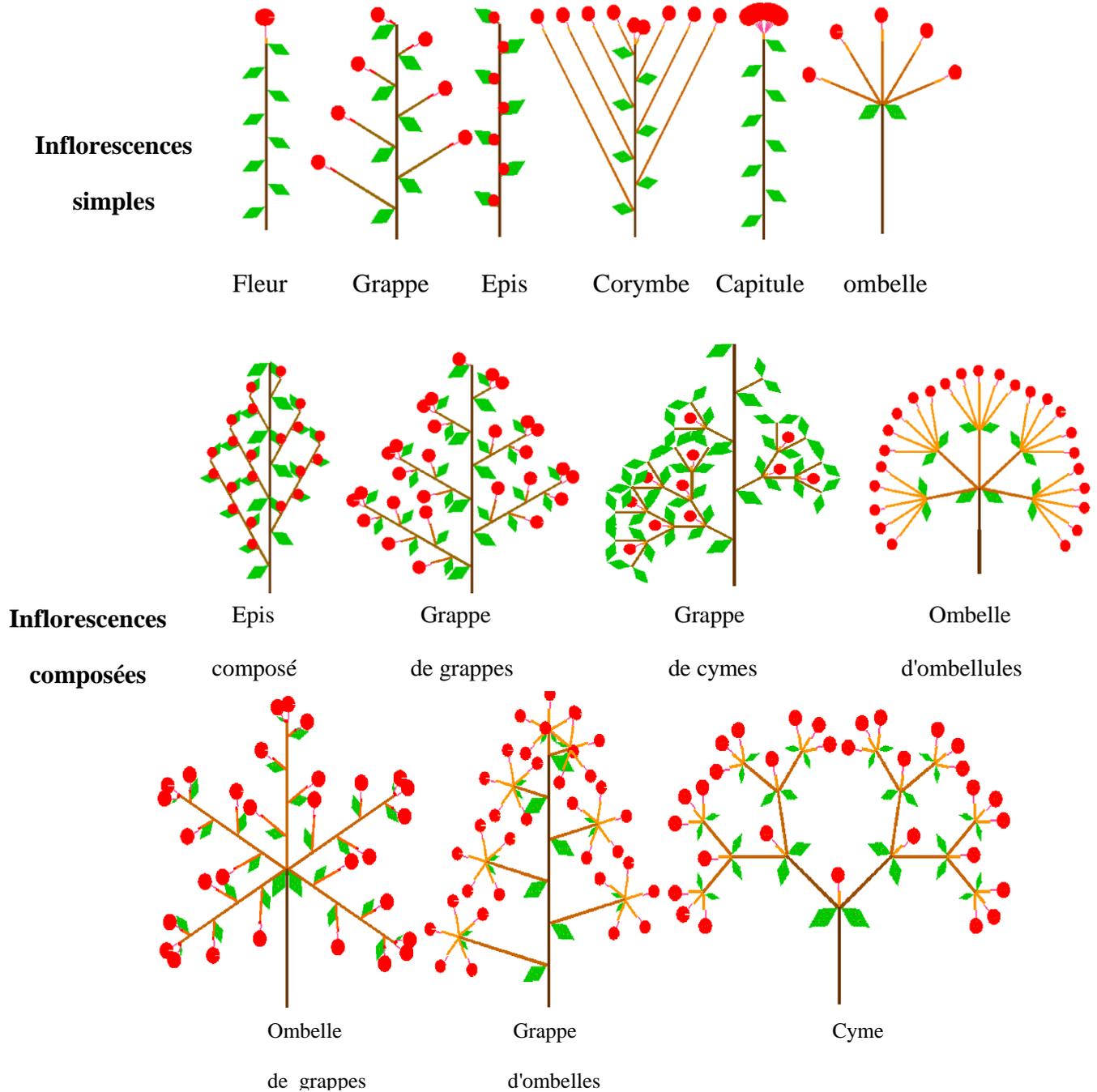


Figure 11 : Les inflorescences simples et composées sont un bel exemple de combinaisons des modes de ramifications des structures végétales. Initiées dans une partie préformée, elles se déploient sous l'effet de la croissance des organes. (Logiciel Visual Plant Zhao Xing).

1.3.2.2. Simulation des modèles architecturaux des plantes

Le concept de « modèle architectural » a été initialement établi à partir de l'observation de plantes tropicales et étendu par la suite aux espèces d'autres régions bioclimatiques (Hallé et Oldeman, 1970; Hallé *et al.*, 1978).

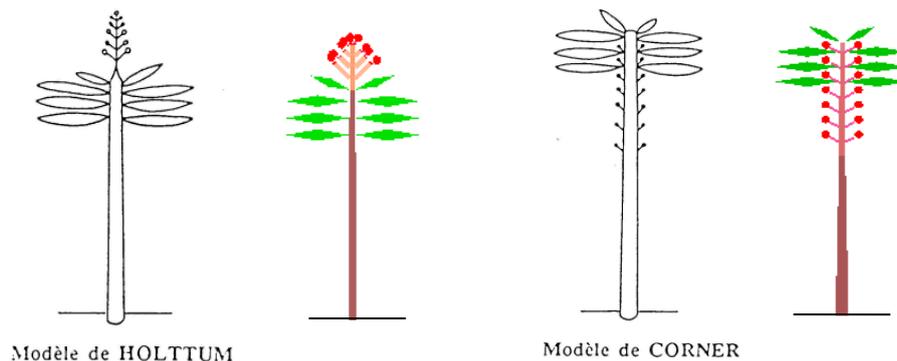
Dus aux botanistes Halle et Oldman, ils constituent une intéressante combinaison entre :

- Le caractère simple ou composé de l'unité de croissance qui confère un développement continu ou rythmique aux axes végétatifs. .
- L'orthotropie et la plagiotropie des axes végétatifs qui contrôlent le redressement ou l'affaissement des axes.
- Les modes de floraison axiale ou terminale qui déclenchent des rameaux respectivement monopodiale ou sympodiale.

A cela s'ajoute les possibilités de la réitération du modèle de base. Les modèles architecturaux offrent plus de possibilités que les modèles d'inflorescences, bien qu'ils se construisent sur le même principe basé sur les notions d'âges physiologique et chronologique. Sans vouloir les passer tous en revue, il est intéressant de voir l'efficacité des automates botaniques pour les générer. Les simulations sont à comparer aux dessins des botanistes spécialisés en architecture des plantes (**Figures 12**). En effet, il représente l'expression du développement endogène de la plante. Pour l'ensemble du règne végétal, vingt trois modèles ont été décrits par Hallé *et al.*, (1978) (**Annexe 1**).

Modèles avec un fonctionnement continu des méristèmes

Modèles non branches



Modeles branches

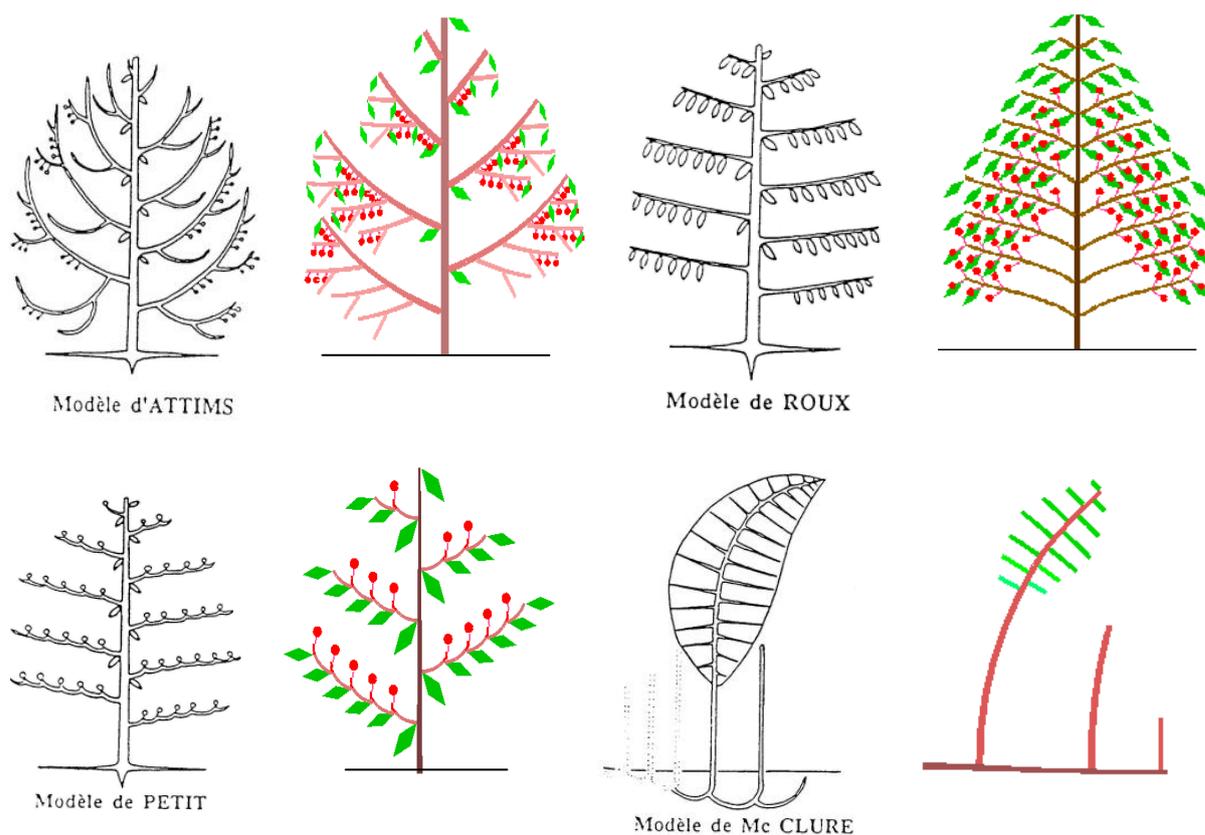


Figure 12 : Modèles avec un fonctionnement continu des méristèmes

Dans tous ces modèles le phytomère est l'uniacte de croissance et le tronc est orthotrope avec une ramification monomodale. Mais les branches peuvent être orthotropes (Attims ex : Eucalyptus), plagiotropes (Roux ex : caféier), sympodiales (Petit ex : cotonnier). Chez le modèle de Maclure (ex : bambou) le rhizome joue le rôle d'une tige qui porte les axes feuilles.

2. Modélisation de la croissance et de l'architecture des herbacées avec le modèle GreenLab (De Reffye *et al.*, 2013)

2.1. Architecture et croissance

Le modèle GreenLab par ses algorithmes récursifs construit une structure topologique à partir du fonctionnement des méristèmes pilotés par l'Automate Botanique. On passe de cette structure à l'architecture de la plante en associant des règles géométriques qui définissent les positions, les orientations et les dimensions des organes. Dans ces opérations seul le point de vue du développement est abordé et les organes ne jouent qu'un rôle décoratif dans la représentation. Ce point de vue simplifié est suffisant pour les besoins de la visualisation en image de synthèse.

Il s'agit maintenant d'attribuer un rôle fonctionnel en termes de sources et de puits aux organes, de tenir compte des paramètres de l'environnement afin de calculer la croissance de la plante. On suppose donc les paramètres du fonctionnement des méristèmes qui contrôlent le développement connus. La biomasse est synthétisée à chaque cycle de développement et distribuée dans la structure jusqu'aux nouveaux organes créés ainsi qu'aux anciens qui continuent leur expansion. Le système fonctionne par récurrence à partir de la graine. La morphologie des organes dépend de leur biomasse et de leurs coefficients de formes (allométrie). L'architecture de la plante produite en simulant la croissance n'est pas visuellement différente de celle produite en simulant le développement avec une géométrie plaquée. Mais les organes jouent maintenant leurs rôles fonctionnels, ce qui permet d'aborder la production végétale sous un angle nouveau et donc d'être un outil utilisable pour de nouvelles applications agronomiques.

2.2. Processus biologiques

La croissance d'une plante est sous la dépendance de deux processus biologiques qui interagissent : Le développement qui met en place les axes végétatifs et qui dépend du fonctionnement des méristèmes et la croissance qui dépend de la photosynthèse par le jeu des relations sources-puits et cause l'expansion des organes. L'architecture végétale qui en résulte est à la fois le résultat et le support de ce mécanisme qu'elle contrôle par rétroaction pendant la croissance de la plante.

2.2.1. Rappel sur les bases botaniques de l'architecture des plantes

Les données qualitatives de l'architecture des plantes proviennent de la Botanique (Halle et Oldeman, 1978). Les méristèmes (bourgeons) mettent en place des séries de « phytomères » pour former les axes végétatifs. Les phytomères (**Figure 13a**), sont constitués d'un entrenœud (portion d'axe) et d'un nœud terminal qui porte des feuilles, des inflorescences ou des axes ramifiés. Un résultat essentiel en architecture végétale est que le nombre de types morphologiques d'axes est limité (**Figure 13**). Généralement on distingue moins de 6 catégories d'axes dans un grand arbre alors que leur nombre peut dépasser plusieurs milliers. Le nombre de catégories est évidemment associé à un nombre équivalent de fonctionnements différenciés des méristèmes. A chaque type d'axe on peut associer « un âge physiologique » du méristème édificateur.

Le caractère continu ou rythmique de ce fonctionnement en liaison avec la ramification, l'apparition des avortements ou des floraisons terminales, le géotropisme des axes, donnent

naissances à des combinaisons variées de types d'architectures, appelées « modèles architecturaux ».

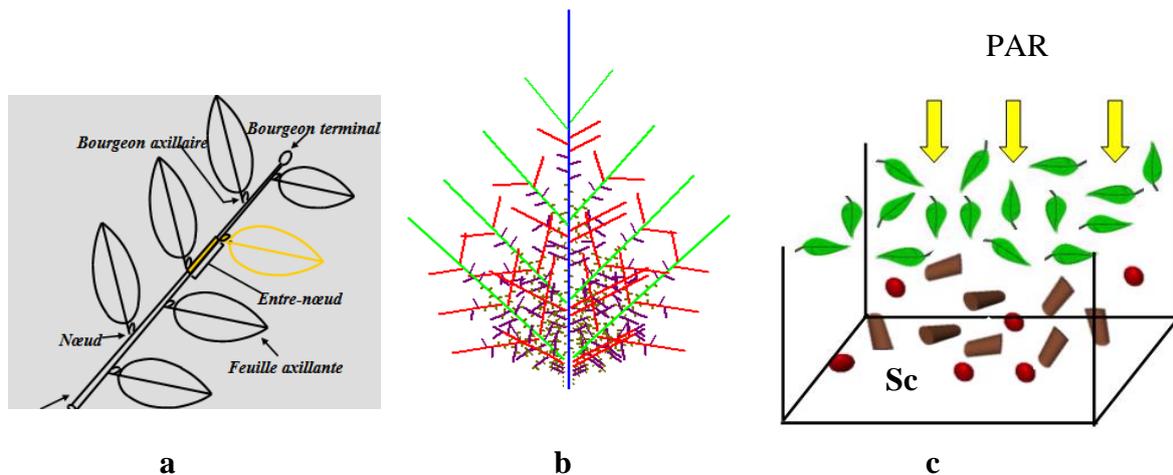


Figure 13 : a) Structure d'un axe feuillé, b) organisation d'une structure végétale avec différents types d'axes correspondant à autant d'âges physiologiques. c) interception de la lumière par un couvert végétal. Les plantes ne sont pas individualisées ce qui compte c'est la surface de production au sol Sc. PAR= photosynthétique radiation.

2.2.2. Allongement des axes et le temps thermique

La croissance des plantes fluctue sous la dépendance des variations des paramètres de l'environnement (lumière, température,...). Ainsi l'allongement des axes est irrégulier en fonction du temps. Il dépend à la fois du fonctionnement des méristèmes qui créent de nouveaux phytomères et de l'expansion de ceux-ci. Les agronomes se sont aperçus que si l'on substitue au temps calendaire (les jours), la somme des températures moyennes journalières (appelée temps thermique) reçue par la culture, alors l'allongement des axes par création des phytomères, devient une fonction linéaire du temps thermique. Les périodes de repos disparaissent. Chaque phytomère créé correspond à un cycle de développement. L'étude des modèles de croissance et de développement s'en trouve alors grandement simplifiée.

2.2.3. Synchronisation des cycles de croissance et de développement.

S'il semble pertinent de discrétiser en cycles le temps de développement d'une plante dont les méristèmes produisent des nombres entiers de phytomères selon une relation linéaire en fonction des sommes de températures, le processus de croissance des organes n'a pas de marqueurs explicite et dépend du temps d'une façon continue. Cependant la croissance des organes est aussi complètement liée au temps thermique et son niveau d'activité est parallèle à celui du développement des axes. La croissance des organes qui dépend de la photosynthèse

ralentit si la température extérieure s'abaisse. La durée d'expansion des organes est donc dépendante aussi du temps thermique. Pour synchroniser la croissance et le développement dans le fonctionnement de la plante, le modèle GreenLab choisit de discrétiser le temps continu de la croissance en cycles dont la durée est celle du cycle de développement (ou un sous-multiple si on veut augmenter la précision), calculé à partir du temps thermique. A chaque cycle les méristèmes mettent en place de nouveaux phytomères et les feuilles produisent de la biomasse qui se répartit dans la plante selon la compétition des différents organes puits. Cette méthode permet de suivre le fonctionnement d'une plante lorsque le développement s'arrête et la croissance continue comme chez le Maïs (**Figure 14**). Au début, la plante se développe en émettant des phytomères linéairement selon le temps thermique. Cette première phase permet de définir la durée du cycle de développement. L'arrêt du développement se produit par la formation d'un épi male par le méristème terminal. Dans une deuxième phase, la photosynthèse continue avec l'expansion de l'épi femelle en l'absence de marqueurs temporels du développement. Cette période de croissance peut être suivie pas à pas en utilisant le cycle de développement grâce à sa correspondance avec le temps thermique. Le fonctionnement de la plante est donc synchronisé pour le développement et la croissance.

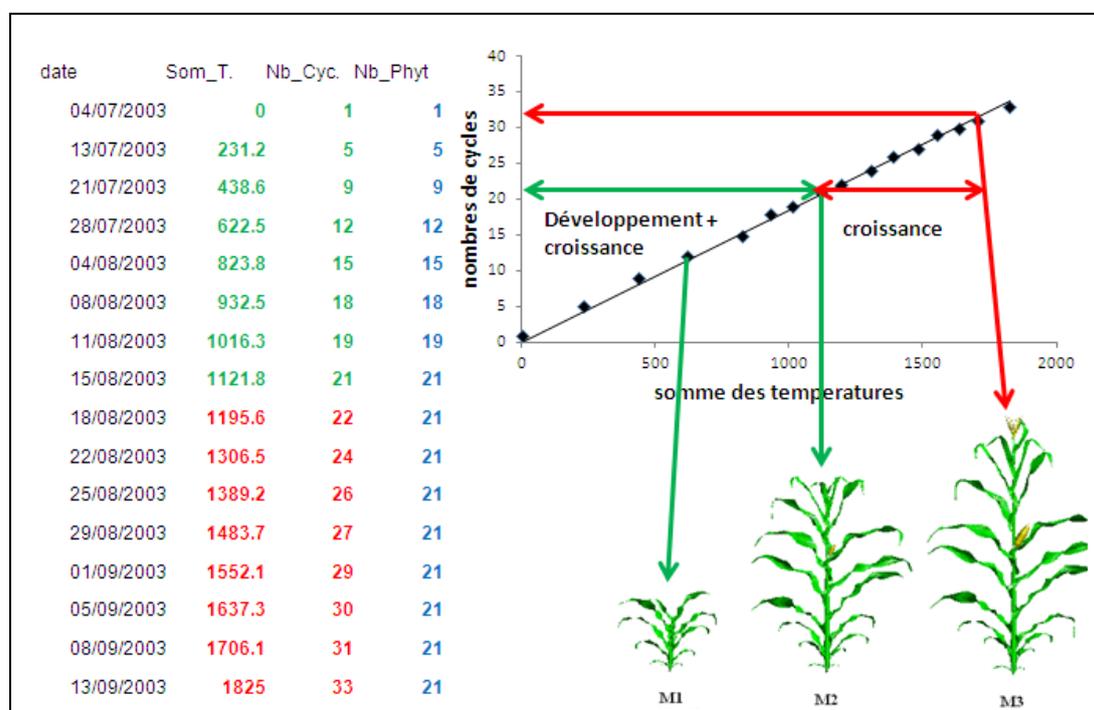


Figure 14 : Observations sur les phases de la croissance et du développement d'un maïs cultivé en Chine (Ma Yun Tao Chinese Agriculture University). On peut suivre à partir du semis jusqu'à la maturité l'évolution parallèle des dates (temps calendaire) et des sommes cumulées des moyennes de températures journalières (temps thermiques). Avant la fin du développement le nombre de phytomères formés est par définition égal au nombre de cycles

de développement, utilisés aussi pour l'expansion des organes mis en place. Après la formation de l'épi mâle, le méristème terminal ne fonctionne plus.

La relation linéaire entre le temps thermique et le nombre de cycles engendrés est établie jusqu'à la formation de l'épi mâle, mais la croissance (expansion des organes) continue au delà. En prolongeant cette relation après l'arrêt du développement on peut attribuer les nombres de cycles utilisés pour la croissance à chaque date calendaire. Trois observations du Mais sont représentées correspondant à des sommes de températures. M1 stade juvénile, les phytomères sont en création et en expansion. M2 stade d'arrêt du développement. Le méristème édificateur change de fonctionnement et produit un épi mâle. M3 stade de maturité, la croissance ne se produit plus, par arrêt de la photosynthèse suite au vieillissement des feuilles. Entre les stades M2 et M3 c'est l'expansion des organes qui fait la différence, pas leur nombre qui n'évolue plus.

2.3. Organes sources, organes puits

Les organes de la plante se divisent en deux catégories :

Les organes sources : qui produisent de la biomasse par photosynthèse en interceptant la lumière à leur surface. Ces organes sont également des puits car ils sont constitués de matière végétale. La feuille est le principal organe source. Sa forme aplatie maximise l'interception de la lumière. D'autres organes peuvent participer aussi à la photosynthèse, comme les gaines des feuilles des graminées ou les gousses des légumineuses et les siliques des crucifères. A l'origine de la croissance, la graine est un organe source. Le phénomène de remobilisation de la biomasse dans le pool commun, fait qu'à leur sénescence, tous les organes peuvent redevenir sources.

Les organes puits : Tous les organes sont des puits qui attirent la biomasse synthétisée. La force du puits d'un organe varie selon son type et son âge chronologique. En général, le puits croît depuis la création de l'organe jusqu'à un maximum, pour ensuite décroître et enfin s'annuler quand l'organe a atteint sa maturation. D'autres puits sont spéciaux : les cernes ligneux des axes végétatifs à l'origine de la croissance secondaire et les racines. Ces dernières dans le modèle GreenLab sont englobées dans un compartiment racinaire faute de pouvoir les détailler suffisamment. Un autre puits important et caché est le compartiment réserve constitué essentiellement de grains d'amidon stocké dans les cellules.

La forme d'un organe est dépendante de son volume et de coefficients de formes qu'on appelle allométries.

La feuille est considérée comme un volume aplati dont l'épaisseur e est constante. La surface est dans ces conditions proportionnelle au volume.

L'entrenœud est considéré comme un cylindre défini par la surface de sa section s et sa longueur h . Son volume v dépend de la quantité de biomasse q et de la densité d .

Le coefficient b caractérise l'allongement du cylindre et le coefficient γ l'allométrie entre s et h . Les dimensions du cylindre sont liées au volume et aux allométries par les formules :

$$h = \sqrt{b} \cdot (v)^{\frac{1+\gamma}{2}}, s = \sqrt{\frac{1}{b}} \cdot (v)^{\frac{1-\gamma}{2}}$$

On remarque que si $\gamma=1$ la section est constante et la longueur est proportionnelle au volume. Si $\gamma = -1$ la longueur est constante. Enfin si $\gamma=2/3$ le rapport longueur sur diamètre est constant.

Enfin pour simplifier on peut assimiler un fruit à un ellipsoïde, les demi-axes étant les coefficients de formes.

2.4. Demande de la plante

2.4.1. Expansion des organes, fonctions puits.

2.4.1.1. Schéma du fonctionnement des organes au cours de leur mise en place dans la plante

La **figure 15** montre le schéma du fonctionnement des organes au cours de leur mise en place dans la plante. Les organes sont créés par les méristèmes et subissent ensuite plusieurs phases d'expansion qui correspondent à l'évolution de leur force de puits qui capte la biomasse dans le pool commun. Ces phases d'expansion sont discrétisées en cycles qui sont les mêmes que ceux basés sur le temps thermique et utilisés pour l'allongement des axes en phytomères par les méristèmes apicaux. Ceci permet de synchroniser la croissance avec le développement. En général en début d'expansion, la force de puits de l'organe est faible, elle passe par un maximum puis disparaît à la maturité. L'organe cesse d'être en compétition avec les autres pour la biomasse disponible et disparaît de la demande de la plante.

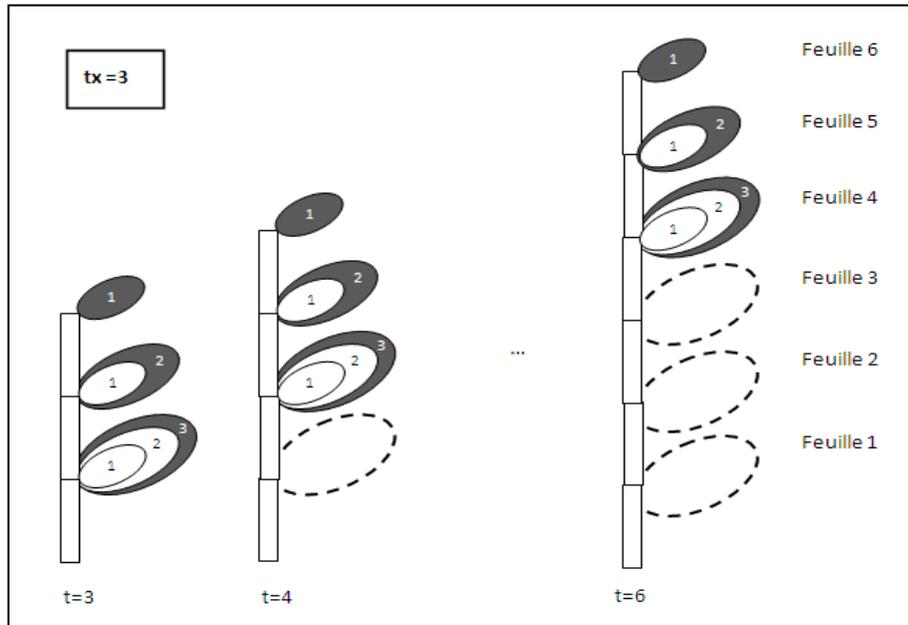


Figure 15 : Croissance des organes sur une tige et mis en place par le processus de développement lié à l'activité du méristème terminal. A chaque cycle un nouvel organe est créé. L'expansion de chaque organe va durer plusieurs cycles (ici $tx = 3$ cycles d'expansion, enfin à maturité il disparaît de la demande car son puits s'est annulé. Selon les modèles architecturaux les cohortes d'organes de même nature mises en places peuvent être plus ou moins fournies.

2.4.1.2. *Forme des fonctions puits*

Les organes peuvent grossir sur plusieurs cycles d'expansion. On définit le puits d'un organe à son cycle d'expansion x par la fonction :

$$Po(x) = p_o \cdot F_o(x)$$

p_o est la force du puits de l'organe. $F_o(x)$ est le taux de variation du puits liée à sa maturation. Cette fonction est normalisée sur son mode et on peut écrire : $\max(F_o) = 1$. En général, les valeurs des puits sont cachées et il faut les estimer par méthode inverse à partir des mesures effectuées sur l'architecture de la plante. Pour ce faire on prend une fonction arbitraire dont la forme, contrôlée par les paramètres à estimer, est suffisamment souple pour s'adapter aux évolutions numériques des valeurs des puits au cours de la maturation des organes. On choisit ici empiriquement la loi Beta qui est très commode par sa plasticité et qui donne de bons résultats sur les plantes cultivées.

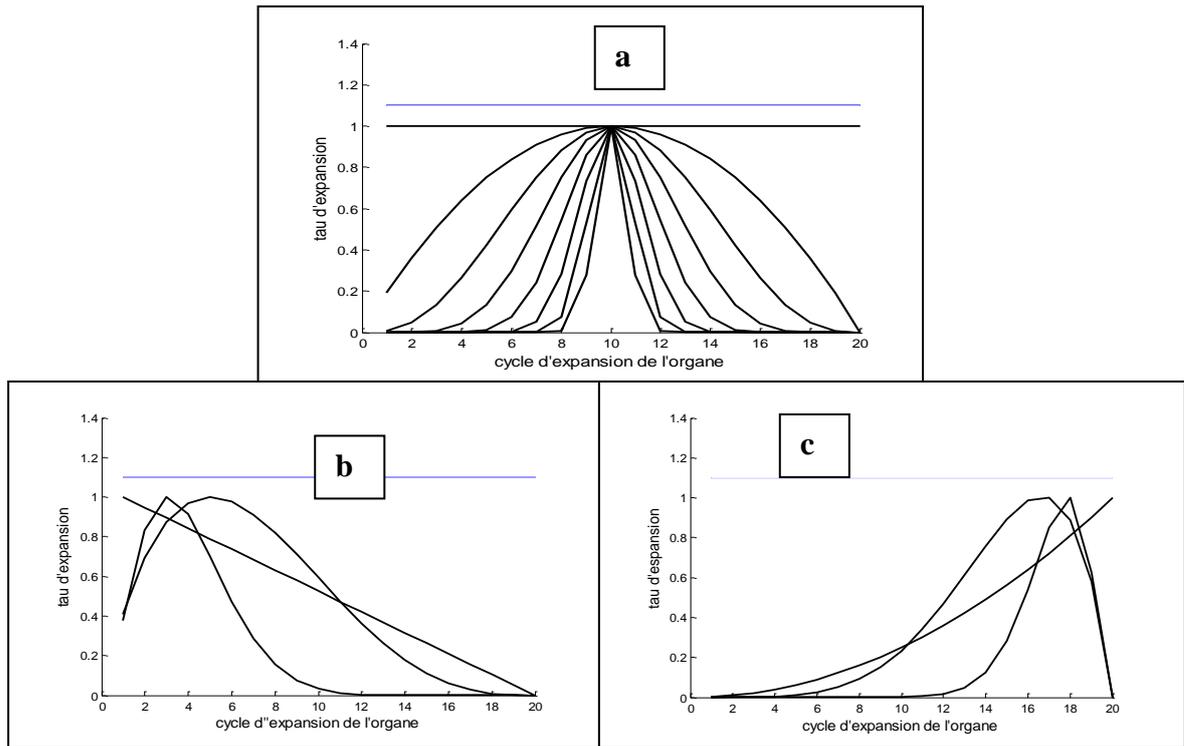


Figure 16 : Loi Beta discrétisée sur un intervalle de 20 cycles. On impose ici $a=b$. Les valeurs données pour a et b sont : 1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128. Pour $a=1$ la fonction est constante. La fonction a une forme symétrique en cloche centrée en $m=10(m=20*a/(a+b))$. Plus a augmente plus l'étalement est resserré. Figures 5-4b les couples de paramètres a et b de la loi beta valent : 1, 2 ; 2, 4 ; 3, 12 ; figure 5-4c les paramètres valent respectivement : 3, 1, 6, 2.18, 3 Les formes sont asymétriques et plus $a+b$ est grand plus l'étalement est resserré. La durée d'expansion peut ne pas correspondre à ce qui est observable dans le cas où les paramètres a et b sont suffisamment grands à cause de l'aplatissement de la fonction.

$$P(x) = \frac{(a+b-1)! \cdot x^{a-1} (1-x)^{b-1}}{(a-1)!(b-1)!} : 0 < x < 1$$

Cette loi a les caractéristiques suivantes pour la moyenne et la variance :

$$\text{La moyenne vaut : } m = \frac{a}{a+b}, \text{ la variance : } v = \frac{a \cdot b}{(a+b)^2 (1+a+b)}$$

Il faut la discrétiser dans cette application. T est le domaine de x pour l'âge chronologique de l'organe exprimé en cycles : ($T \geq 1$ et $0 \leq x \leq T$). C est calculé pour que le mode de la fonction soit 1.

$$\text{On définit : } F_o\left(\frac{x}{T}\right) = C \cdot \left(\frac{x+.5}{T}\right)^{a-1} \left(1 - \frac{x+.5}{T}\right)^{b-1} \cdot \left(\frac{1}{T}\right)$$

Cette fonction unimodale peut avoir des formes variées, plus ou moins asymétriques ou étalées.

2.4.2. Calcul de la demande par cycle

La demande de la plante pour un âge chronologique t correspond à la somme des puits en activité de la structure en croissance. Il s'agit donc de multiplier les nombres d'organes dans les cohortes définies selon leurs types, leurs âges physiologiques et chronologiques, par les valeurs de leurs fonctions puits et de les sommer.

Le nombre de type d'organes par phytomère étant une donnée botanique, on en déduit le nombre de feuilles, d'entrenœuds et de fruits fabriqués à chaque cycle, si on connaît le nombre de phytomères produits par la structure. On désigne par no le nombre d'organes de type o par phytomère ($o = a$ pour les feuilles, $o = i$ pour les entrenœuds $o = f$ pour les fruits). Les formules de dénombrement du chapitre 5 donnent l'expression de la matrice $\left[S_t^I \right] = \left[s_{I1} \ s_{I2} \ s_{Ip} \dots \ s_{I,mp} \right]_t$ qui contient le nombre de phytomères créés à chaque cycle pour chaque âge physiologique. On déduit le nombre d'organes produits selon le type o :

$$\left[N_o^P(t) \right] = no \cdot s_{I,p} \cdot (t)$$

Cela permet de formuler l'expression de la demande de la plante à l'âge chronologique t :

$$D(t) = \sum_{o,p} \left(\sum_{i=1}^t N_o^P(t-i+1) \cdot P_o^P(i) \right) \quad (3)$$

Les organes de type o , d'âge physiologique p et âgés de i cycles qui sont apparus à l'âge $t - i + 1$ ont un puits $P_o^P(i)$ et sont en nombre $N_o^P(t - i + 1)$. Cette expression qui est une convolution est rapide à calculer car elle ne dépend que de l'âge de la plante et pas du nombre d'organes.

2.4.3. Effet du développement stochastique des axes sur la production de biomasse.

Le processus de Bernoulli affecté aux méristèmes des tiges et des branches produit des structures stochastiques très variables (**Figures 17c et 18c**). Elles ne sont engendrées ici pourtant qu'à partir de deux paramètres.

Pour le modèle de Roux, les probabilités d'obtenir un phytomère est b_1 pour chaque élément de la tige et b_1, b_2 sur chaque élément des branches à l'exception du premier phytomère de la tige dont la probabilité d'existence est fixée à 1 ce qui entraîne que les phytomères de la première branche ramifiée ont une probabilité d'existence b_2 . Sur les **figures 17a et b** on peut voir que les moyennes de la production de biomasse et de la demande calculées à partir de 50 simulations sont très bien ajustées respectivement par les calculs effectués sur la structure potentielle. Les deux axes végétatifs moyens correspondant aux deux âges physiologiques

sont également bien ajustés par ceux qui résultent des calculs sur la structure potentielle (Figures 18a et b).

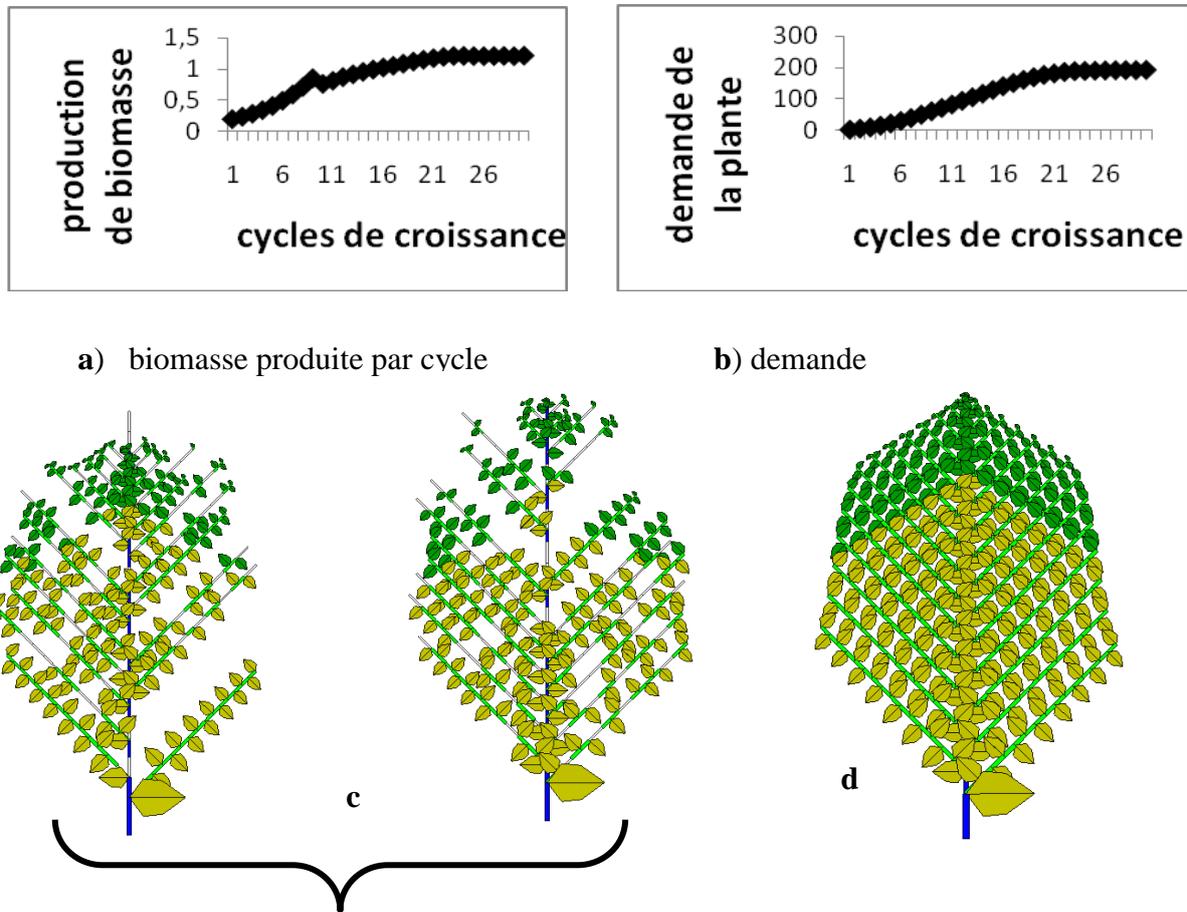
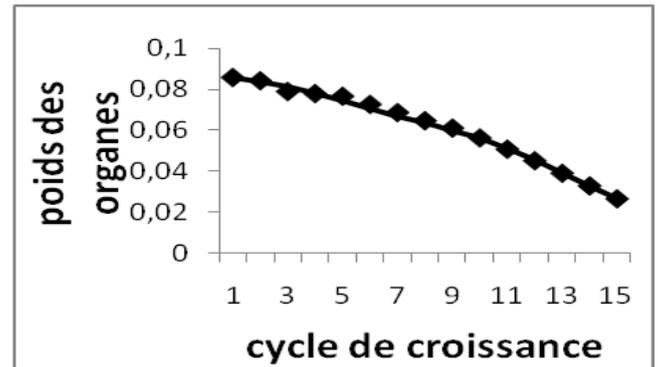
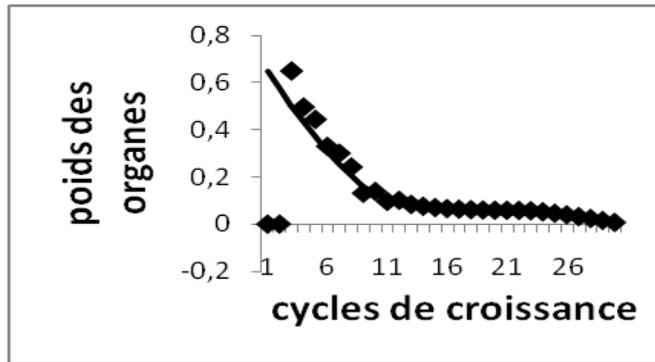


Figure 17 : Simulation de la croissance stochastique du modèle de Roux à 30 cycles de développement en mode libre.

Les paramètres de Bernoulli sont $b_1=b_2=0.8$. Les temps d'expansion des organes et le temps de fonctionnement des feuilles sont fixés à $t_f=t_x=9$. La résistance est fixée à $r=50$ et l'épaisseur de la feuille est $e=0.05$. Tous les puits des organes sont constants et égaux à 1. On a procédé à 50 simulations stochastiques. Les **figures 17a** et **17b** comparent les moyennes de la production de biomasse et de la demande des simulations stochastiques (losanges) avec les productions et les demandes potentielles (traits pleins). L'accord est excellent et même meilleur que pour le modèle de Corner où les à-coups de la demande sont plus marqués car il y a moins de phytomères en jeu. La **figure 17c** affiche deux simulations stochastiques en mode chronologique et la **figure 17d** la structure potentielle correspondante. Chaque phytomère des 50 structures simulées trouve sa place dans la **figure 17d**. La moyenne des phytomères simulés à un emplacement donné de la structure stochastique chronologique tend vers la valeur prise à l'emplacement correspondant dans la structure potentielle.



a) poids des séries organiques des tiges

(b) poids des séries organiques des branches.

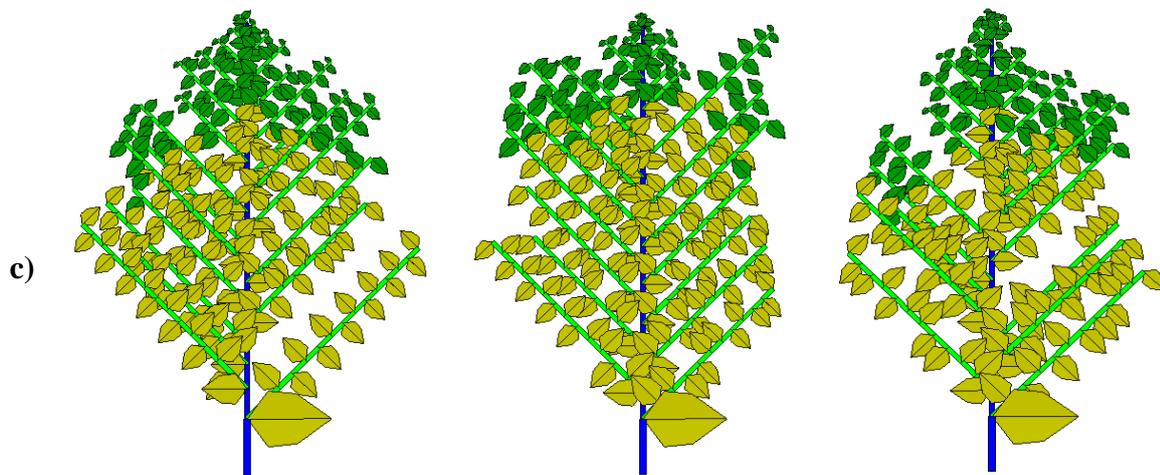


Figure 18 : Visualisation des structures topologiques issues de 50 simulations en mode chronologique de la figure 17. Les figures 18a et 18b montrent les profils moyens des séries organiques sur les axes végétatifs pour les poids des organes des phytomères de la tige (a) et des branches (b) losanges). Ces profils correspondent tout à fait à ceux prédits par la structure potentielle en utilisant la loi binomiale négative. La méthode permet donc d'effectuer des mesures cohérentes sur des arbustes dont les architectures sont apparemment hétérogènes comme le montre les 3 simulations stochastiques à 30 cycles de la figure 18c.

3. Études du développement et de la floraison des herbacées (De Reffye *et al*, 2013)

3.1. Caractéristiques botaniques et écophysiologicals des herbacées.

Les plantes herbacées ont le plus souvent une période de croissance courte, ce sont la plupart du temps des plantes annuelles. Une pérennisation peut s'acquérir par la formation de rhizomes (bégonias), ou de bulbes (tulipe). Le schéma classique du développement est le suivant : Le premier stade de la croissance est une forme rosette de feuilles, qui est suivi par un stade d'élongation retardée des entre-nœuds qui donne la tige principale, pour aboutir à la mise en place d'une fleur terminale simple (tournesol) ou une inflorescence (ex : racème du colza). La floraison peut être également axiale (ex : soja). Les axes végétatifs des plantes herbacées ont donc un développement défini, ce qui les différencie des arbustes pérennes (comme le caféier) dont les axes ont un développement pluriannuel indéfini jusqu'à la mort des méristèmes édificateurs. Chez les herbacées, les ordres de ramifications correspondent aux âges physiologiques, les réitérations se manifestent souvent notamment chez les graminées (thalles).

La croissance secondaire (qui donne le bois) est absente chez les herbacées et l'émission des rameaux est le plus souvent retardée (ex : colza) alors qu'elle est la plupart du temps immédiate chez les arbustes (ex : caféier). Le rameau peut se mettre en place à partir du sommet de la tige c'est l'acropétalie (ex : chrysanthème) ou de sa base c'est la basipétalie (ex : *Acmella oleracea*). La floraison est le plus souvent synchronisée dans la structure, par la transformation simultanée des méristèmes végétatifs en méristèmes floraux ce qui arrête la croissance végétative. La synchronisation est caractéristique de la propagation d'un âge ontogénique à partir de la base de la plante et qui se superpose aux âges physiologiques et chronologiques (**Figure 19**). Sur le plan fonctionnel la durée d'expansion des organes chez les herbacées n'est pas négligeable vis-à-vis de la période de croissance de la plante, contrairement les arbres (ex : le marronnier). De plus l'expansion des phytomères ne suit pas immédiatement leur création comme dans le cas de la néoformation des phytomères chez les plantes arbustives (ex : caféier) à croissance continue (*Cf chap. 1*). Chez ces dernières le développement et la croissance des axes sont liés. Les cohortes d'organes en préformation donnent naissance aux cohortes d'organes en expansion après un délai relativement court. Chez les herbacées le déclenchement de l'expansion des organes préformés se fait avec un retard qui ne dépend plus du moment de leur création mais de leurs positions dans la structure

topologique engendrée par le schéma de développement qui met d'abord en place une structure préformée en attente d'expansions différées dans ses différentes parties.

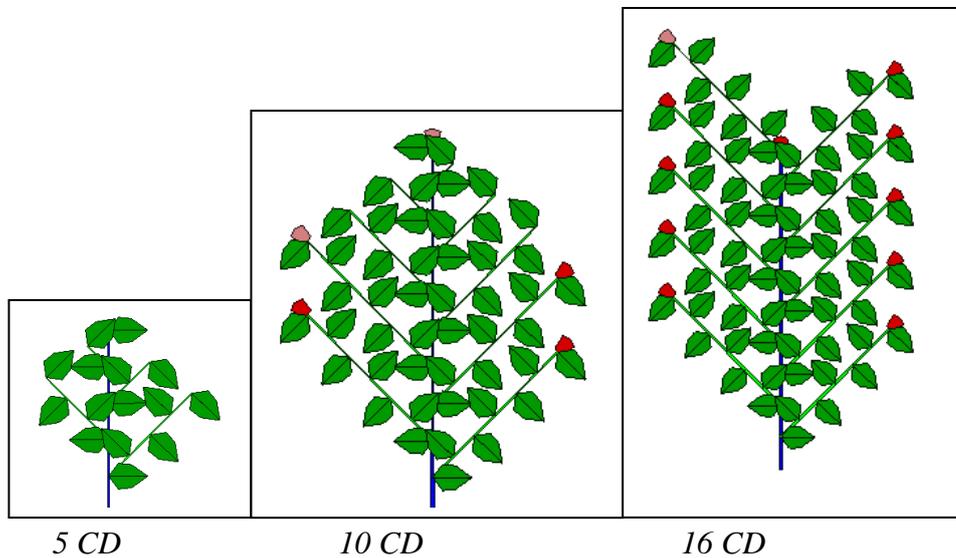


Figure 19a : Développement d'une structure avec axes limités par une floraison terminale

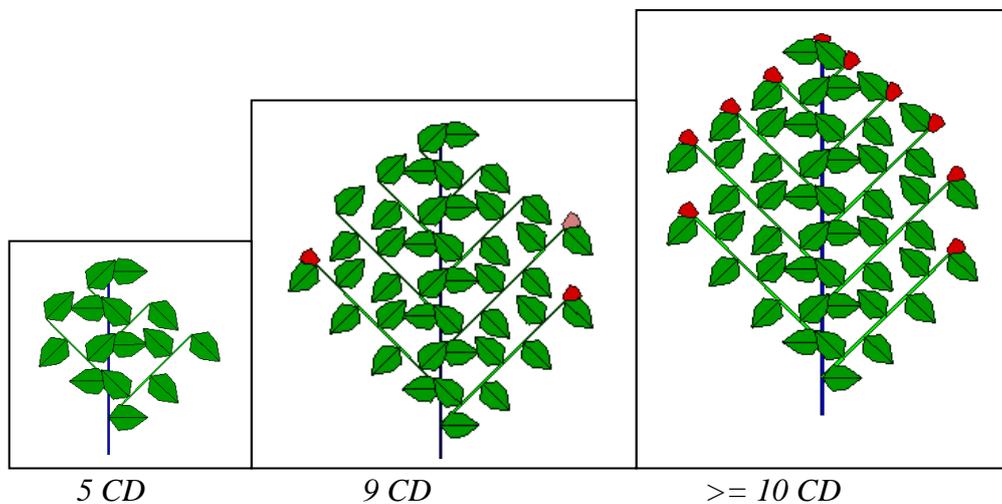


Figure 19b : Développement d'une structure avec axes limités par une floraison terminale et contrôlée par un âge ontogénique.

Figure 19 : Développements comparés de deux structures végétales avec deux âges physiologiques. L'âge Phy.1 fleurit à 10 phytomères, l'âge phy. 2 fleurit à 6 phytomères. Dans la figure 1a la floraison des axes est séquentielle et dépend de leur développement individuel.

Les modèles architecturaux des herbacées sont intermédiaires entre les modèles d'inflorescences qu'on peut qualifier d'entièrement préformés et les modèles architecturaux des arbustes entièrement néoformés dont la phase de développement végétatif est indéfinie avec un décalage dans le temps entre la création des phytomères et l'apparition de leur floraison. Les herbacées ont essentiellement deux phases de développement : la première végétative, la seconde florale.

3.2. Étude du développement des herbacées.

Le développement de l'architecture des herbacées, n'est visible que sur les phytomères qui ont déclenché leur expansion. Les rameaux axillaires les plus développées c'est-à-dire celles qui ont le plus de phytomères sont les plus basales sur la tige. Mais ces rameaux restent souvent embryonnaires à l'état préformé, en attente d'expansion. On peut cependant compter leurs phytomères avec une loupe binoculaire et reconstituer leur structure. Il y a donc un développement apparent qui correspond à la structure végétale visible et un développement complet qui prend en compte les parties préformées qui restent cachées et en attente d'expansions culturales (plante isolée et bien irriguée).

3.2.1. Schéma générique du développement et de la croissance des herbacées

D'autres plantes herbacées étudiées comme le chrysanthème et *Acmella oleracea* montrent avec des variantes le même type de développement. On peut donc établir un schéma générique du développement des herbacées.

Rappelons que le terme « développement » sous entend la mise en place des phytomères sous l'effet du fonctionnement des méristèmes et que le terme croissance sous entend l'expansion des organes sous l'effet de l'acquisition de la biomasse. Mais une partie du développement peut rester cachée si les phytomères restent à l'état préformé dans les méristèmes. De même chez les arbres, les bourgeons végétatifs ou floraux contiennent sous forme embryonnaire les futures pousses ou inflorescences en attente d'expansion. Le retard de la croissance par rapport au développement fait que l'on observe un « développement apparent » tant que tous les phytomères de la structure n'ont pas achevé leur croissance. Ainsi chez les arbres la totalité du développement de l'année n n'est visible que l'année $n+1$ car il se situe à l'intérieur du bourgeon. Par contre chez les arbustes la néoformation fait que le développement et la croissance sont liés. Le délai entre la mise en place d'un phytomère par le méristème et son expansion est court. Le développement n'est donc pas caché.

L'analyse du développement et de la croissance des herbacées, conduit aux observations suivantes :

1. Les méristèmes ont un fonctionnement continu et légèrement stochastique et mettent en place une structure préformée avec des âges physiologiques bien identifiés notamment par un rapport de rythme et par un nombre maximum de phytomères.
2. L'expansion des organes dans les phytomères issus d'une même cohorte (créés en même temps) n'est pas synchronisée. Les feuilles apparaissent d'abord, puis les entrenœuds qui repoussent littéralement les feuilles, et en fin en bout d'axe, l'inflorescence terminale. Les séries organiques des herbacées ne sont donc pas homogènes d'un type d'organe à l'autre.
3. Selon l'emplacement dans la structure et le schéma d'acropétalie, les organes vont en outre déclencher leur expansion avec un retard qui dépend de leur position dans la structure topologique et non de l'âge chronologique de leur création.

La figure 20a montre une simulation du schéma de développement préformé d'une structure herbacée qui est identique à celui néoformé d'un arbuste, si ce n'est la synchronisation des floraisons terminales sous l'influence d'un âge ontogénique. Mais ce développement reste invisible tant que les parties préformées n'ont pas commencé leur expansion.

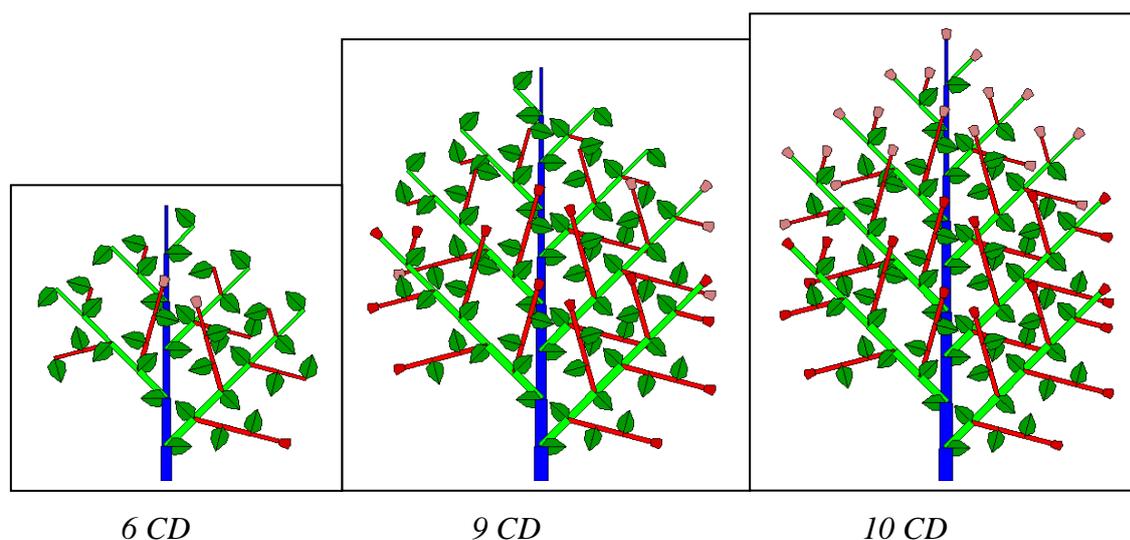


Figure 20a : Développement d'une herbacée contrôlé par un âge ontogénique.

Développement d'une structure herbacée selon l'ordre de la création préformée des organes. Il y a 3 stades de développement affichés (6, 9, 10 CD) d'une structure à ramification monopodiale avec 3 âges physiologiques. L'âge physiologique.1 fleurit au bout de 10 CD, l'âge physiologique.2 au bout de 6 CD et l'âge physiologique. 3 au bout de 3 CD. A l'âge 9 la cime de la structure est encore en développement et seuls les axes qui ont atteint la limite de leur développement ont une floraison terminale. A l'âge 10 tous les méristèmes restés végétatifs fleurissent simultanément sous l'influence de l'âge ontogénique et le développement végétatif est achevé. Si les méristèmes se transforment en une fleur simple comme pour le chrysanthème la structure n'évolue plus. S'ils se transforment en racème comme pour le colza, un développement entièrement floral va continuer, alimenté par la structure végétative sous jacente.

A la fin de la croissance (cessation de la photosynthèse due à l'arrêt de fonctionnement des feuilles) toute une partie du développement peut rester cachée sous forme préformée.

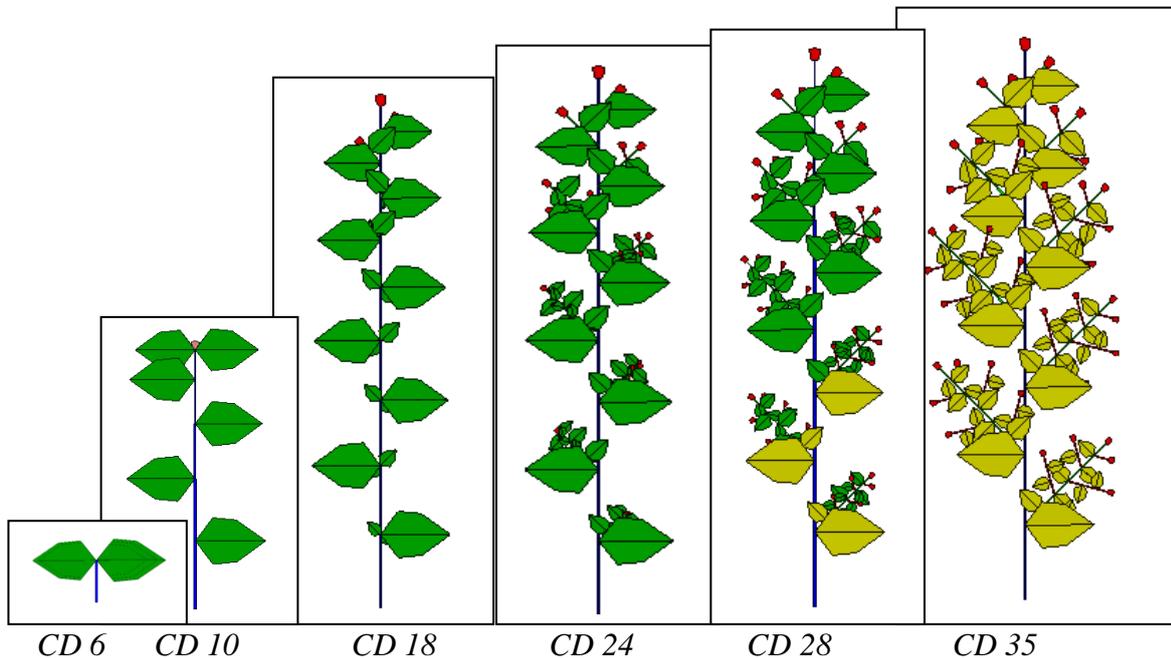


Figure 20b : Exemple du développement apparent d'une structure herbacée. Les puits des organes sont les mêmes pour les 3 âges physiologiques et la durée du fonctionnement des feuilles est 25 CD. La même plante que celle de la **figure 20a** est vue cette fois ci sous l'angle du développement apparent qui ne correspond plus au développement réel caché dans la structure préformée car l'expansion des phytomères ne suit pas simplement l'ordre de leur création. L'ordre d'expansion des organes d'un phytomère se fait suivant la séquence feuille – entre-nœud - fleur bien qu'ils appartiennent au même phytomère et ont été créés en même temps. On peut comparer les **figures 20a** et **20b** aux stades CD 6 et CD 10.

- Au CD 6 seules les feuilles sont visibles, la plante est au stade rosette
- Au CD 10 la tige s'allonge, les feuilles sont repoussées et la floraison du dernier phytomère est apparente.
- Au CD18 les feuilles des ordres 2 des rameaux sont visibles et fonctionnelles à l'aisselle des feuilles de la tige
- Au CD 24 ces feuilles sont repoussées hors de la tige par l'expansion des entre-nœuds des axes d'ordres 2 qui se mettent en place par acropétalie. et la floraison apicale est apparente
- Au CD 30 les axes d'ordres 3 se mettent en place par acropétalie sur les ordres 2. Les feuilles meurent à partir du bas car leur durée de fonctionnement (25 CD) est dépassée.
- Au CD 35 toutes les feuilles sont mortes, la croissance est arrêtée. Toute la structure topologique créée au CD 10 est visible. Le volume des phytomères appartenant aux mêmes cohortes sont différents à cause des délais variables d'expansion. Les séries organiques d'un même âge physiologique sont perturbées.

La figure 20b montre le développement apparent de la structure végétale. Après un stade rosette, la tige apparaît et repousse les feuilles de bas en haut. Les axes d'ordre 2 apparaissent en ordre inverse de leur création c'est-à-dire à partir de l'apex selon le schéma de l'acropétalie. Le même phénomène se reproduit sur les axes d'ordre 3 d'une façon récursive par rapport à l'ordre 2. Dans cette figure tous les organes de même type ont une même fonction puits quel que soit leur âge physiologique. Cependant à cause des lois de délai à l'expansion liées à l'acropétalie, les organes d'une même cohorte ont des dimensions différentes. Ainsi les feuilles des axes d'ordre 2 sont très petites, bien que ce soient les mêmes feuilles d'un point de vue fonctionnel que celles de la tige principale, c'est la loi de délai qui fait la différence de dimension des organes d'un ordre de ramification à l'autre et non les forces de puits. C'est bien ce qu'on observe chez les herbacées comme les colzas, les chrysanthèmes, etc ... En conséquence les séries organiques telles qu'on les observe chez les arbustes, ne sont plus opérantes, car les cohortes d'organes ne sont plus homogènes (**Figure 21**).

L'ordre d'expansion (feuille-entre-nœud-fruit) des organes dans un phytomère chez les herbacées qui favorise l'apparition des organes sources avant celle des organes puits et l'acropétalie des ramifications a pour conséquence de favoriser la croissance pure. L'apparition des organes sources-puits (les feuilles) est favorisée par rapport aux organes puits, ce qui maintient la demande à un niveau bas. (**Figure 21**). Cette stratégie qui revient à donner une priorité aux puits des organes sources, est bien adaptée aux herbacées dont la durée de vie est courte et qui n'ont pas de croissance secondaire à assurer.

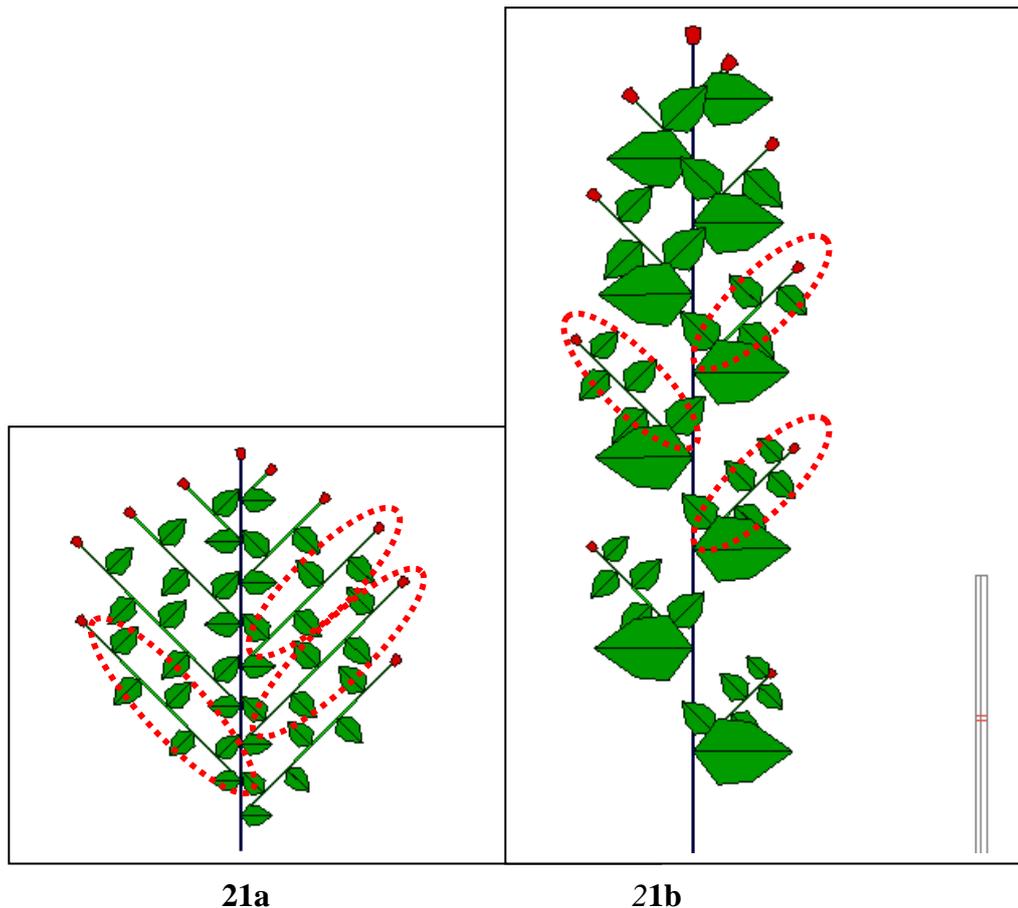


Figure 21 : Deux plantes à la même échelle et identiques pour leurs structures topologiques et leurs paramètres sources puits. Elles ne diffèrent que pour les lois de délai à l'expansion. La **figure 21a** correspond à une plante arbustive dont l'expansion des organes suit immédiatement leur création par les méristèmes (néoformation). Des cohortes d'organes identiques se forment et la même série de phytomères plus ou moins tronquée à la base se retrouve sur les branches. La **figure 21b** montre une plante dont le développement préformé est identique à celui de la **figure 21a**, mais son développement apparent est celui de la **figure 21b**. Les séries de phytomères sont différentes d'une ramification à l'autre et les cohortes d'organes mise en place au cours du développement deviennent hétérogènes à cause des lois de retard à l'expansion qui dépendent de la position de l'organe dans la structure végétale. Le fait de favoriser d'abord l'expansion des organes sources (feuilles) augmente la croissance de la plante, qui retarde l'apparition de ses organes puits ce qui maintient la demande à un niveau bas. La plante 21b a une croissance plus forte que la plante 21a. Cette stratégie est bien adaptée aux herbacées dont la durée de vie est courte et qui doivent croître en hauteur rapidement, alors que pour les arbustes pérennes, la durée du stade végétatif qui est indéterminée n'entre donc pas en ligne de compte.

3.3. Équations génériques contrôlant les délais à l'expansion des organes.

La tige principale a un développement limité à T1 CD. A ce stade le méristème terminal se transforme en fleur. Si le système de développement est à caractère ontogénique tous les méristèmes apicaux se transforment aussi en fleurs simultanément. A ce stade le développement apparent peut ne montrer que la tige et toutes les rameaux restent préformées

à l'état embryonnaire et sont en attente de leurs expansions sous l'influence d'un retard qui dépend de leur position dans la structure.

On pose ici que le retard à l'expansion d'un organe porté par un phytomère dépend de sa situation dans la structure, repérée par les ordres successifs de ramifications et les rangs respectifs des phytomères qui les portent. (**Figure 22**).

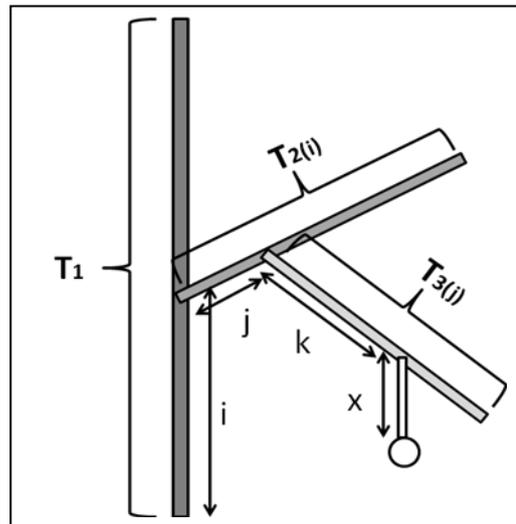


Figure 22 : Représentation de la position d'un organe au sein d'une structure végétale. Un organe peut être repéré par le chemin préfixé (en CD) qui mène de la base de la plante jusqu'à lui. Sur chaque ordre de ramification on note les nombres de CD des segments préfixés. Ainsi l'organe O occupe la position O (i,j,k,x) dans une structure à quatre ordres de ramification. Par ailleurs la longueur des axes d'ordre 2, dépend de leur position sur la tige elle est notée $T_2(i)$. De même la longueur des axes d'ordre 3 est notée $T_3(j)$, etc.... La création de l'organe O se fait à l'âge $t=i+j+k+x$. Le délai de son expansion est une fonction des variables $T_1, T_2(i), T_3(j), i, j, k, x$.

L'ordre de ramification dans les cas simples est synonyme d'âge physiologique. On peut repérer une ramification par sa position sur l'axe porteur. Dans le cas de l'acropétalie, plus celle-ci est éloignée de l'apex, plus son expansion va être retardée. Le phénomène est récursif et se propage sur les ordres de ramification. Ainsi le délai d'expansion d'un organe passe par l'exploration de la structure potentielle à partir de la base selon un ordre qui oblige à atteindre d'abord les apex des axes de développement avant de rebrousser chemin pour prendre la bifurcation qui mène à l'organe (**Figure 23**). Le délai d'expansion dans le modèle GreenLab est calculé à partir d'une fonction dont les paramètres sont : $T_1, T_2(i), T_3(j), i, j, k, x$. Notons que dans un verticille, les organes ont les mêmes coordonnées préfixées i, j, k, x .

Cette méthode est une alternative à celle qui provient de l'écophysiologie et employée dans les *L_systems* et qui consiste à diffuser pas à pas un signal provenant des apex et qui gagne les rameaux. Mais propager un signal dans une structure topologique est plus coûteux que

d'effectuer un calcul sur une simple équation et ne se prête pas aisément aux méthodes inverses.

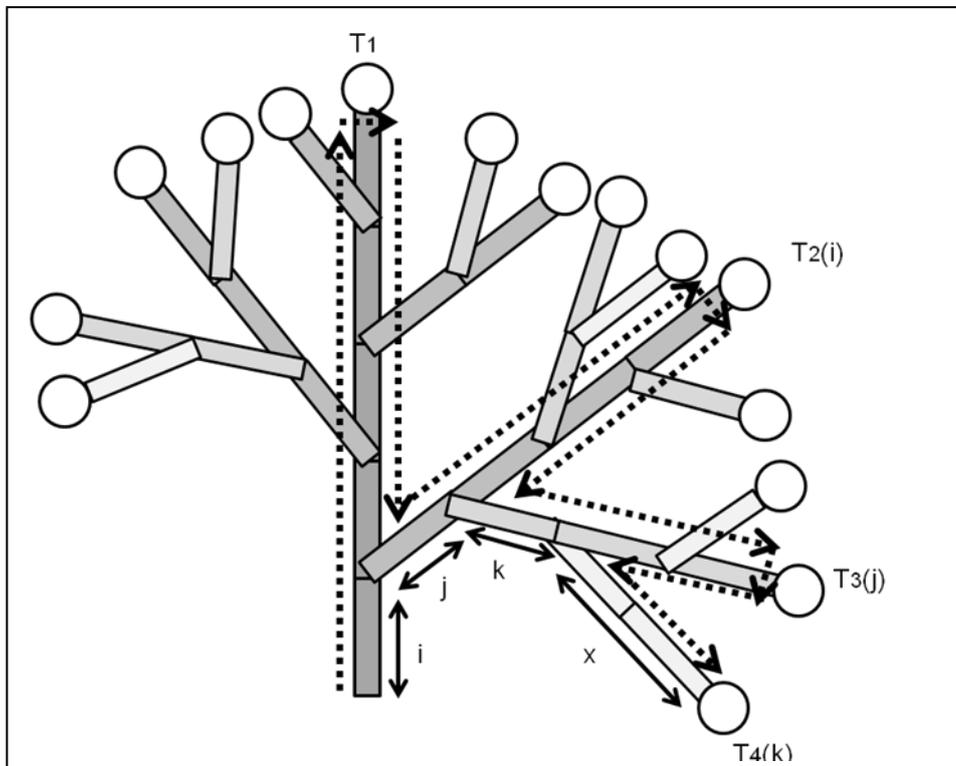


Figure 23 : Détermination du moment de déclenchement de l'expansion d'un organe selon sa position dans la structure végétale. Ce temps dépend du chemin à effectuer à partir de la base en atteignant systématiquement en priorité les apex des axes avant de rebrousser chemin pour prendre la bifurcation qui mène à l'organe.

Pour calculer le délai à l'expansion d'un organe, en partant de la base de la plante on explore sa structure topologique de façon à passer en priorité par les apex des axes d'où on rebrousse chemin, avant de bifurquer sur le chemin préfixé qui mène à l'organe considéré. Ainsi sur la **figure 23** on considère l'organe situé aux coordonnées préfixées : i, j, k, x , et on y associe le parcours suivant : $T_1 + T_1 - i + T_2(i) + T_2(i) - j + T_3(j) + T_3(j) - k + x$

3.3.1. Étude d'un cas simple de délai d'expansion des organes

Le plus souvent les axes portés ont une limite à leur développement au delà d'un certain rang sous l'apex de l'axe porteur :

Longueur des axes de développement d'ordre 2 branchés au rang i à partir de la

$$\text{base : } T_2(i) = \begin{cases} T_1 - i & i > T_2 \\ T_2 & i \leq T_1 - T_2 \end{cases}$$

Longueur des axes de développement d'ordre 3 branchés au rang j à partir de la base de l'axe 2, lui-même situé au rang i à partir de la base de la tige :

$$:T_3(i, j) = \begin{cases} = T_2(i) - j & j > T_3 \\ T_3 & i \leq T_2(i) - T_3 \end{cases}$$

Le système est récursif et on obtient de même $T_4(i, j, k)$ etc...

En considérant la figure 1-37 on peut calculer à quel moment T_d se déclenchera l'expansion de l'organe situe sur la position (i, j, k, x)

Ainsi l'organe dont le chemin préfixé est i, j, k, x déclenchera son expansion au moment :

$$T_d = T_1 + T_1 - i + T_2(i) + T_2(i) - j + T_3(i, j) + T_3(i, j) - k + x.$$

Soit :

$$T_d(i, j, k, x) = (2T_1 - i) + (2T_2(i) - j) + (2T_3(i, j) - k) + x$$

Par ailleurs l'organe a été créé par définition au temps T_a qui est la longueur en CD du chemin préfixé qui mène à l'organe. :

$$T_a(i, j, k, x) = i + j + k + x.$$

Le délai local $T_g(i, j, k)$ à l'expansion de cet organe après sa création est donc $T_d - T_a$.

Ce délai est une fonction linéaire des distances des points de rameau par rapport aux apex des ordres considérés.

Le nombre d'indices dépend de l'ordre de ramification :

A l'ordre 2 on a :

$$T_g(i) = T_d(i, j) - T_a(i, j) = 2(T_1 - i)$$

A l'ordre 3 on a :

$$T_g(i, j) = T_d(i, j, k) - T_a(i, j, k) = 2(T_1 - i) + 2(T_2(i) - j)$$

Et à l'ordre 4 :

$$T_g(i, j, k) = T_d(i, j, k, x) - T_a(i, j, k, x) = 2(T_1 - i) + 2(T_2(i) - j) + 2(T_3(i, j) - k)$$

Tous les organes de même nature sur un même axe ont donc un même retard relatif à l'expansion quel que soit leur rang x , qui dépend de la position de cet axe dans la structure topologique.

3.3.2. Étude du cas général

Comme les organes peuvent avoir un comportement différents selon leur type, il semble judicieux d'affecter des paramètres associés à l'expansion d'un type d'organe « o » dont les coordonnées préfixées sont i, j, k, x pour un ordre de ramification fixé arbitrairement à 4 de la manière suivante :

$$To_d(i, j, k, x) = To_a(i, j, k, x) + To_g(i, j, k) + To_c.$$

Suivant qu'il s'agit de feuilles d'entre-nœuds ou de fruits on a : $o = a, e, f$.

Le délai d'expansion de l'organe o après sa création et associé selon sa position en coordonnées préfixées dans la structure topologique étant :

$$To_g(i, j, k) = go_2(T_1 - i) + go_3(T_2(i) - j) + go_4(T_3(i, j) - k)$$

On peut de plus ajouter la possibilité un délai de retard additionnel constant To_c .

Les paramètres go_i sont des réels qui généralisent les formules précédentes et qui modulent le temps d'occurrence de l'expansion d'un type d'organe noté « o » ($o =$ feuille entre-nœud, fruit), en fonction de l'ordre de ramification 2, 3 ou 4. L'ordre de la tige étant noté 1. Les séries organiques axiales peuvent avoir des profils très différents, selon qu'il s'agit de feuilles, d'entre-nœuds ou de fruits en faisant varier les paramètres go_i .

Cette formulation permet une grande plasticité dans l'expression de la croissance d'une plante à partir d'un même schéma de développement.

3.4. Schéma générique de la production et de la croissance des herbacées

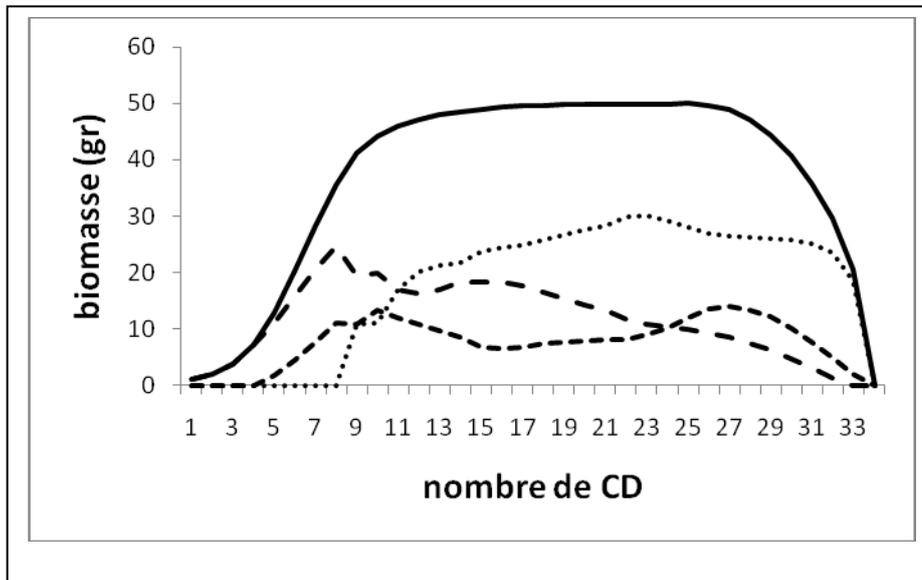


Figure 24 : Croissance simulée d'une herbacée dont le développement apparent est visualisé **figure 20b**, en considérant la production de biomasse dans les différents compartiments d'organes (feuilles, entrenœuds, fruits). **La courbe en trait plein** représente la production de biomasse par la photosynthèse. Celle-ci sature quand le feuillage de la plante occupe avec un fort LAI toute la surface disponible allouée par la densité. **La courbe en gros pointillés** représente la biomasse qui va au compartiment feuilles, **la courbe en moyens pointillés**, celle qui va aux axes végétatifs et **la courbe en petits pointillés**, celle qui va au fruit. Au début les feuilles mobilisent toute la biomasse à cause du stade rosette. A la fin les fruits mobilisent toute la production de biomasse car les organes végétatifs ont cessés leur expansion

On s'intéresse dans ce paragraphe à la croissance des herbacées et plus précisément à l'acquisition de la biomasse dans le temps par les différents compartiments types d'organes. On se réfère à la **figure 20b** pour les paramètres du fonctionnement d'une plante modèle qui donne le développement apparent observé. La croissance de la plante débute par un stade rosette entièrement végétatif. Les entrenœuds de la tige s'allongent et la floraison terminale arrête son développement. L'acropétalie s'installe, les rameaux préformés et limités dans leur développement par l'âge ontogénique ont une expansion décalée à partir du sommet des axes (**Figure 24**). Ce système instaure des priorités sur le déclenchement du fonctionnement des puits. D'abord ceux des feuilles, puis ceux des entrenœuds enfin ceux des fruits. Ce schéma de production, plus ou moins accentué selon l'espèce de plante est typique de la croissance d'une herbacée (colza, tournesol, blé,...). La densité de plantation limite la croissance de la plante quand celle-ci occupe tout l'espace disponible. La croissance cesse après la mort de la dernière feuille fonctionnelle.

3.5. Séries organiques simples et composées chez les herbacées.

3.5.1. Cas déterministe

Les herbacées ne peuvent être analysées comme les arbustes à l'aide des séries organiques décrites sur les axes végétatifs afin de calibrer les relations sources-puits. En effet, les seuls organes réellement mesurables sont ceux de la tige principale car ils sont suffisamment volumineux et peuvent fournir des séries organiques. Les rameaux dont l'expansion est souvent incomplète à cause de l'acropétalie, offrent des organes trop petits pour être détaillés, bien qu'on puisse les dénombrer grâce à l'analyse des cimes (*Cf chap.2*). Par contre il est relativement facile de disséquer un rameau sous loupe binoculaire et de regrouper dans un même compartiment tous les organes de même type (**Figure 25**). Ce groupe d'organes peut alors être pesé sans trop de difficulté. On peut donc sur la tige, décomposer une herbacée en séries organiques simples (organes de la tige) et en séries organiques composées (compartiments d'organes des ramifications). Cette information comme on le verra est suffisante pour calibrer les relations sources puits.

3.5.2. Cas stochastique

Si l'analyse du développement fait apparaître des irrégularités dans la structure, le fonctionnement des méristèmes est stochastique et les probabilités du fonctionnement peuvent être calculées par la méthode des cimes comme pour le colza. On définit alors une structure potentielle comme au *chapitre 2*. Cela permet d'ajuster les moyennes des séries organiques

simples et composées issues des simulations aux séries théoriques issues de la structure potentielle. Cependant ces dernières doivent être triées selon leurs rangs à partir de la base et comparées aux séries théoriques qui sont obtenues en utilisant la loi composée qui utilise la loi binomiale négative et qui transforme les positions sur l'axe de développement en rang sur l'axe végétatif.

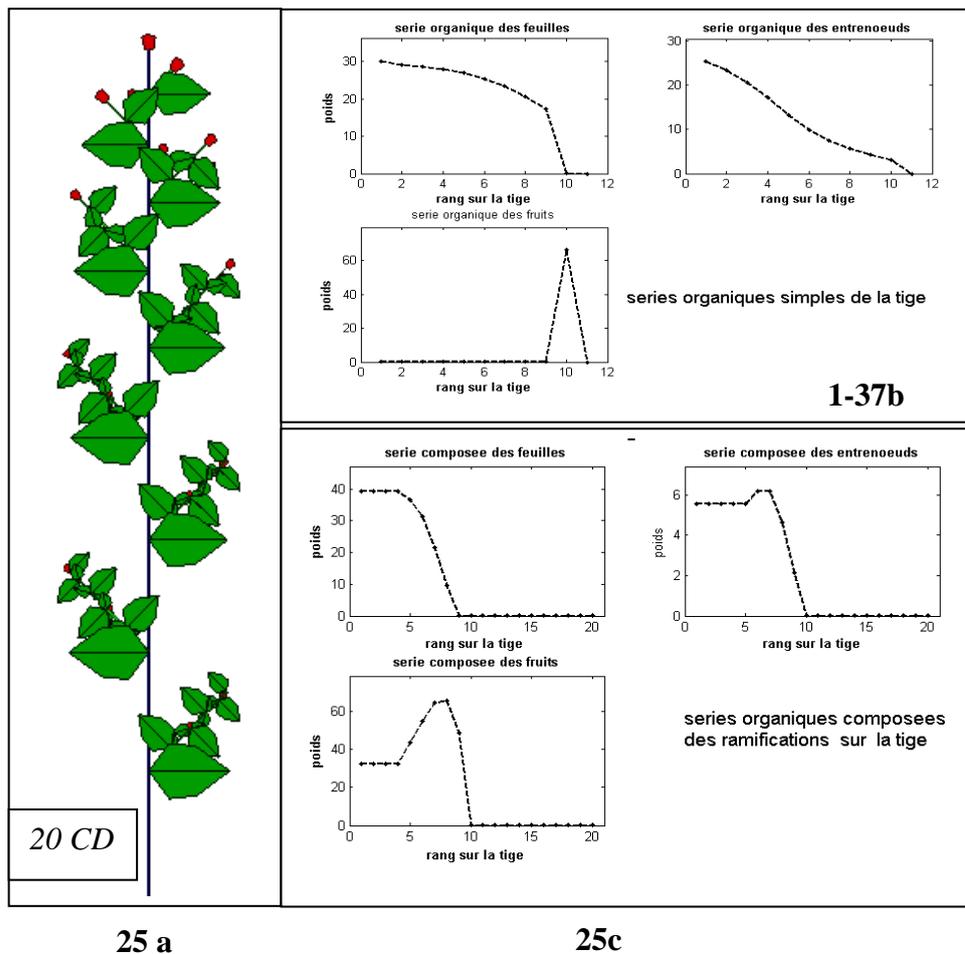


Figure 25 : Exemple de séries organiques simples ou composées mesurés sur une herbacée.

La **figure 25a** est une simulation de la plante de la **figure 25b** à 20 CD (Cycle de Développement). Les organes de la tige sont mesurables et les séries organiques simples sont affichées **figure 25b**. Par contre les rameaux sont en phase d'expansion suivant le schéma de l'acropétalie et les organes sont encore trop petits pour être mesurés individuellement même si on peut les compter. Une fois rassemblés par compartiment de type d'organe pour chaque rameau, on peut peser le compartiment. On obtient alors des séries organiques composées sur la tige (**figure 25c**). Ces séries sont le support de la calibration du modèle source puits pour les herbacées.

Un premier cas standard est celui de la **figure 26**. Les méristèmes fonctionnent avec un processus de Bernoulli $b=0.9$. Les plantes simulées montrent donc de la variabilité. Seuls les organes de la tige peuvent être pesés et organisés en séries organiques simples. Ceux des rameaux en expansion sont trop petits pour être détaillés. Ils sont rassemblés en séries organiques composées. On peut faire les moyennes de ces séries selon leurs rangs sur la tige et les comparer avec les valeurs théoriques correspondantes obtenues à partir de la structure potentielle. Celle-ci donne les bons résultats attendus et s'avère donc un outil efficace également dans le cas des herbacés pour la calibration des relations sources-puits.

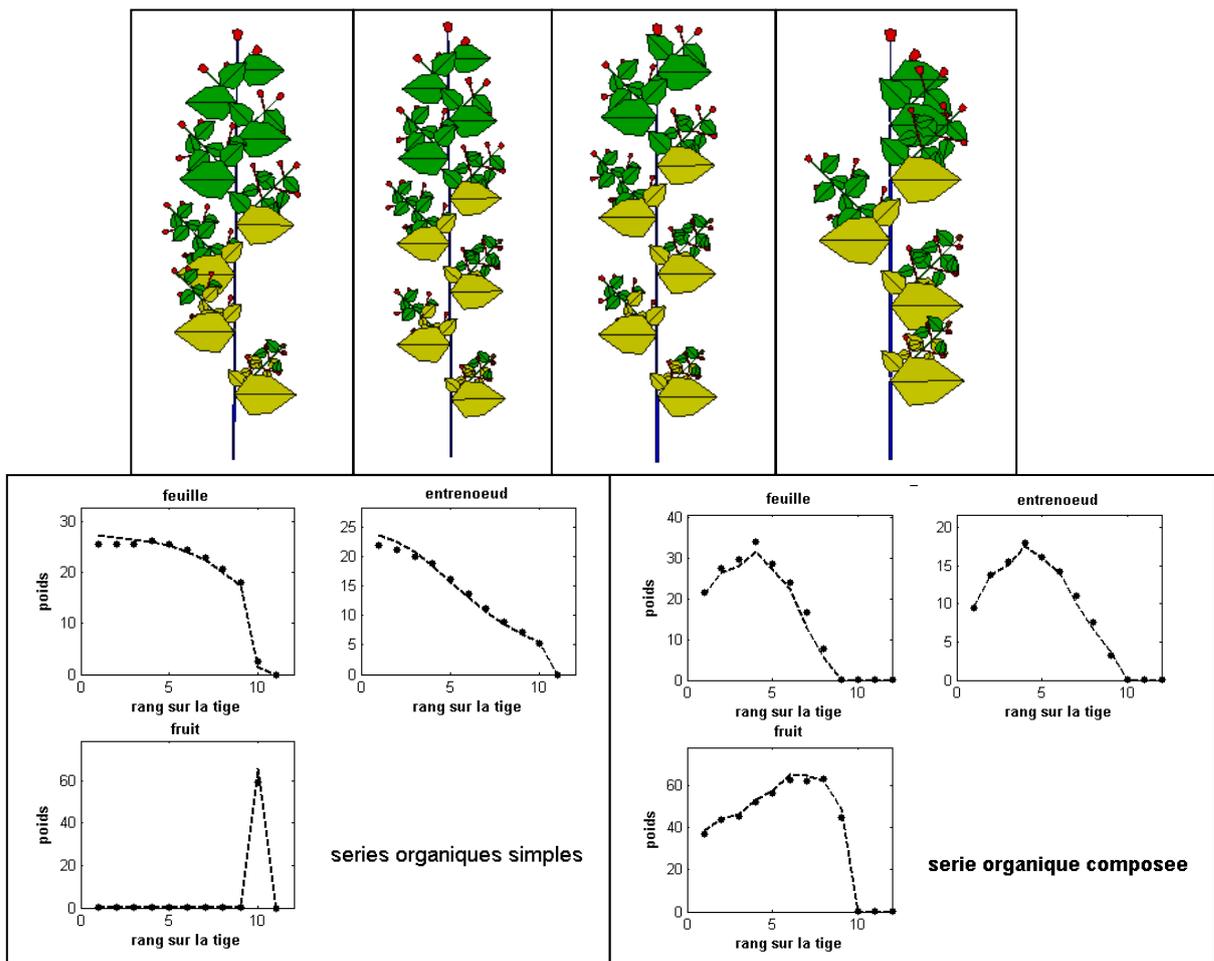


Figure 26 : Simulations stochastiques à 30 CD de la plante à la quelle on donne aux méristèmes un paramètre de Bernoulli $b=0.9$ pour les 3 âges physiologiques. Toutes les plantes sont différentes et on affiche 4 simulations au hasard des 30 plantes simulées (**figure 26a**). On compare les moyennes de séries organiques simples et composées (points) pour les trois types d'organes (feuilles, entrenœuds, fruits) avec les valeurs correspondantes (ligne pointillée) issues du calcul de la structure potentielle. Celle-ci montre toute son efficacité et l'étude des relations sources puits dans le cas stochastique est donc à la portée du modèle GreenLab.

3.6. Conclusion

La croissance des herbacées suit un schéma de développement bien défini. Après un stade rosette, les axes s'allongent et engendrent des inflorescences terminales simples ou composées. Les structures des herbacés sont assez régulières, mais une bonne partie du développement peut rester cachée car l'expansion des rameaux est retardée plus ou moins fortement selon leurs positions dans la structure végétative. Dans ce cas la partie visible est le développement apparent, et pour avoir le développement complet il faut rajouter les parties préformées des rameaux en attente d'expansion dans les méristèmes axillaires.

Les lois de retard sont contrôlées par un petit nombre de paramètres associés à chaque type d'organe et à leur ordre de ramification. Ces paramètres agissent sur les coordonnées préfixées des organes dans la structure et peuvent rendre compte de toute la plasticité observée dans le développement apparent des herbacées. Ils peuvent être calibrés empiriquement.

La croissance des herbacées est complètement contrôlée par les lois de retard à l'expansion, celles-ci dépendent notamment des stress dus à la densité ou hydriques. Dans les cas sévères toute la ramification est inhibée et la plante n'a qu'une seule tige à floraison terminale. Dans des conditions favorables le développement apparent de tous les phytomères correspondent alors à l'expression de la structure complète. La décomposition de la plante herbacée en séries organiques simples et composées, y compris dans le cas stochastique, est la clé de l'analyse des relations sources puits.

Deuxième partie

MATERIELS ET METHODES D'ETUDES

1. Matériels d'études

1.1. Matériel végétal

L'espèce étudiée est une espèce de légume feuille, connu sous le nom brède mafane ou Anamalaho (en Malgache) dont le nom scientifique est *Acmella oleracea* L., appartenant à la famille des Asteraceae.

Classification :

Règne : Plantae

Division : Magnoliophyta

Classe : Magnoliopsida

Ordre : Asterales

Famille : Asteraceae

Genre : *Acmella*

Espèce : *A. oleracea*

Nom binominal : *Acmella oleracea* (L.) R.K.Jansen (1985)

Synonymes : *Spilanthes oleracea* L. (1767), *Spilanthes acmella* auct. non (L.) Murr (1774).

Nom vernaculaire : anamalaho, felimafana, kimafana, kimotodoha

1.1.1. Choix de l'espèce

Deux origines différentes ont été étudiées, des semences en provenance de la plaine (ouest) et celle de provenance du haut plateau (centre) de Madagascar. Un des critères de choix de l'espèce est le fait qu'elle est parmi les légumes feuilles les plus cultivés dans tout Madagascar, et notamment plus consommés à Mahajanga.

1.1.2. Nomenclature

Spilanthes acmella était son nom scientifique d'espèce en taxinomie végétale. Néanmoins, suite à des erreurs d'identification et à des révisions taxinomiques, ce nom est devenu ambigu et invalide. Plusieurs espèces ont en effet reçu ce nom. (Prota, 2004).

La première description, et la seule valable en nomenclature, était *Spilanthes acmella* (L.) Murray, elle est due à Johan Andreas Murray en 1774. Le basionyme de ce nom

est *Verbesina acmella* (L.). Néanmoins, *Spilanthes acmella* (L.) Murray n'est plus reconnu en taxinomie et est considéré comme synonyme de *Blainvillea acmella* (L.) Philipson (Prota, 2004).

Spilanthes acmella (L.) Murray est maintenant considéré comme synonyme de *Acmella oleracea* (L.) R.K.Jansen, il s'agit de la brède mafane.

Ce genre a recueilli un certain nombre d'espèces en 1985, lors d'une révision de ce genre par Robert K. Jansen, tels que : *Acmella ciliata* Cass., *Acmella decumbens* (Sm.) R.K.Jansen, *Acmella leucantha*, *Acmella iodiscaea* (A.H.Moore) R.K.Jansen, *Acmella leucantha* (Kunth) R.K.Jansen, *Acmella oleracea* (L.) R.K.Jansen - la brède mafane ou cresson Para, *Acmella oppositifolia* (Lam.) R.K.Jansen, *Acmella paniculata* (Wall. ex DC.) R.K.Jansen, *Acmella pilosa* R.K.Jansen, *Acmella pusilla* (Hook. et Arn.) R.K.Jansen, *Acmella sodiroi* (Hieron.) R.K.Jansen, *Acmella uliginosa* (Sw.) Cass.

1.1.3. Caractéristiques générales

Les feuilles et les capitules sont consommés et donnent une saveur (les capitules en particulier) poivrée et astringente qui pique la langue et les lèvres. Quand on les mâche crus, ils ont une saveur piquante qui engourdit les muqueuses de la bouche et provoquent la salivation. Cette sensation pourrait être attribuée à la fraction alkylamide, en effet la plante est considérée comme anesthésiante, diurétique, antiasthmatique et surtout elle est réputée utilisée contre les maux de dents (Prota, 2004).

1.1.4. Caractéristiques botaniques

Acmella oleracea est une plante herbacée annuelle à tiges dressées, parfois rampantes (**Planche 1, Fig. A**). La phyllotaxie des feuilles est opposée décussée (**Planche 1, Fig. B**) ; avec des pétioles de 2 à 6,5 cm de long. Les limbes sont largement ovale à deltoïde, de 5-11 cm X 4-8 cm, la base des feuilles est tronquée et atténuée vers l'extrémité, apex aigu, bord denté (**Planche 1, Fig. C**).

L'inflorescence est en capitule discoïde atteignant 2,5 cm X 1,5 cm ; bractées de l'involucre 15-18, 3-sériées, atteignant 8mm X 1 mm, apex aigu ; bractées du réceptacle de couleur paille, atteignant 6 mm X 1 mm. Fleurs du disque 400-620, corolle 5 mère, jaune, de 3,5 mm de long (**Planche 1, Fig. D**). Les fruits sont des akènes de 2-2,5 mm X 1 mm (**Planche 1, Fig.E**).

Comme plante ornementale, il se multiplie par graines ou par boutures prélevées sur les plantes dans la phase végétative. En ce qui concerne la germination, une température d'au

moins 21°C est nécessaire. Il demande des arrosages quotidiens et fréquents. Comme il est cultivé partout et naturalisé dans certains endroits de l'Afrique, il n'est certainement pas menacé (ou en voie de disparition).

A Madagascar, il se cultive comme légume toute l'année et vendu au marché toute l'année, mais c'est de Novembre à Mars que son approvisionnement est le plus important.

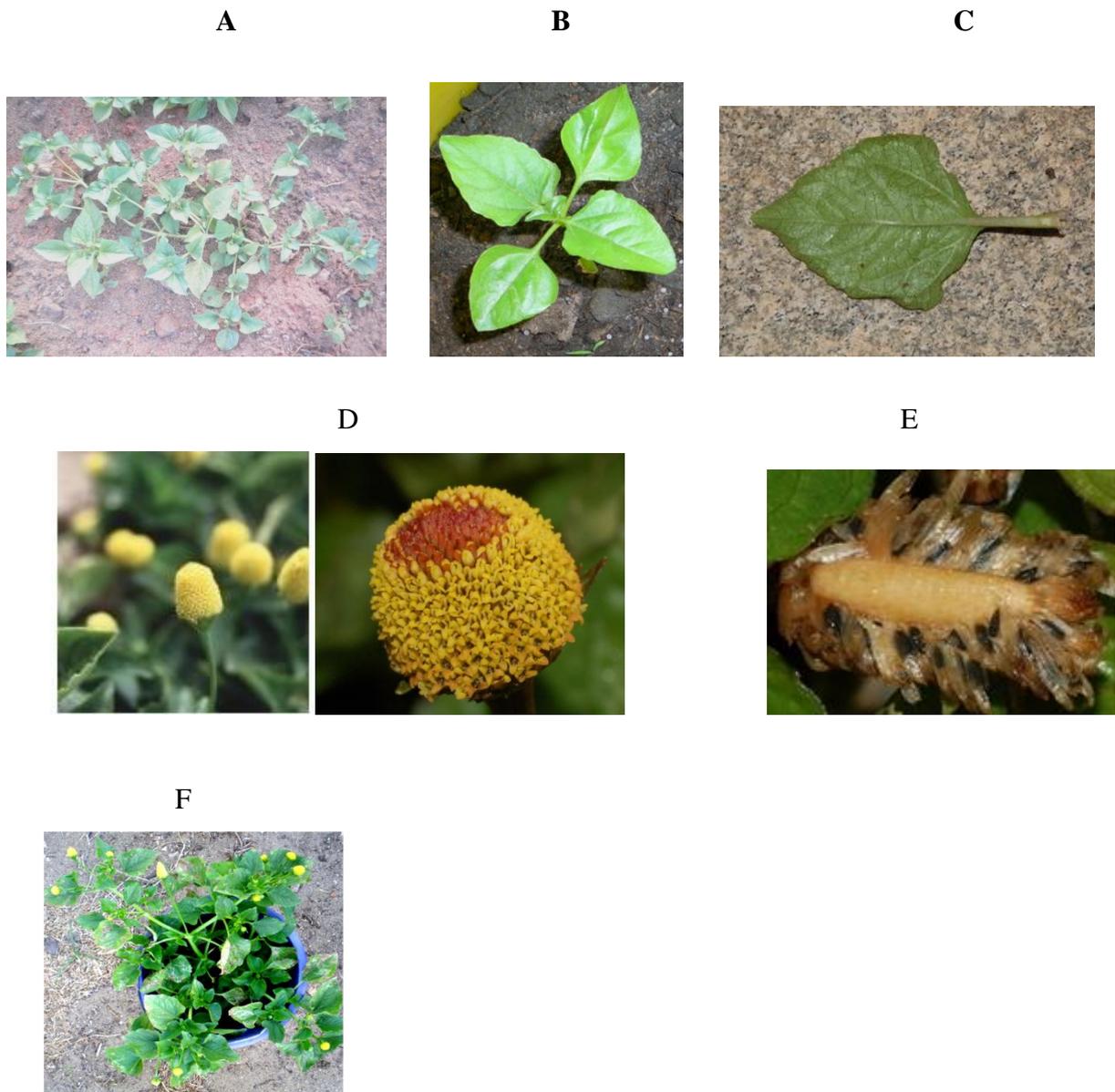


Planche 1 : Caractéristiques morphologiques de *Acmella oleracea* (Vavitsara, 2013)
(A) aspect de la plante, (B) phyllotaxie opposée décussée, (C) forme du limbe, (D) inflorescence, (E) fruit en akène, (F) mode de ramification et développement.

1.2. Présentation des sites d'études

Notre étude s'est déroulée dans la région Boeny notamment dans le site de culture en pots de l'Université de Mahajanga, Madagascar (campus d'Ambondrona).

1.2.1. Région Boeny

1.2.1.1. Situation géographique

Situé au nord de Madagascar, la ville de Mahajanga se situe à une latitude de 15° 43' Sud et une longitude de 46° 19' Est. Mahajanga est une ville portuaire de la côte nord-ouest de Madagascar et la capitale de la région Boeny (**Planche 2, Fig.1**). Elle se trouve dans le canal de Mozambique, à l'embouchure du fleuve Betsiboka et à 550 km au nord-ouest de Tananarive.

1.2.2. Commune urbaine de Mahajanga

La Commune Urbaine de Mahajanga, notre zone d'étude, fait partie de la région Boeny. Le campus d'Ambondrona se trouve à 8 km de la ville (**Planche 2, Fig.1**), on y trouve essentiellement du maraîchage en culture de décrue à la périphérie.

1.2.2.1. Climat

Le climat de la région Boeny est du type tropical sec caractérisé par 7 mois chauds et secs qui s'étalent du mois d'Avril au mois d'Octobre et 5 mois de saison pluvieuse qui s'étale du Novembre à Mars (**Planche 2, Fig. 2**). Sur l'année, la température moyenne à Majunga est de 27 °C et la précipitation moyenne est de 1496 mm, avec 0 mm, le mois de Juillet est le plus sec. Les précipitations record sont enregistrées en Janvier (**Planche 2, Fig. 2 et Annexe 5**).

Les vents sont modérés toute l'année (autour de 20 à 30 km/h dans 85% des cas), avec dominance de l'Alizé, du Sud-est d'Avril à Septembre. Le vent de mousson ou "talio" venant du Nord-Ouest d'Octobre à Mars, et le "Varatraza" qui souffle en Août- Septembre est un vent desséchant. (**Planche 2, Fig. 2**). La moyenne de 28.2 °C font du mois d'Avril le plus chaud de l'année. Le mois le plus froid de l'année est celui de Juillet avec une température moyenne de 24.6 °C (**Planche 2, Fig. 2 et Annexe 5**).

1.2.2.2. Sols

Les sols de la région de Boeny sont composés de trois grands principaux types de sols, d'origine ferrugineuse : les sols des *tanety* latéritiques rouges, les sols hydromorphes des bas-

fonds ou de plaines ; et les *baiboho* qui se trouvent sur les bourrelets de chaque berge des grands fleuves, (Auzias. 2002).

1.2.3. Les cycles de production des légumes feuilles de la commune de Mahajanga

La saison de pluie ou « asara » qui s'étend de Novembre à Mars, rend la pratique du maraîchage quasiment impossible à cause des inondations (bord de lacs). La longue saison sèche ou « Maintany » qui s'étend d'avril à Octobre est favorable au maraîchage. La **Planche 2, Fig. 2**, montre le calendrier cultural à Mahajanga.

On distingue principalement 2 types de brèdes (Dumont, 2006) :

- Les brèdes à *cycle court* pour lesquelles les récoltes se font par arrachage de la plante entière, cela tous les 21 à 35 jours environs.
- Les brèdes à *cycle long* qui ne sont pas arrachées mais coupées tous les mois et laissées sur place pour profiter des repousses après.

Ce sont des légumes feuilles qui peuvent rester plusieurs mois sur une même planche et sont récoltés (coupés) plusieurs fois au cours de la saison. Les brèdes à cycle long sont résistantes et cultivées toute au long de l'année sans interruption, telles que *Acmella oleracea* L. (Asteraceae) ou anamalaho, *Solanum nigrum* (Solanaceae) (morelles) ou anamamy, *Bidens leucantha* (Asteraceae) (anantsinahy) et *Ipomea batatas* (Convolvulaceae) (feuilles des patates douces ou ravimbomanga), ce sont les seules brèdes cultivées en saison de pluie dans les zones exondées.

Fig.1

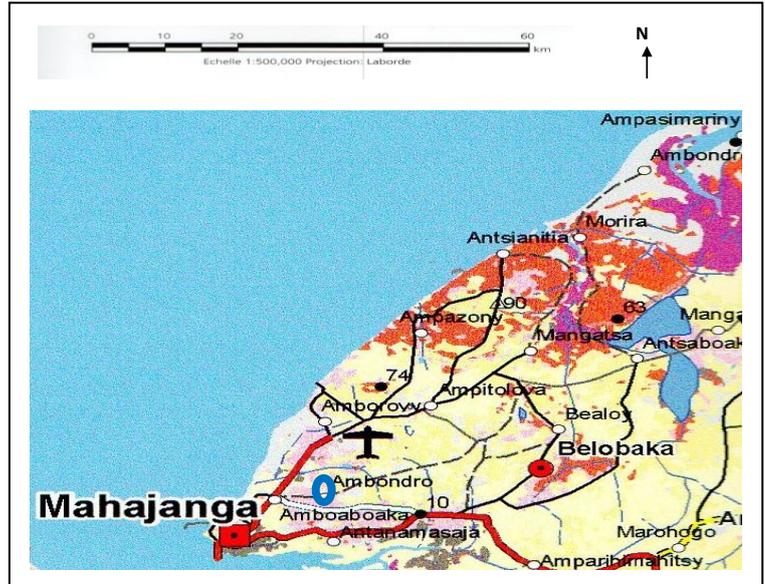
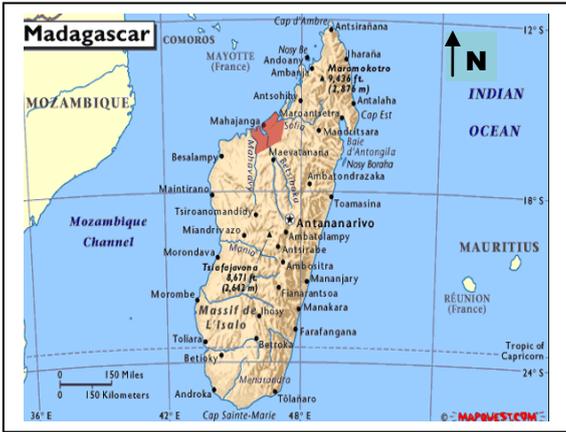


Fig.2

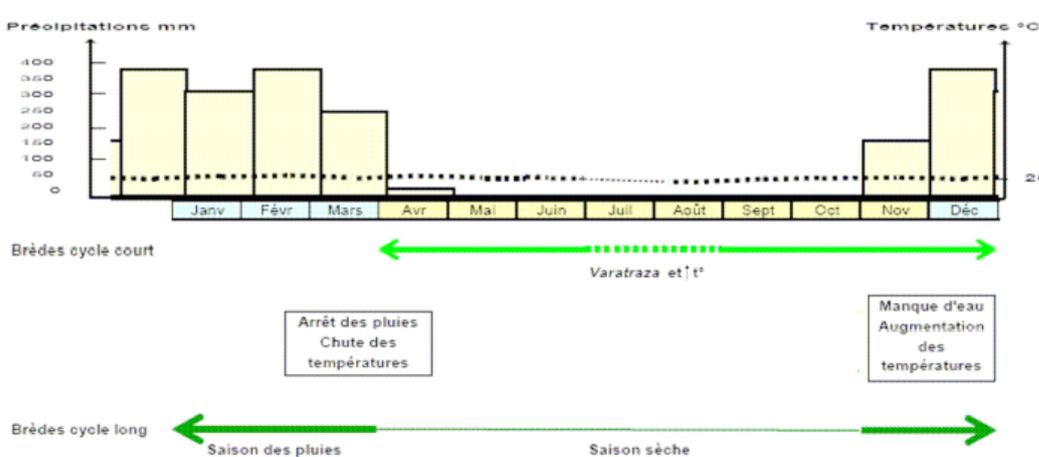


Planche 2 : Présentation des sites d'étude, climat, végétation,

Figure 1 : Localisation de la zone d'étude (<http://www.madascopie.com>) et localisation des principaux sites de production existants (Atlas de Madagascar, 2007)

Figure 2 : Calage des différents cycles cultureux et diagramme ombrothermique de Mahajanga (Dumont, 2006).

2. Méthodes d'études

2.1. Détails de la conduite des expérimentations

2.1.1. Pour l'étude du développement

L'expérimentation a été réalisée du 20 Avril au 01 Août en 2011. Il s'agit des cultures en pots de *Acmella oleracea*, des semences de provenance de la plaine (Mahajanga). L'expérimentation a été effectuée dans 65 pots, en plein air et dans un espace clôturé sans tenir compte l'effet saisonnier. La culture a été faite avec un individu par pot, pour éviter l'effet de la compétition entre individu.

2.1.2. Pour l'étude de l'effet saisonnier sur l'architecture et de la production végétale

L'expérimentation a été réalisée durant les deux saisons de culture de Mahajanga : Pendant la saison humide, les cultures ont été réalisées du mois de Février au mois d'Avril 2012 et pendant la saison sèche du mois de Juin au mois d'Août 2012.

Des cultures en pots de *Acmella oleracea* des deux provenances ont été réalisées à Mahajanga : celle de provenance de la plaine (avec un climat chaud et sec), et celle de provenance du haut plateau (avec un climat frais et humide).

L'expérimentation a été effectuée dans 110 pots, en plein air et dans un espace clôturé (**Figure 27**). Chaque pot de 30 cm contient du sol de culture venant du site de production maraîchère Belobaka. Il est utile de préciser que l'étude a été faite sans tenir compte des effets des fertilisants, la culture a été faite avec un individu par pot, pour éviter l'effet de la compétition entre individu.

Pour chaque saison de culture, 110 plantes ont fait l'objet d'une expérimentation, dont 55 plantes par provenance. Parmi ces 55 plantes, 5 plantes ont été suivis jusqu'à la mortalité, 20 plantes pour le comptage des phytomères (étude du développement), et 30 plantes pour les mesures de biomasse (5 plantes détruites toutes les deux semaines) (étude de la croissance).



Figure 27 : Illustration des dispositifs expérimentaux utilisés.

2.2. Types de mesures effectuées sur la plante

Les méthodes de mesure du développement, de l'architecture et de la production végétale seront abordées dans cette partie.

2.2.1. Pour l'étude du développement

Le suivi de développement a été fait, dans le but de pouvoir comprendre le fonctionnement des méristèmes ou la mise en place des entre-nœuds au cours du temps. Notons que le cycle de vie de *Acmella oleracea* dure en moyenne 90 jours.

Les paramètres mesurés sont :

- le nombre de phytomères formés sur l'axe principal et les branches ainsi que le nombre d'ordre de ramification. Les mesures ont été effectuées une fois par semaine durant le cycle de croissance de *Acmella oleracea*.
- La hauteur de chaque plante, la longueur et diamètre des entre-nœuds, et la surface foliaire ont également été mesurés.

2.2.2. Analyse de la croissance et de la production végétale

2.2.2.1. Les paramètres mesurés

Les mesures ont été faites depuis la base vers le sommet de la plante, en fonction du rang du nœud porteur de la tige principale ainsi qu'au niveau des phytomères des branches. Le poids frais a été analysé.

Les paramètres pris en compte sont :

- La biomasse fraîche totale de chaque plante (la partie aérienne séparée de la partie souterraine).
- La biomasse fraîche des phytomères *au niveau de la tige principale* : moyenne du poids des deux feuilles opposées, poids de chaque entre-nœud, poids du fruit terminal (**Figure 28A**).
- La biomasse fraîche des phytomères *des branches* : moyenne du poids des feuilles, entre-nœuds et fruits des branches ($A_2+A_3+A_4$) au niveau de chaque entre-nœud de la tige principale (**Figure 28B**). Il est impossible de peser les organes des structures latérales (ou branches) un par un comme au niveau de la tige principale, soit parce qu'ils sont différents même s'ils ont le même âge physiologique et chronologique, soit parce qu'ils sont trop petits.

➤ Numérisation des feuilles : les feuilles ont été scannées avec le scanner de marque CANON, modèle Scan LIDE 110, afin de pouvoir calculer les surfaces foliaires avec le logiciel Toaster (*Tree and plant organs and structures analyzer*) développé pour l'application ImageJ version 1.41 (http://umramap.cirad.fr/amap2/logiciels_amap/index.php?page=download).

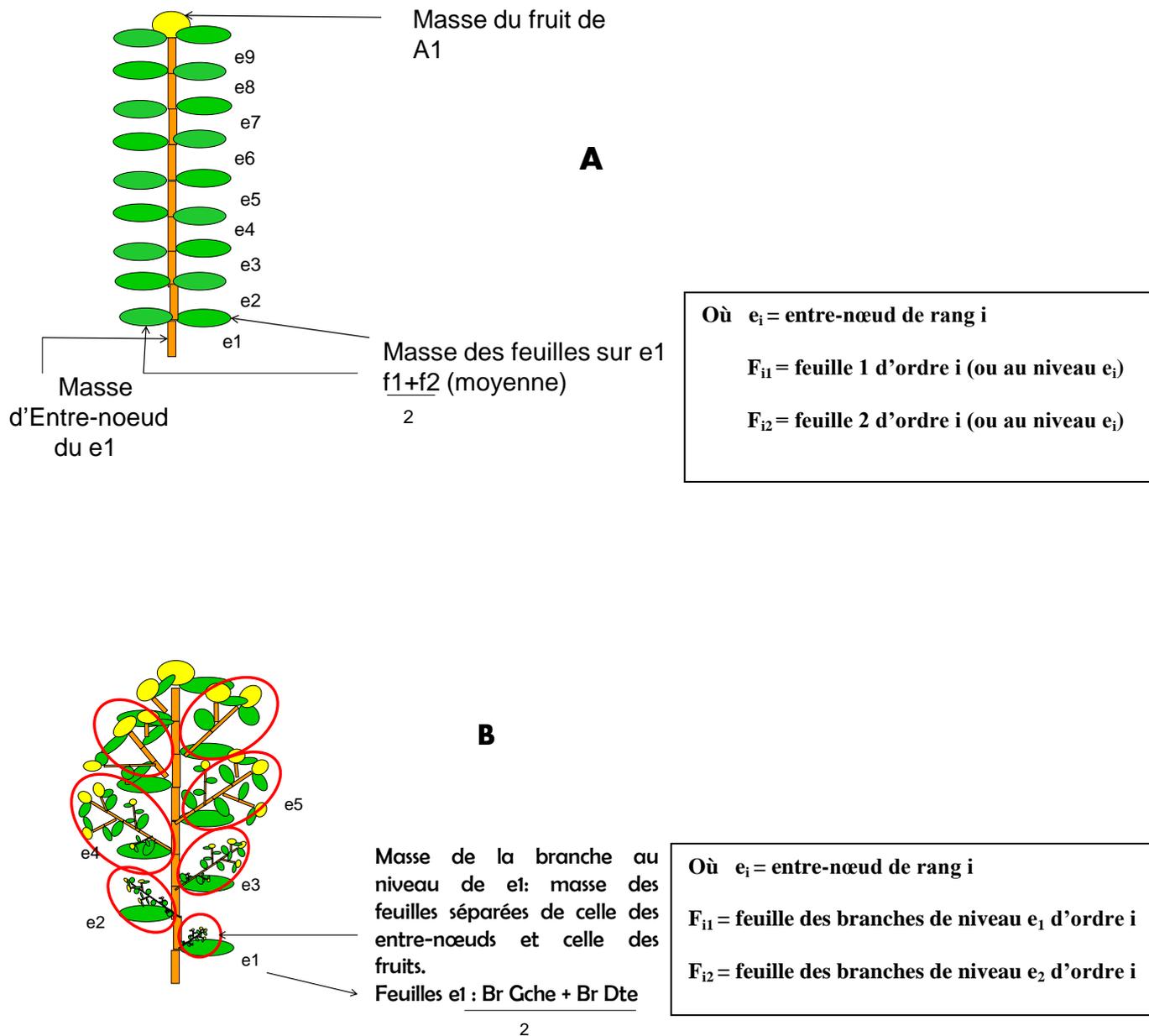


Figure 28 : Méthode de mesure de biomasse des phytomères de *Acmella oleracea* : (A) au niveau de la tige principale, (B) au niveau des branches.

3. APPLICATION DU MODELE GREENLAB sur *Acmella oleracea*

3.1. Simulation du développement de *Acmella oleracea* (analyse des cimes)

Le calcul des paramètres stochastiques qui contrôlent le fonctionnement des méristèmes peut se faire à partir du nombre de phytomères des branches de la structure botanique. Si on se situe à K phytomères du sommet de la tige, le nombre de phytomères des branches dépendra de l'âge de la branche et des probabilités de développement du méristème principal et des méristèmes axillaires associés au rapport de rythme. A K étage du sommet, on observe une moyenne M_k de nombre de phytomère, une variance toute tige confondue V_k et une variance moyenne par couple de branche v_k . Ces relations sont données par les analyses des cimes (**Figure 29**).

3.1.1. Formules des cimes

On dispose donc d'un modèle théorique de développement et de données statistiques qui dépendent du fonctionnement du modèle. Celles-ci se traduisent, au rang K à partir du sommet, en pourcentage de nœuds ramifiés ou vides, en pourcentage de branches mortes ou vivantes et en une distribution de nombre de phytomères pour les branches vivantes dont on considère la moyenne et la variance. Ces statistiques dépendent des processus stochastiques qui les engendrent, et il s'agit ici de trouver les relations qui les relient aux paramètres du développement. Ces relations sont illustrées dans la **figure 29**. On notera $X_{i,K}$ le nombre de phytomères de la branche située au rang K pour la plante i . On rappelle que w désigne le rapport de rythme entre la tige principale et les axes latéraux, p la probabilité de croissance du tronc et b celle des branches. (De Reffye *et al.*, 1988).

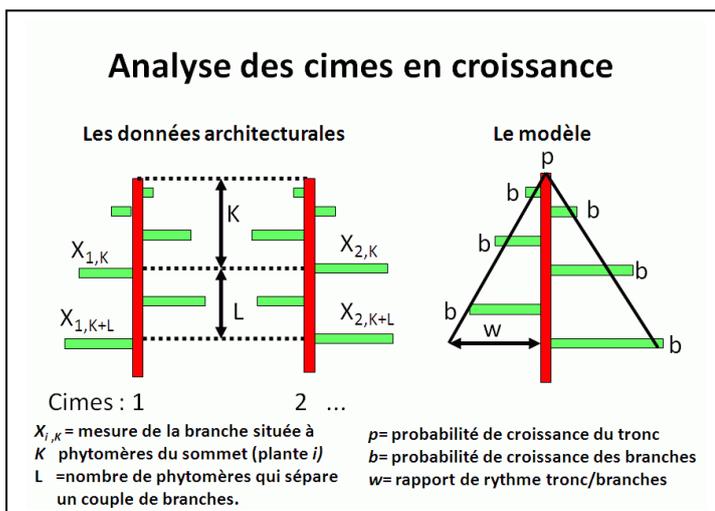


Figure 29 : Définitions des statistiques relevées sur des cimes et correspondances avec le modèle stochastique.

3.1.1.1. Calcul des probabilités des processus de Bernoulli des méristèmes tiges-branches

On considère uniquement les branches vivantes. On dispose de N cimes que l'on observe au rang K . On peut calculer à ce rang une moyenne X_k et une variance V_k du nombre de phytomères sur ces branches, qui s'expriment en fonction des paramètres p, b, w . On démontre que l'on a :

Pour les moyennes inter-tiges

$$X_K = \frac{\sum_{i=1}^N X_{i,K}}{N} = W \frac{K}{p} b$$

Pour les variances inter-tiges

$$V_K = \sum_{i=1}^N \frac{(X_{i,K} - \overline{X_K})^2}{N-1} = W \frac{K}{p} b (1-b) + (Wb)^2 \frac{K(1-p)}{p^2}$$

Ces deux statistiques sont insuffisantes car il y a trois paramètres à estimer. La troisième est fournie par la variance intra-tige ou variance v_k par couple de branches (branches portées par des nœuds distants de L rangs).

$$v_k(L) = \frac{\sum_{i=1}^N (X_{i,K} - X_{i,K+L})^2}{2N} = Wb(1-p) \frac{K + \frac{L}{2}}{p} + (Wb)^2 \frac{L(1-p)}{2p^2} + (Wp)^2 \frac{L^2}{2b^2}$$

On peut visualiser (**Figure 30**) l'évolution (simulée sur un échantillon de 250 tiges, et calculée par les formules précédentes) des moyennes et des variances inter et intra-tiges en suivant les rangs de phytomères du sommet vers la base de l'arbre.

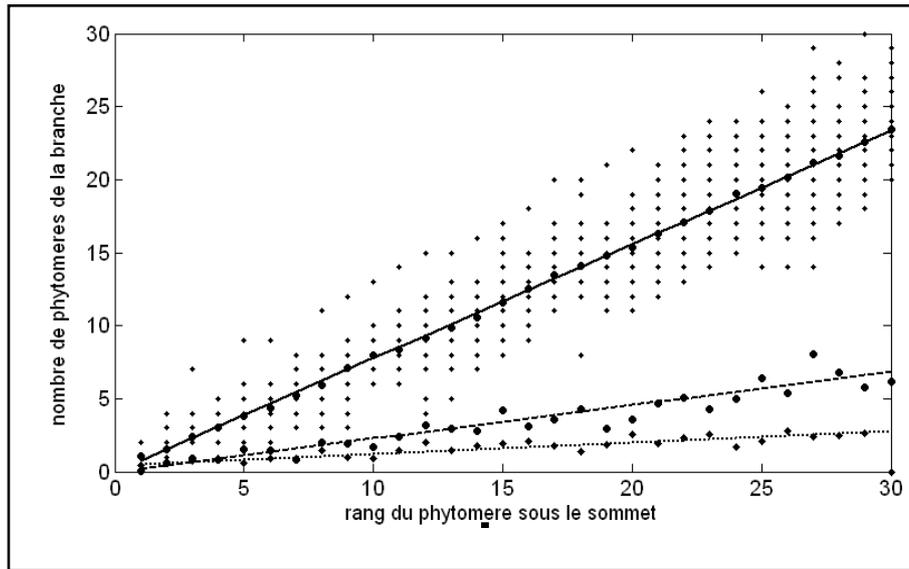


Figure 30 : Résultats de la simulation d'une cime avec pour paramètres $p=0.8$, $b=0.9$, $w=0.7$. Les petits points représentent les valeurs simulées du nombre de phytomères par branches pour tous les rangs des 250 tiges. La droite pleine représente la moyenne théorique qui passe à travers le nuage des gros points qui représentent la moyenne des simulations selon les rangs. En dessous la droite en tirets représente l'évolution de la variance théorique inter tige qui passe à travers les points des variances simulées pour tous les rangs. La droite en pointillés représente l'évolution de la variance intra tige qui passe à travers les points des variances simulées pour tous les rangs. On peut voir que la variance intra tige est nettement plus petite que la variance inter tige.

Les variances intra-tiges sont situées nettement en dessous des variances inter-tiges. C'est ce décalage qui permet le calcul des trois paramètres, p , b , w . Sur la **figure 30** on a choisi $p=0.8$, $b=0.9$, $w=0.7$.

On a ainsi trois expressions qui peuvent s'inverser et donner des solutions analytiques pour les valeurs de p , b , w au rang K à partir du sommet.

$$1-b = \frac{1}{X_K} \left(V - \frac{L}{2} \left(\frac{V_K}{K} + L \left(\frac{X_K}{K} \right)^2 \right) \right)$$

$$1-p = \frac{1}{X_K^2} \left(K \left(V_K - v_K + \frac{1}{2} \left(\frac{L \cdot X_K}{K} \right)^2 \right) + \frac{L \cdot V_K}{2} \right) \quad (\text{Formules 1})$$

$$w = \frac{b}{p} \cdot \frac{X_K}{K}$$

Dans la pratique on choisit $L=0$ pour les plantes qui ont deux axillaires par nœud comme le caféier ou $L=1$ pour les plantes qui ont un seul axillaire comme le cotonnier.

En particulier pour $L=0$ dans le cas de deux axillaires par phytomère, les formules 1 se simplifient et s'écrivent :

$$1-b = \frac{V_K}{X_K}$$

$$1-p = \frac{K(V_K - v_K)}{X_K^2} \quad (\text{Formules 2})$$

$$W = \frac{b}{p} \cdot \frac{X_K}{K}$$

C'est le cas de *Acmella oleracea*.

On pourra donc trouver les valeurs de ces trois paramètres grâce aux estimations de X_K , V_K et v_K calculées à partir des mesures sur des échantillons. Si l'on suppose que ces paramètres sont constants et ne dépendent pas du rang, on pourra prendre la moyenne des valeurs obtenues à partir des mesures effectuées sur différents rangs N_k , en utilisant la totalité de l'information disponible sur la cime.

$$\text{Nous évaluons : } \bar{p} = \frac{\sum p}{n_k} \quad \bar{b} = \frac{\sum b}{n_k} \quad \bar{W} = \frac{\sum W}{n_k}$$

Le cas de *Acmella oleracea* qui a 2 axillaires par nœud correspond aux formules 2.

• Données mesurées

Une cible permet de reconstituer entièrement la population des cimes mesurées sous forme de structure topologique (**Figure 31**). Le programme **Gloups_devA** permet de calculer les probabilités et les rapports de rythme à partir des structures topologiques des plantes mesurées sur le terrain (**Figure 31**). Pour chaque cime, on relève le nombre de phytomères des branches à tous les étages du sommet.

Dans le cas de *Acmella oleracea*, il n'y a pas de mortalité liée au méristème mais il peut y avoir absence de branche, ce qui signifie une probabilité de ramification.

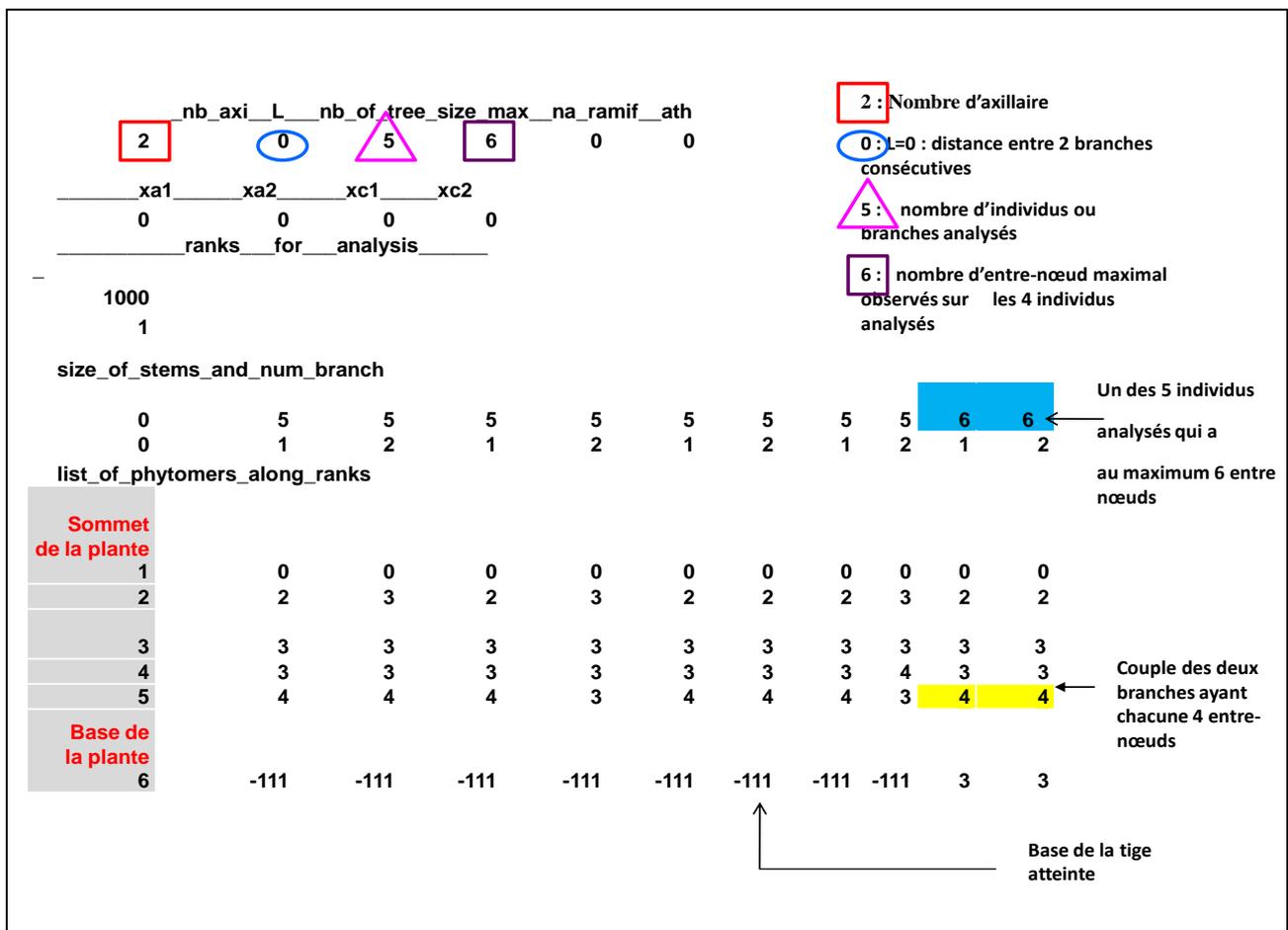


Figure 31 : Exemple de cible pour l'Analyse des cimes de *Acemella oleacea* (avec *Gloups-Dev* dans le logiciel *MATLAB*), où est enregistré le nombre de phytomères des branches en fonction du rang du nœud par rapport à l'apex.

3.2. Rappel du modèle de croissance GreenLab

Les hypothèses biologiques qui sous-tendent le modèle peuvent être résumées comme suit :

La transpiration des plantes (Tr) est pilotée par l'évapotranspiration potentielle et la fraction du feuillage qui intercepte la lumière. Afin de tenir compte de l'auto-ombrage des feuilles entre elles, La loi d'extinction de la lumière dans le feuillage dite de Beer-Lambert est utilisée pour calculer la transpiration :

$$Tr = PET * (1 - \exp(-k.LAI)) \quad (1)$$

Le LAI étant l'indice foliaire (rapport de la surface foliaire au m^2) et k étant le coefficient d'extinction.

La transpiration des plantes est limitée par le seul terme de résistance r qui contrôle l'évaporation par cm^2 de surface foliaire (Yan *et al.*, 2004).

La fabrication de la biomasse est proportionnelle à la transpiration et dépendante de la surface foliaire S selon la formule :

$$Q_m(i) = \frac{PET}{r} \left(1 - \exp\left(-k \sum_{j=1}^{n(i)} S_j\right) \right) \quad (2)$$

où:

- $Q_m(i)$ est la production de la biomasse au cours de $CD(i)$.
- $1/r$ est appelé l'efficacité de l'eau l'équivalent gramme de carbone assimilé pour 1g d'eau transpiré). En absence de données climatique on peut normaliser la production en mettant $PET=1$. La variable r se calibre alors sous cette condition ce qui est fait dans cette étude. La variable r est paramétrée par optimisation selon la description faite par Yan *et al.* (2004).
- $n(i)$ est le nombre de feuilles vertes pendant $CD(i)$ et S_j est la surface de la feuille du rang j sur la tige.

Les organes puits reçoivent une accumulation de biomasse proportionnelle à leur force relative par rapport à la somme des puits de la plante qui n'est autre que la demande de la plante. La force de puits pour chaque type d'organes noté par o est définie en fonction de son âge en termes de cycle de croissance :

$$P_o(j) = p_o \cdot f_o(j) \quad (3)$$

où:

- $o=b, e, f$, se réfère au limbe, entrenœud, fruit.
- p_o est le coefficient de force de puits associé avec les organes de types o .
- $f_o(j)$ est une fonction de variation de puits des organes spécifiques $CD(j)$. Une contrainte de normalisation $\max f_o(j) = 1$ est imposée, avec t_o la durée d'expansion en cycle des organes o pendant la croissance

La fonction f_o est formulée comme suit :

$$f_o(j) = \begin{cases} g_o(j) / M_o & (1 \leq j \leq t_o) \\ 0 & (j > t_o) \end{cases}$$

$$g_o(j) = (j - 0.5)^{a_o - 1} \cdot (t_o - j + 0.5)^{b_o - 1} \quad (4)$$

$$M_o = \sum_{k=1}^{t_o} g_o(k)$$

Les paramètres a_o et b_o varient selon le type d'organe. Selon cette fonction, la forme de la variation de puits est flexible et peut être ajustée aux données par optimisation.

Dans le cadre de la croissance d'un organe, sa force de puits relative varie donc en fonction d'une fonction beta. Tous les organes du même type sont supposés se comporter de la même façon, quel que soit le stade du développement de la plante.

Des relations allométriques complètent le dispositif de mesure pour calculer les fonctions source-puits. Par exemple, le rapport limbe/pétiole est le plus souvent constant de même que le rapport masse de la feuille/surface qui correspond à une épaisseur de la feuille. Dans cette étude, les données sur la racine n'étaient pas disponibles, mais le modèle GreenLab peut les prendre en compte. Les angles de ramification et la phyllotaxie complète la série des paramètres géométriques, permettant la représentation d'organes en 3D (**Figure 32**).

La conséquence de cette modélisation est que la taille des organes est variable car ils dépendent des ressources, du nombre et de la force des organes puits qui partagent ces ressources à un moment donné. Le modèle est stochastique, le nombre d'organes final de la plante dépend des aléas du fonctionnement des méristèmes. Les réponses photopériodiques de la phénologie n'ont pas encore été mises en œuvre. Le modèle de simulation GreenLab peut fonctionner en utilisant la matière fraîche ou la matière sèche, selon les besoins.

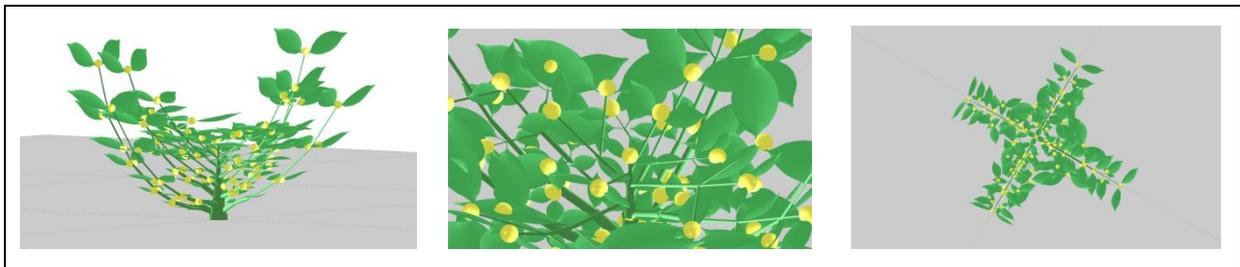


Figure 32 : Image en 3D de *Acemella oleracea*.

3.2.1. Résumé des paramètres des cultures utilisée dans le modèle

Sept paramètres des récoltes qui ne sont pas accessibles à des mesures directes sont optimisés par des méthodes statistiques (**Tableau 1**). Chaque organe (o) a une force de puits (p_o) et une fonction de variation du puits (f_o). Le paramètre (r) concerne l'efficacité de l'eau. Le paramètre k est estimé directement par des considérations sur le type de culture.

Tableau 1 : Paramètres de la plante à optimiser à partir du fichier cible des observations sur terrain. D'autres paramètres, comme les allométries (épaisseur de la feuille) sont directement mesuré et entrée dans le modèle.

Puits des organes	Significations
Pb	Force de puits des feuilles ; Pb est mis à 1
Bb	variation de puits des feuilles (paramétrer par la loi beta de l'expansion des feuilles)
Pi	Force de puits des entre-nœuds
Bi	variation de puits des entre-nœuds (paramétrer par la loi beta de l'expansion des entre-nœuds)
Pf	Force de puits des fruits
Bf	variation de puits des fruits (paramétrer par la loi beta de l'expansion des fruits)

3.2.2. Les variables d'entrée

La version du modèle utilisé ici, sous sa forme simplifiée d'assimilation et les processus de croissance n'utilisent que le cycle de croissance ajusté sur le temps calendaire et la valeur PET normalisé à 1.

3.3. Calibration des paramètres de la croissance

Le modèle GreenLab en contraste avec les autres modèles de culture est essentiellement mathématique.

Dans ce sens, il utilise une fonction de récurrence pour assurer pas à pas la croissance de la structure dont le développement est contrôlé par l'automate botanique. En conséquence, la fonction dépend de peu de paramètres, mais qui sont cachés et qui doivent donc être optimisés

pour ajuster les séries organiques mesurées sur la plante avec les séries respectives calculées par le modèle.

Les séries organiques de la plante c'est à dire la description des types d'organes le long de la tige selon leur masse peuvent être relevées à différents stades de croissance.

Un même jeu de paramètres constants doit pouvoir ajuster toutes les séries organiques à tous les stades de croissance pour que le modèle puisse être calibré.

3.3.1. La méthode des moindres carrés généralisée

Le mode d'optimisation du modèle utilise la méthode des moindres carrés généralisée (Press *et al.*, 1992). Supposons que nous ayons n mesures de y qui correspondent aux sorties du modèle, par exemple le poids des organes dans les séries organiques et nombre m de paramètre à optimiser (p_1, p_2, p_m) :

Cela donne le système suivant :

$$\begin{aligned} y_1 &= f_1(p_1, p_2, \dots, p_m) \\ y_2 &= f_2(p_1, p_2, \dots, p_m) \\ y_n &= f_n(p_1, p_2, \dots, p_m) \end{aligned} \quad (5)$$

Les fonctions f_i sont des sous fonction du modèle lui-même. f_i est le même pour l'ensemble des observations de même type (*exemple* : expression mathématique tiré du modèle général et qui donne le poids des feuilles).

On définit classiquement le Jacobien par :

$$M = \begin{bmatrix} \frac{\delta f_1}{\delta p_1} & \frac{\delta f_1}{\delta p_2} & \frac{\delta f_1}{\delta p_m} \\ \frac{\delta f_2}{\delta p_1} & \frac{\delta f_2}{\delta p_2} & \frac{\delta f_2}{\delta p_m} \\ \frac{\delta f_n}{\delta p_1} & \frac{\delta f_n}{\delta p_2} & \frac{\delta f_n}{\delta p_m} \end{bmatrix} \quad (6)$$

Cette matrice est estimée numériquement. L'optimisation démarre avec un jeu de paramètres p_i le plus proche possible de la solution au sens des moindres carrés.

On peut écrire :

$$\begin{aligned} y_{1,0} &= f_1(p_{1,0}, p_{2,0}, \dots, p_{m,0}) \\ y_{2,0} &= f_2(p_{1,0}, p_{2,0}, \dots, p_{m,0}) \\ y_{n,0} &= f_n(p_{1,0}, p_{2,0}, \dots, p_{m,0}) \end{aligned} \quad \Delta y = \begin{bmatrix} y_1 - y_{1,0} \\ y_2 - y_{1,0} \\ \vdots \\ y_n - y_{n,0} \end{bmatrix} \quad (7)$$

La différence entre les séries organiques tirées de la cible et les valeurs calculées sont donnée par le vecteur Δy . Les écarts de chaque paramètre p_i par rapport à la solution optimisée est donnée par l'équation :

$$\Delta p = (M^T \cdot M)^{-1} \cdot M^T \Delta y \quad (8)$$

A l'itération n , la nouvelle valeur de l'ensemble de paramètre p est donnée par $p_n = p_{n-1} + \Delta p$

Le processus est répété jusqu'à ce que Δp soit négligeable, la solution n'évolue plus. L'avantage de la méthode est la rapidité de la convergence de l'algorithme et qu'elle fournit en association avec les paramètres optimisés leur écart-type théorique.

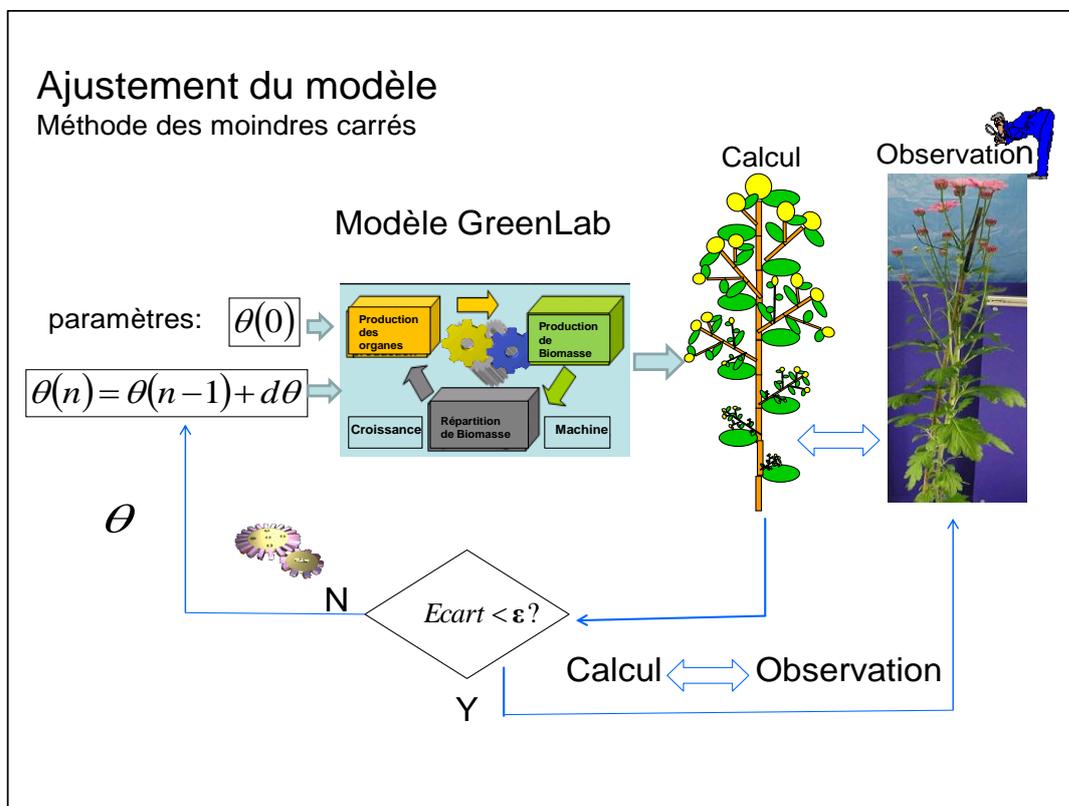


Figure 33 : Schéma de l'ajustement du modèle GreenLab, méthodes des moindres carrés.

3.3.2. Ajustement des séries organiques et des compartiments sur *Acmella oleracea*

3.3.2.1. Ajustement des séries organiques

Les séries organiques de *Acmella oleracea* correspondent à la description des organes (feuille, entre-nœuds, fruits) disposés le long de la tige. La calibration des paramètres source-puits doit permettre d'ajuster précisément les poids individuels des organes dans les séries observées avec ceux calculés par le modèle. S'il y a plusieurs dates de mesure, on peut suivre l'évolution de l'expansion des organes d'une même série organique, sous la dépendance d'un même jeu de paramètres constants.

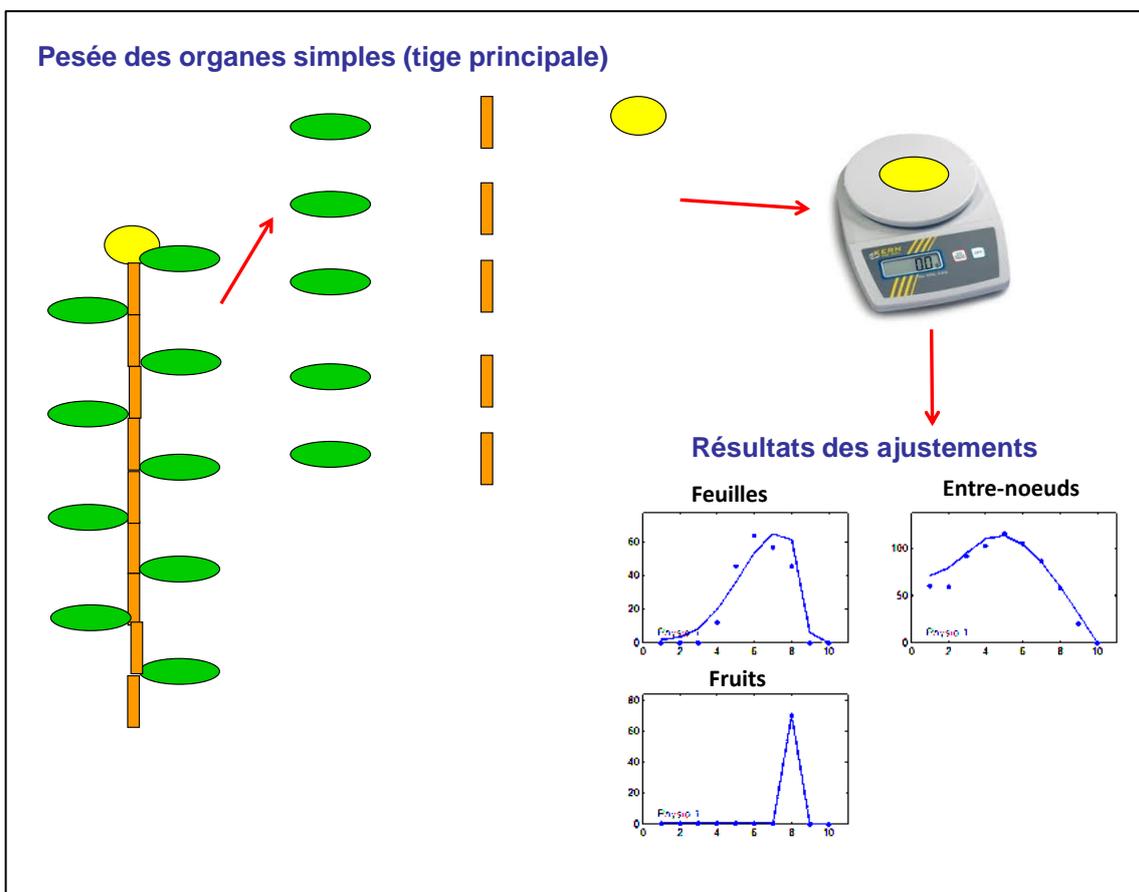


Figure 34 : Schéma de l'ajustement des séries organiques avec le modèle GreenLab

3.3.2.2. Ajustement des séries de compartiment

On ne peut pas décrire facilement les séries organiques des rameaux axillaires. En effet celles-ci bien que complètes pour leur développement se présentent sous forme embryonnaire au début de leur croissance. On ne peut donc pas les détailler au niveau du poids des organes individuels. Cependant on peut regrouper les organes de même types en compartiments (feuilles, entre-nœuds, fruits) qui peuvent alors être pesés dès que le poids total des branches, est significatif au niveau du seuil d'une balance. On obtient alors des séries de compartiment le long de la tige. Séries organiques et séries de compartiment sont les cibles à ajuster pour le modèle GreenLab.

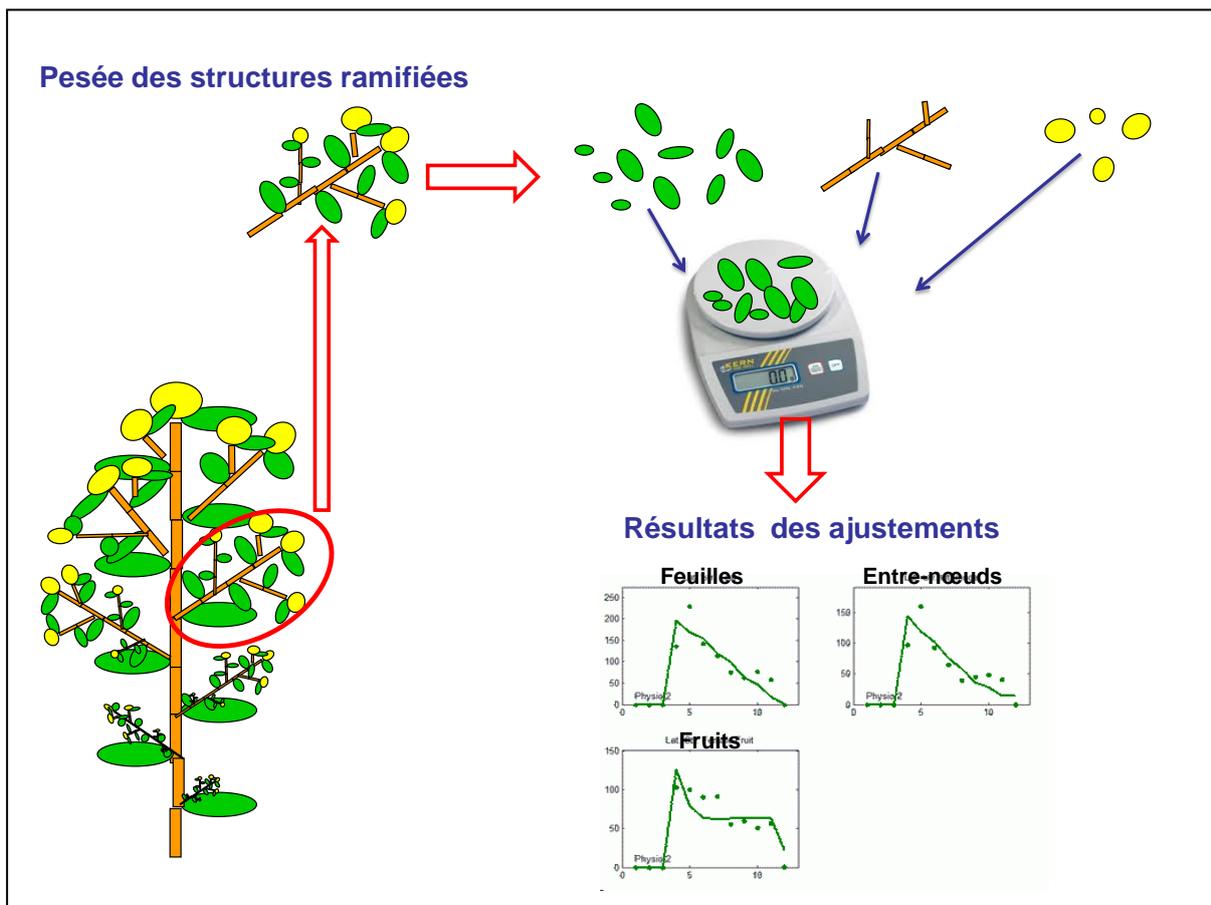


Figure 35 : Schéma de l'ajustement des séries de compartiment avec le modèle GreenLab

3.3.2.3. *Ajustement sur une seule date (ou monofitting)*

Pour ajuster les séries organiques et les séries de compartiment sur une seule date, nous avons besoin de la description des organes des plantes de la dernière date d'observation, sur laquelle les plantes sont en stade de maturité.

• **Données mesurées**

L'ajustement des paramètres nécessite l'utilisation de deux fichiers: le premier est le « fichier paramètre », concernant les paramètres mesurés (ceux du développement et les allométries) et les paramètres à estimer qui sont initialisés le plus près possible de la solution (**Annexe 3-a**), le deuxième est le « fichier cible », concernant les descriptions des séries organiques. Dans le cas de ce dernier, la saisie des données dans le fichier doit être faite à partir de la base de la tige jusqu'au sommet (**Annexe 3-b**). Nous précisons que dans le cas de notre étude, c'est la biomasse fraîche qui a été prise en compte.

• **Résultats sorties**

Le fichier cible est obtenu à partir de la simulation du fichier paramètre. En ajustant les séries organiques et les séries de compartiment, on obtient des simulations graphiques (en 2D ou 3D) des plantes en fonction de leur biomasse (**Planche 3, Fig.2**), ainsi que des courbes qui présentent l'évolution de la masse des feuilles, d'entre-nœuds et des fruits de la tige principale et ceux des structures latérales (ou branches) d'une seule date en fonction du rang des entre-nœuds depuis la base vers le sommet.

Les figures suivantes montrent les résultats de l'ajustement des séries organiques et des séries de compartiment (cas de *Acmella oleracea*). Il s'agit des courbes de l'évolution de la masse des organes d'une seule date en fonction du rang des entre-nœuds et la simulation graphique correspondante. Les points représentent les données mesurées et les courbes représentent les données simulées.

Fig.1

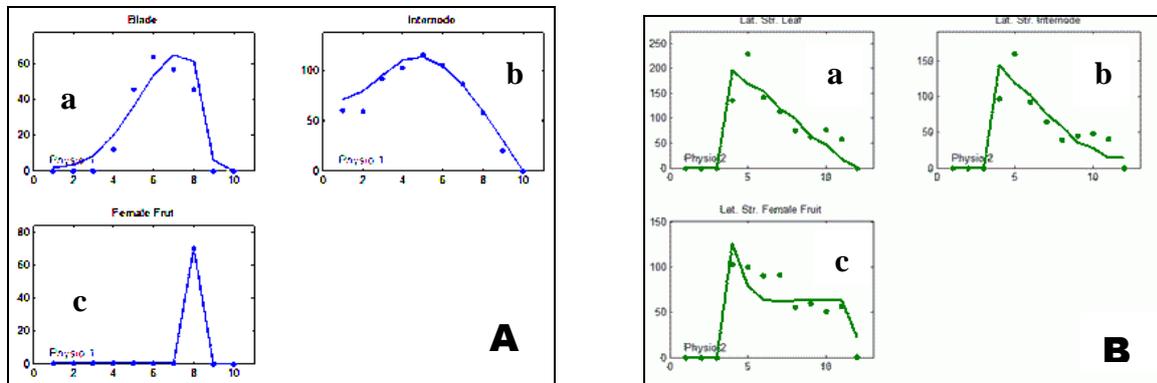
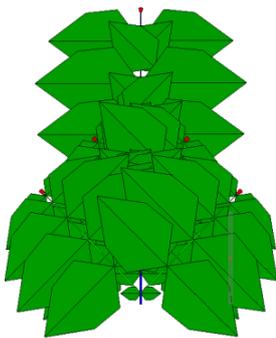


Fig.2



CD12

Planche 3 : Ajustement des séries organiques et des séries de compartiments de *Acemella oleracea* sur une seule date :

Figure 1 : (A) courbes de l'évolution de la masse (en cg) des organes de la tige principale en fonction du rang des entre-nœuds : **a)** masse des feuilles, **b)** masse des entre-nœuds, **c)** masse du fruit. (B) courbes de l'évolution de la masse (en cg) des organes des branches en fonction du rang des entre-nœuds : **a)** masse des feuilles, **b)** masse des entre-nœuds, **c)** masse des fruits.

Figure 2 : Simulations graphiques (2D) en une seule date (CD 12).

3.3.2.4. *Ajustement sur plusieurs dates (ou multifitting)*

Pour ajuster les séries organiques et les séries de compartiment sur plusieurs dates, nous avons besoin de la description des organes des plantes depuis le stade juvénile (stade de développement) jusqu'au stade de maturité.

- **Données mesurées**

Pour ajuster les paramètres, on procède de même façon qu'avec l'ajustement sur une seule date. La différence c'est que le fichier cible doit être ajusté par date d'observation (CD), en effet on obtient plusieurs fichiers cible (**Annexe 4**)

- **Résultats sortie**

En ajustant les séries organiques et les séries de compartiment sur plusieurs dates, on obtient des simulations graphiques (en 2D ou 3D) de différentes dates en fonction de leur biomasse (**Planche 4, Fig.2**), ainsi que des courbes qui présentent l'évolution de la masse des feuilles, d'entre-nœuds et des fruits de la tige principale et ceux des structures latérales (ou branches) en fonction des dates (CD) et en fonction du rang des entre-nœuds depuis la base vers le sommet.

Les figures suivantes montrent les résultats de l'ajustement des séries organiques et des séries de compartiment (cas de *Acmella oleracea*) sur cinq dates. Il s'agit des courbes de l'évolution de la masse des organes en fonction du temps et du rang des entre-nœuds, et les simulations graphique correspondantes. Les points représentent les données mesurées et les courbes représentent les données simulées.

Fig.1

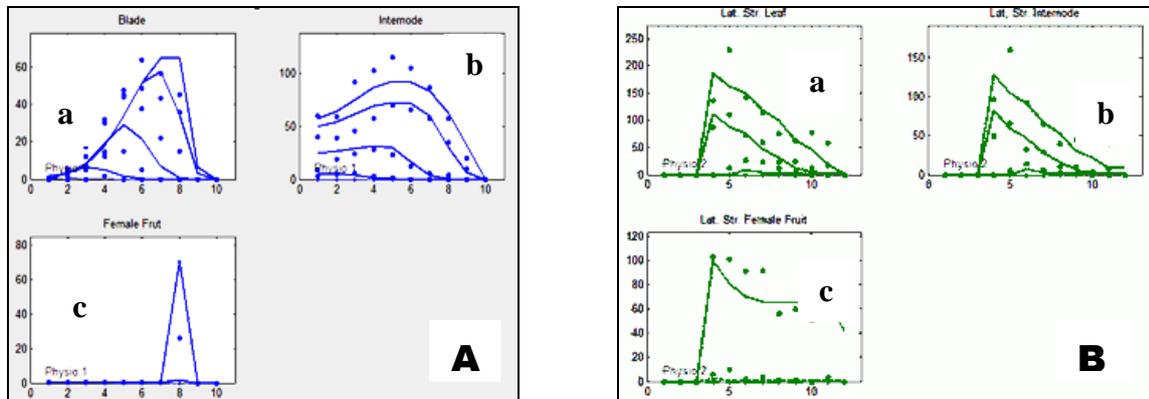


Fig.2

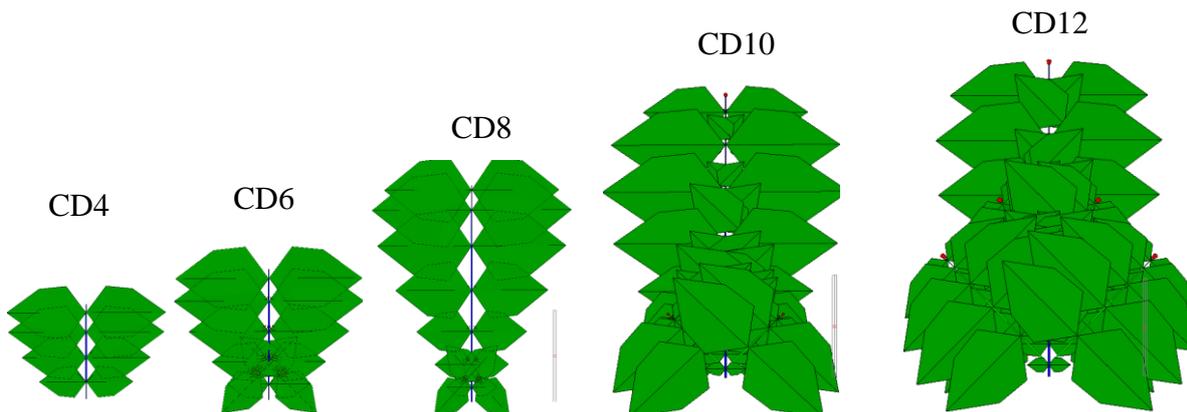


Planche 4 : Ajustement des séries organiques et des séries de compartiments de *Acemella oleracea* sur plusieurs dates :

Figure 1 : (A) courbes de l'évolution de la masse (en cg) des organes de la tige principale en fonction du temps et du rang des entre-nœuds : **a)** masse des feuilles, **b)** masse des entre-nœuds, **c)** masse du fruit. (B) courbes de l'évolution de la masse (en cg) des organes des branches en fonction du temps et du rang des entre-nœuds : **a)** masse des feuilles, **b)** masse des entre-nœuds, **c)** masse des fruits.

Légende : en abscisses => rang des entre-nœuds de la base vers le sommet
en ordonnées => évolution de masse en cg

Figure 2 : Simulations graphiques (2D) des 5 dates d'observations.

Troisième partie

RESULTATS

1. OBSERVATIONS MORPHOLOGIQUES

1.1. Suivi de germination et évolution morphologique de la graine à la plante adulte.

1.1.1. De la germination à la plantule

L'hypocotyle en s'allongeant entraîne la semence hors de terre au bout de 5 jours après le semis, dans une condition favorable (température, humidité...).

La germination est épigée, après épuisement des réserves de la graine, les feuilles cotylédonaires apparaissent et s'étalent en deux limbes opposées ovales. (**Planche 5, Fig.1c**). Une semaine après, 2 autres feuilles dentées, pénninerves, apparaissent à l'opposée des feuilles précédentes (**Planche 5, Fig. 1d**).

1.1.2. De la plantule à l'âge adulte

Après environ 2 mois de la germination, on constate l'apparition de l'inflorescence terminale à l'apex et en même temps les rameaux latéraux commencent à croître à partir de la base, d'où la croissance acropète et apparition acropète des inflorescences. (**Planche 5, Fig. 2a**).

Le jeune plant a un développement monopodial et à un moment donné le méristème apical élabore une inflorescence en capitule et les méristèmes latéraux se développent, ce qui permet le développement sympodiale de la plante. (**Planche 5, Fig. 2d**). Les différentes rameaux se terminent par une inflorescence en capitule à partir du troisième mois (**Planche 5, Fig.3**). Ces inflorescences donnent des graines au stade de fructification, ces dernières atteignent leur maturité lorsque la plante est âgée de plus de 3 mois.

1.2. Le développement : mise en place de la ramification

L'analyse architecturale retrace globalement les caractères morphologiques et permet de détecter une variabilité en comparant le mode de croissance et de ramification, des types d'axes et de la floraison, entre population de provenance de culture, entre saison de culture.

Chez *Acmella oleracea*, la ramification est diffuse et à développement immédiat (**Planche 5, Fig. 2a**). Tous les nœuds de l'axe principal A1 sont ramifiés. Les branches sont issues des deux premiers bourgeons sériés axillaires à l'aisselle des deux feuilles axillantes sur l'axe principal A1.

L'observation de semis de *Acmella oleracea* révèle l'émission par la graine d'un axe principal à phyllotaxie opposée décussée que l'on appellera axe A1 (**Planche 5, Fig. 1**). À leur aisselle, un unique bourgeon axillaire est visible. Ce bourgeon forme un rameau qui a la même structure que l'axe A1. Les rameaux issus de l'axe A1 constituent les axes A2. A l'aisselle de chaque feuille des axes A2 se trouvent aussi des bourgeons qui se développeront et formeront des rameaux A3. Le même processus se reproduit pour aboutir aux axes A4 (**Planche 5, Fig. 3b**).

Les feuilles situées sur l'axe principal s'élaguent. Chaque relais développe ensuite des feuilles opposées décussées avant de voir son apex se transformer à son tour en inflorescence terminale. Le développement de la plante se poursuit de la même manière mais les modules successifs sont de plus en plus longs et présentent un nombre de feuilles opposées assimilatrices développées à la base, ce qui donne la structure basitonie de la plante (**Planche 5, Fig.3**).

La plante possède 2 rameaux portés par chaque nœud (**Planche 5, Fig. 3a**). Lorsque la floraison apparaît, elle est terminale et elle apparaît environ 2 mois après la germination.

1.3. Unité architecturale

L'unité architecturale, unité élémentaire de fonctionnement est composée de 4 catégories d'axes (Tableau 2).

Tableau 2 : Unité architecturale de *Acmella oleracea* (Vavitsara, 2009)

Axes	Axe principal (axe 1)	Branches (axe 2)	Branches (axe 3)	Branches (axe 4)
Croissance	définie	Définie	définie	Définie
Phyllotaxie	opposée décussée	opposée décussée	opposée décussée	opposée décussée
Position sexualité	terminale	terminale	terminale	Terminale

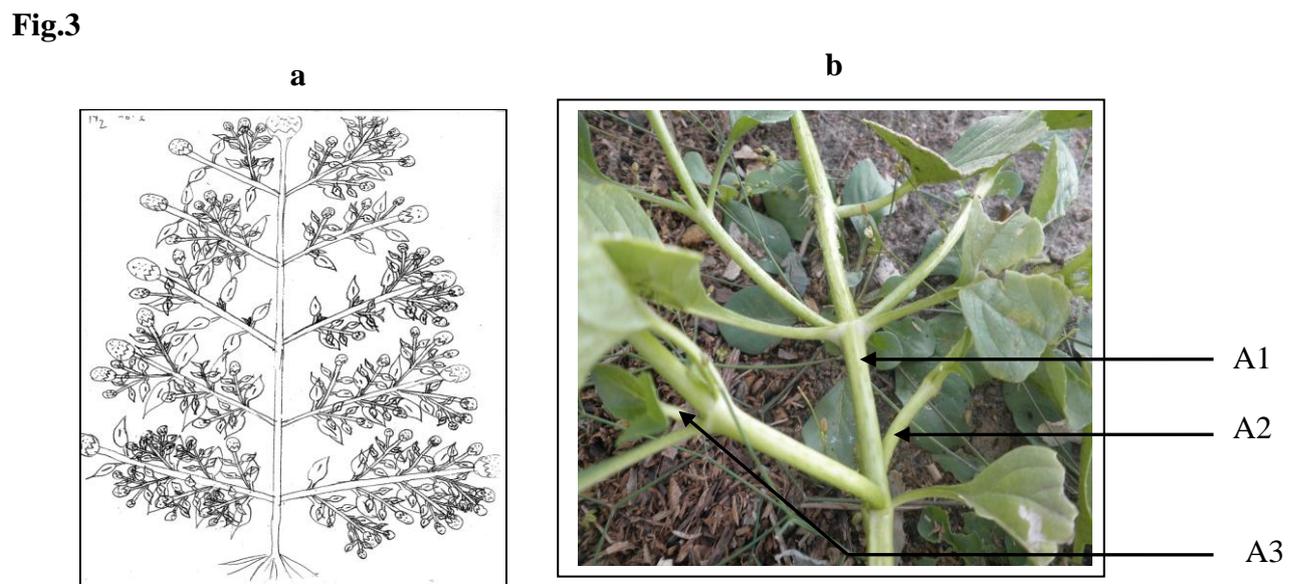
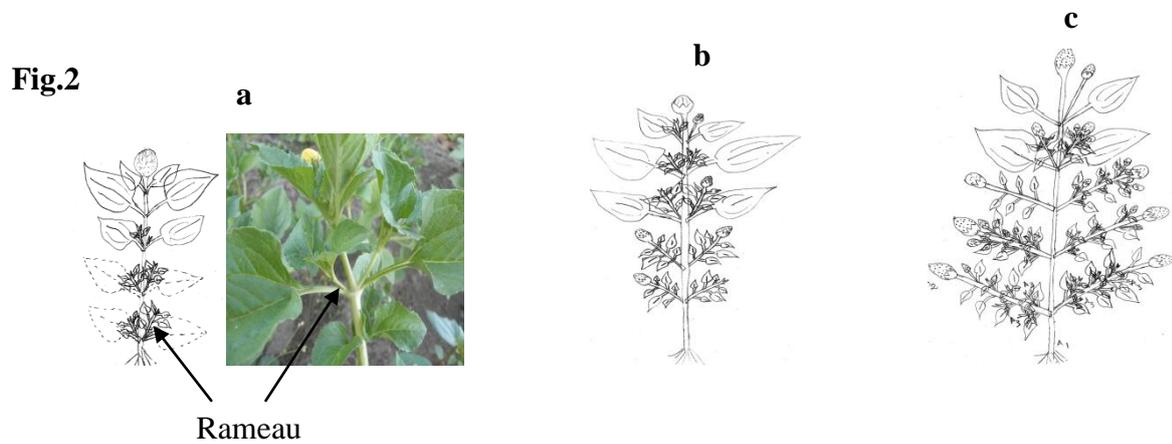
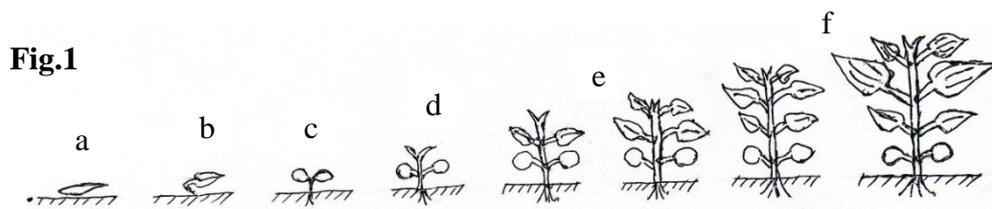


Planche 5 : Suivi de la germination et évolution de la structure morphologique au cours du développement de *Acmella oleracea*.

Figure 1 : Évolution de la structure morphologique de la graine à la plantule : (a) un akène, (b) apparition de l'hypocotyle, (c) apparition des feuilles cotylédonaires, (d) plantule, (e)(f) plantule.

Figure 2 : Mode de ramification et développement (a,b) rameau, (c) développement immédiat.

Figure 3 : (a) Structure de *Acmella oleracea* adulte, (b) catégorie d'axes (âge physiologique).

2. DEVELOPPEMENT DE LA TIGE PRINCIPALE

2.1. Le phyllochrone

Lorsqu'on compte le nombre de phytomères de la tige de *Acmella oleracea* en fonction du nombre de jours, on obtient le plus souvent une relation linéaire au début du développement (**Figure 36**).

On distingue principalement deux phases de développement :

- une phase initiale linéaire qui caractérise la mise en place de l'architecture.
- une phase finale constante, la tige ayant produit son maximum de phytomères avant la floraison terminale.

Il est probable que cette courbe peut être très fortement modifiée lorsque l'on fait varier les conditions expérimentales (effet matière organique, effet saisonnier...).

La durée de vie de *Acmella oleracea* varie entre 90 à 100 jours, pendant laquelle le développement de l'axe principal dure environ 49 jours. Après 49 jours le développement est arrêté, il n'y a plus de formation de phytomères. Par contre la plante continue toujours sa croissance, versus allongement (**Figure 36**).

Le phyllochrone est ici déterminé par le lien entre le temps calendaire et le nombre de phytomères. Il est essentiel de préciser que dans notre cas le temps calendaire (nombre de jours) peut remplacer le temps thermique, puisque à Madagascar les températures moyennes journalières sont relativement stables. Le pas de temps de référence est donc le jour et le phyllochrone ou cycle de développement (CD) s'exprimera donc en fonction du nombre de jours. (cf. chap.2).

La **Figure 36**, montre que *Acmella oleracea* fabrique environ un phytomère par semaine, autrement dit, il faut 7 jours pour faire un cycle de développement (= Phyllochrone).

La floraison terminale apparaît au 49^{ème} jour et arrête le développement. La courbe constatée au voisinage de la zone d'arrêt signifie que le développement n'est pas entièrement déterministe, car il y a un mélange des tiges qui ne sont pas au même stade de développement. Il y a donc une probabilité liée au fonctionnement du méristème terminal, le fonctionnement est stochastique et les plantes ont un développement légèrement désynchronisé.

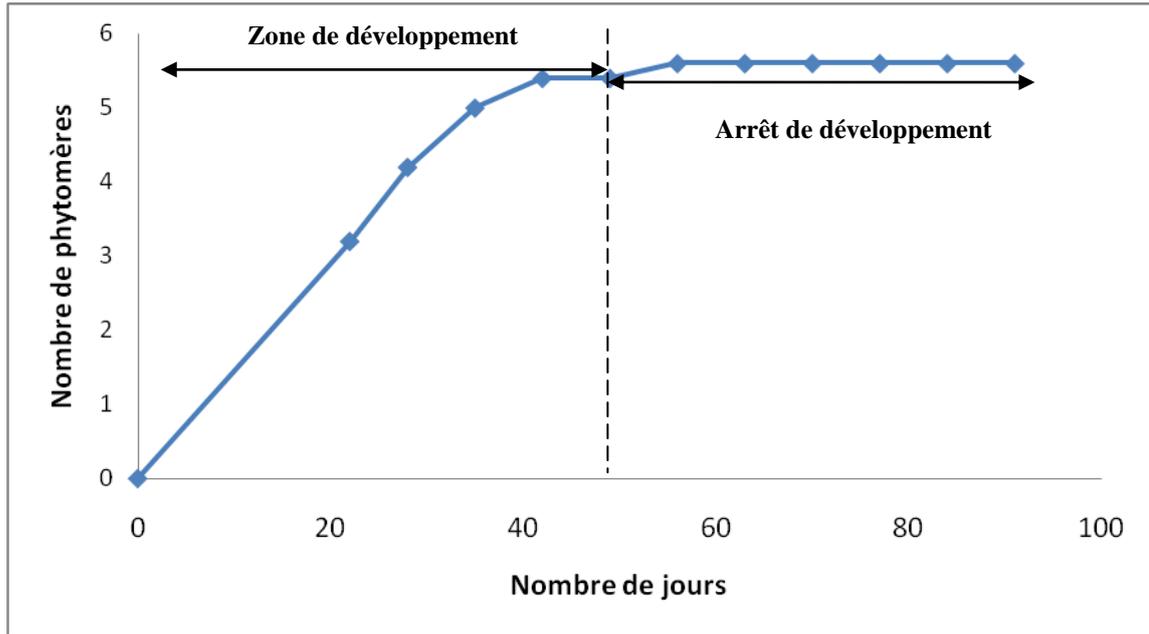


Figure 36 : Nombre de phytomères de l'axe principal de *Acemella oleracea* en fonction du nombre de jours. L'expérimentation a été faite sur une culture en pots, entre le 20 Avril 2011 au 01 Août 2011.

2.2. Étude du fonctionnement stochastique du méristème

2.2.1. Liaison Moyenne-Variance du nombre de phytomères en fonction du temps

Il est important de préciser que, puisque les mesures ont été commencées 3 semaines après la germination où elles ont subi un repiquage, nous n'avons pas pu avoir le nombre de phytomères avant le 22^{ème} jour (**Figure 36**).

Le développement de la tige principale est arrêté après 49 jours, ce qui correspond à la floraison terminale. Il n'y a que 4 dates de disponible pour faire la relation entre le nombre de phytomères et l'âge de la tige. L'origine est définie par le temps 0 (**Tableau 3a**).

En considérant les couples de données obtenues avant l'arrêt de croissance (**Tableau 3b**), on constate qu'on a une régression linéaire significative entre le nombre d'entre-nœud et la variance (avec $R^2=0,968$) (**Figure 37**).

On a la liaison entre la moyenne et la variance :

$$V=0,0543 M$$

D'après la relation (2) (*chapitre 2*), on en déduit :

$$V/M=1-P$$

Donc la probabilité d'allongement de la tige principale est :

$$P=1-V/M= 1- 0,0543$$

$$P=0,945$$

P est la probabilité pour le méristème de créer un nouveau phytomère à chaque cycle de développement (qui correspond à 7 jours en temps calendaire).

Tableau 3a : Liaison moyenne-variance de la distribution du nombre d'entre-nœuds de la tige principale pendant la période de développement. (Extraction du tableau précédent).

Moyenne M	0	3,2	4,2	5,4
Variance V	0	0,2	0,2	0,3

Tableau 3b : Liaison moyenne-variance de la distribution du nombre d'entre-nœuds de la tige principale pendant la croissance de la plante. Au-delà de la 4^{ème} mesure, la moyenne et la variance n'évoluent plus car le développement est terminé.

Moyenne M	0	3,2	4,2	5	5,4	5,6	5,6	5,6	5,6	5,6	5,6
Variance V	0	0,2	0,2	0	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3

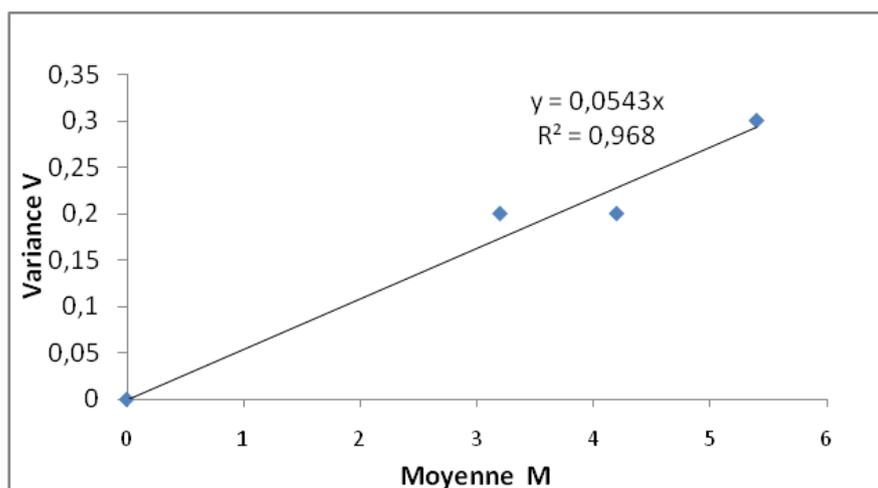


Figure 37 : Liaison moyenne-variance trouvée sur les valeurs de la « taille » (nombre d'entre-nœuds) des tiges de *Acmella oleracea* pendant la période de développement. On a $P=1-V/M=0,954$.

2.2.1.1. Distribution du nombre des entre-nœuds par tige en fin de croissance

Le **tableau 4** montre la distribution obtenue en ce qui concerne le nombre d'entre-nœuds par tige à la fin de la croissance.

Tableau 4 : Distribution du nombre des entre-nœuds sur la tige principale de *S. acmella*

Nombre d'entre-nœuds (x)	5	6	
Nombre d'individus	15	20	Total= 35

Cette distribution présente une moyenne $M=5,571$ et une variance $V=0,252$

On peut considérer qu'il s'agit d'une loi binomiale de paramètres P et N :

Avec

$$P = 1 - (0,252/5,571) = 0,954$$

et

$$N = \frac{5,571}{0,954} \approx 6$$

Soit sensiblement six tests de croissance : la « dimension » des tiges est de 6.

En opérant un regroupement des classes à faible effectif, on peut tester la validité de l'ajustement à la loi binomiale (6, 0,954). La probabilité d'obtenir une valeur x de nombre d'entre-nœuds, donc d'obtenir une succession de x résultats positifs après N tests d'accroissement, est d'après cette loi de :

$$P_{(x)} = C_N^x P^x (1 - P)^{N-x}$$

En multipliant cette probabilité par 35, taille de l'échantillon de *Acmella oleracea*, on obtient l'effectif théorique attendu de *Acmella oleracea* présentant x entre-nœuds. Le **tableau 5** permet de comparer cette valeur avec celle réellement observée. La **figure 38** présente les histogrammes correspondants.

2.2.1.2. Ajustement du nombre d'entre-nœuds de la tige à une loi binomiale

Le **tableau 5** montre l'ajustement du nombre d'entre-nœuds de la tige à une loi binomiale.

Tableau 5 : Ajustement du nombre d'entre-nœuds de la tige à une loi binomiale (6, 0,954).

Classe	Nombre observé	Nombre Théorique (calculé)
4	0	2,7
5	15	11,6
6	20	20,3

A quatre (4) entre-nœuds, il n'y a pas d'individu observé, avec 2,7 en nombre théorique

A cinq (5) entre-nœuds, il y a 15 individus observés, avec 11,6 en nombre théorique

A six (6) entre-nœuds, il y a 20 individus observés, avec 20,3 en nombre théorique

2.2.2. Liaison entre le nombre de phytomères produits et le nombre de cycles de développement (CD)

Pour que le modèle GreenLab fonctionne, il faut associer au nombre moyen de phytomères mesuré à chaque date, un nombre de cycles de développement qui correspond à l'âge de la plante. Ces cycles de développement sont utilisés aussi pour faire pousser la plante, ce sont donc également des cycles de croissance. Or au-delà de la 5^{ème} date de mesure, le développement est arrêté mais la croissance continue (**Figure 38**). Les 5 premières dates lient le nombre de cycles au nombre de jours. Ce qui est suffisant pour extrapoler et calculer le nombre de cycle de croissance au-delà de la date d'arrêt de développement (**Figure 38**).

La plante a poussé sur N CD pour M phytomères produits,

On a la relation $N=M/P$

La relation entre le nombre de jours et le nombre de CD est dans le tableau suivant, *Acmella oleracea* a au maximum 13 CD, il faut 91 jours pour faire les 13 cycles de développement.

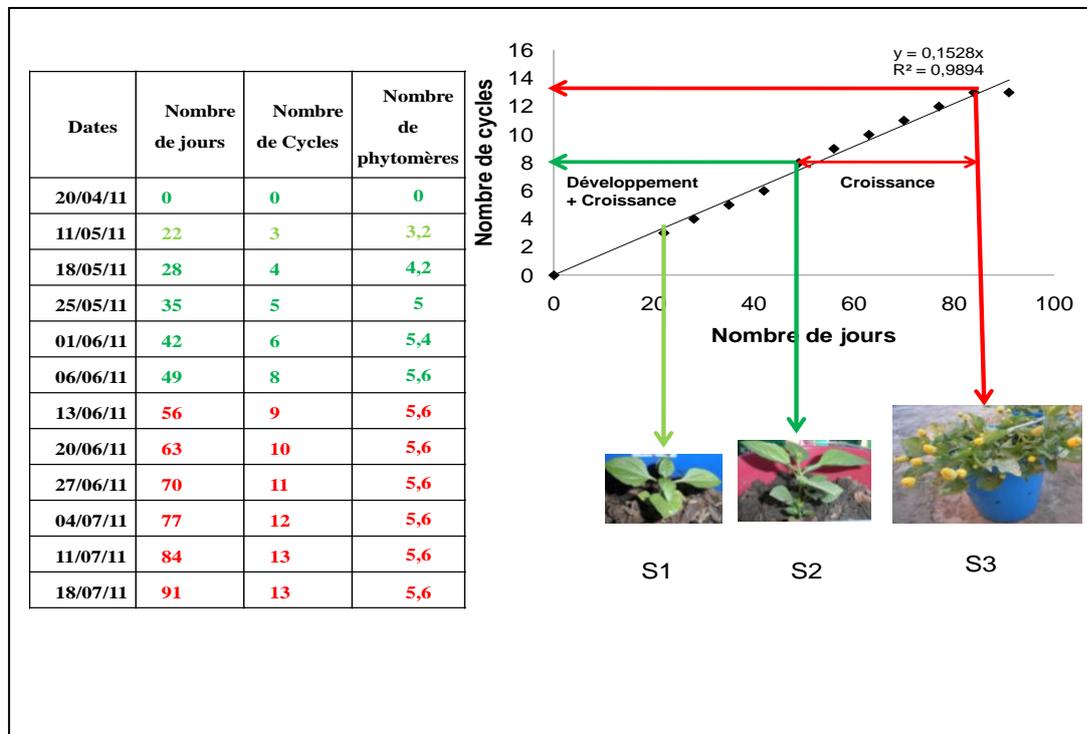


Figure 38 : Observations des stades de développement et de la croissance de *Acmella oleracea*.

On peut suivre à partir du semis jusqu'à la maturité l'évolution parallèle des dates (temps calendaire) et de nombre de phytomères émis. S1 stade juvénile, S2 stade d'arrêt du développement, S3 stade de maturité.

Avant la fin du développement, le nombre de cycle de croissance est par définition égal au nombre de cycles de développement (vers le 35^{ème} jour), utilisés aussi pour l'expansion des organes mis en place. Après la formation de l'inflorescence à l'extrémité, le méristème terminal ne fonctionne plus.

La relation linéaire entre le temps calendaire et le nombre de cycles engendrés est établie jusqu'à la formation de l'inflorescence, mais la croissance (expansion des organes) continue au delà. En prolongeant cette relation après l'arrêt du développement, on peut attribuer les nombres de cycles utilisés pour la croissance à chaque date calendaire.

Trois observations de *Acmella oleracea* sont représentées ici, correspondantes à leur âge. S1 stade juvénile, les phytomères sont en création et en expansion. S2 stade d'arrêt du développement, le méristème édificateur change de fonctionnement et produit une

inflorescence. $S3$ stade de maturité, la croissance ne se produit plus, par arrêt de la photosynthèse suite au vieillissement des feuilles. Entre les stades $S2$ et $S3$ c'est l'expansion des organes qui fait la différence, pas leur nombre qui n'évolue plus.

2.3. Simulation du développement de *Acmella oleracea* via l'analyse des cimes.

Le programme *Gloups_DevA* lit la cible et calcule les paramètres p , b , w après avoir estimé tous les M_k , V_k , v_k en appliquant les formules 2 (cf. *Concept et définition*).

Sur la cime de *Acmella oleracea*, on mesure le nombre d'entre-nœuds des branches en fonction du rang du nœud du sommet à la base de la tige. Dans notre cas, $L=0$ (verticille de deux rameaux).

La résolution du système constitué par les équations 2 des formules 2 (cf. *Concept et définition*) permet de calculer facilement les p , b , w des rameaux.

Le calcul sur les cimes est récursif, on peut calculer les probabilités sur la cime $A1_A2$, et les cimettes $A2_A3$ et $A3_A4$.

Dans le cas de *Acmella oleracea*, selon l'analyse des cimes, nous avons :

Pour la cime de l'axe $A2$ sur l'axe $A1$:

- la probabilité d'élongation de la tige $p= 0,87$
- la probabilité d'élongation des rameaux $b = 0,95$
- le rapport de rythme tige/rameaux $w = 0,84$

On remarque ici que les probabilités et le rapport de rythme sont élevés, la plante n'est quasi déterministe. Cependant le développement de *Acmella oleracea* est tout de même stochastique (donc aléatoire) : les axes de même type, de même âge sur une même période de croissance peuvent produire un nombre variable de phytomères suivant une loi de probabilités. Le détail des observations est synthétisé sur les **planches 6a, b, c** qui sont des sorties de *Gloups_DevA* à partir de la lecture des données.

Affichage des A2/A1

Fig.1

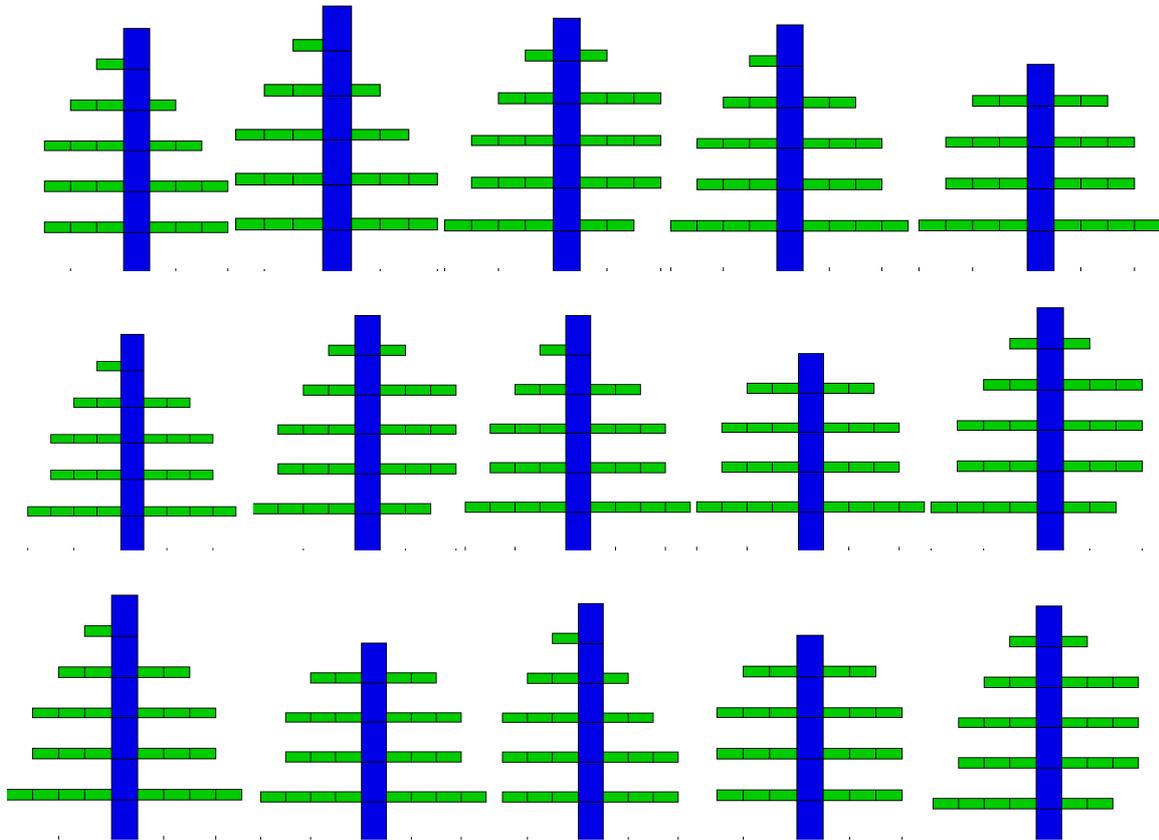
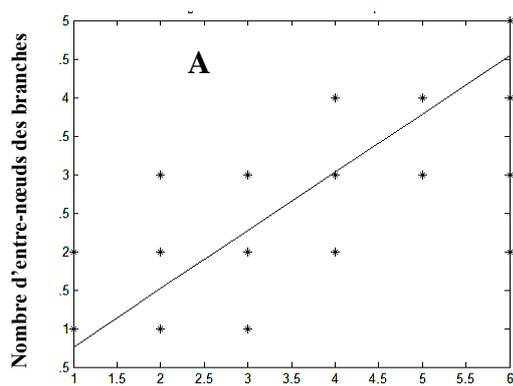
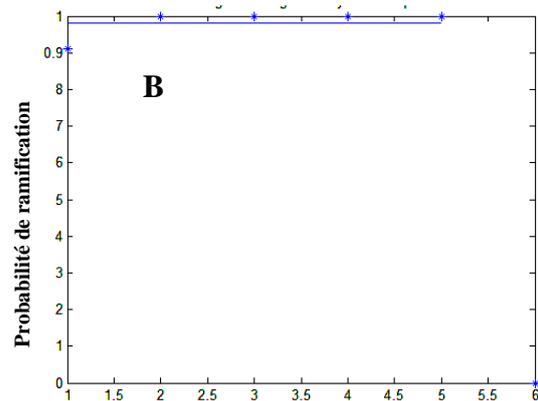


Fig.2



Position sur le tronc à partir du sommet



Position sur le tronc de la base vers le sommet

Planche 6a : Représentation des cimes (A2/A1) mesurées par Groups_Dev dans le logiciel MATLAB.

Figure 1 : Toutes les structures topologiques des plantes analysées.

Figure 2 : (A) Taille des branches en fonction du rang du nœud du sommet vers la base, (B) Probabilité de ramification en fonction du rang du nœud de la base vers le sommet.

Pour la cime de l'axe A3 sur l'axe A2, on a :

- la probabilité d'élongation de la tige $p=0.96$
- la probabilité d'élongation des rameaux $b=0.88$
- le rapport de rythme tige/rameaux $w = 0.82$

Les probabilités et le rapport de rythme sont élevés, les branches sont quasi déterministes.

Affichage des A3/A2

Fig.1

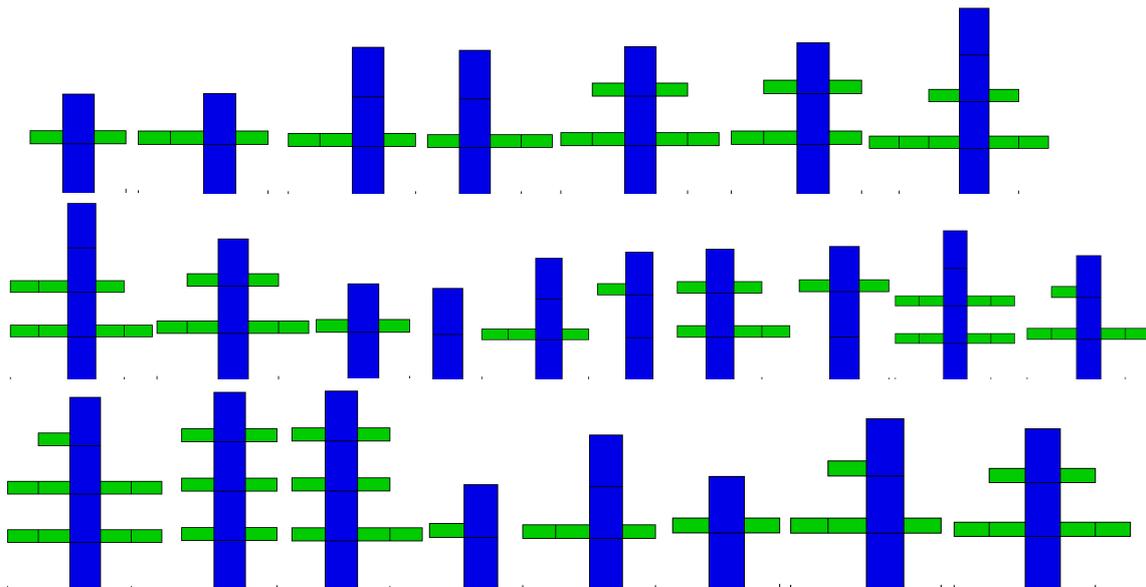


Fig.2

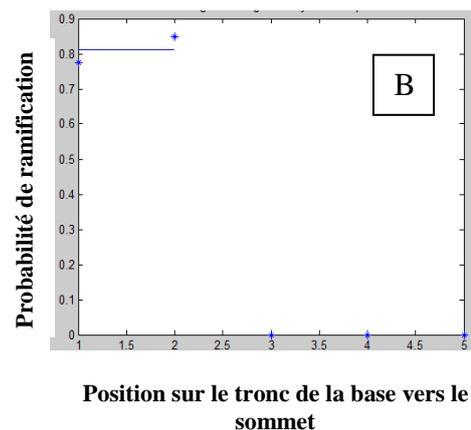
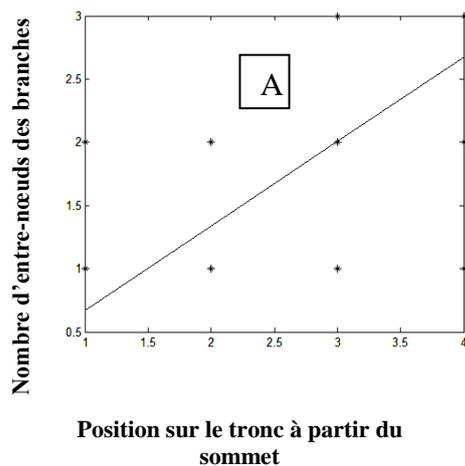


Planche 6b : Représentation des cimettes mesurées par *Gloups_Dev* dans le logiciel *MATLAB*.

Figure 1 : Toutes les structures topologiques des plantes analysées (A3/A2).

Figure 2 : (A) Taille des branches en fonction du rang du nœud du sommet vers la base, (B) Probabilité de ramification en fonction du rang du nœud de la base vers le sommet.

Pour la cime de l'axe A4 sur l'axe A3, on a :

- la probabilité d'élongation de la tige $p=0.93$
- la probabilité d'élongation des rameaux $b=0.96$
- le rapport de rythme tige/rameaux $w=0.79$

On constate que les probabilités et le rapport de rythme sont élevés, les rameaux sont quasi déterministes.

Affichage des A4/A3

Fig.1

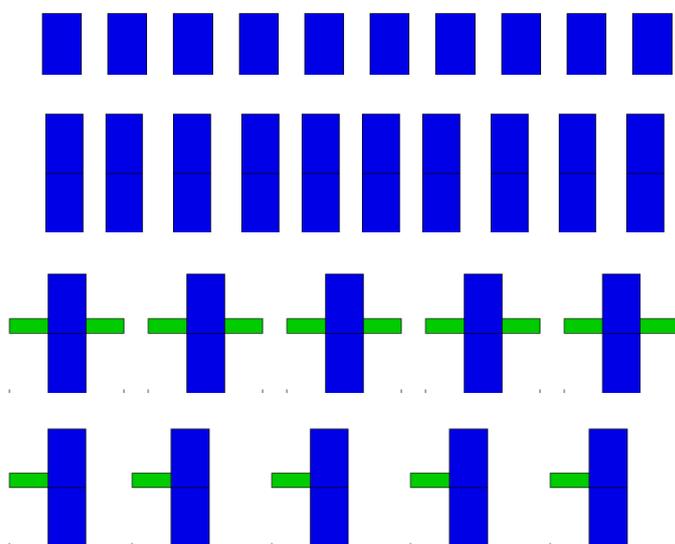


Fig.2

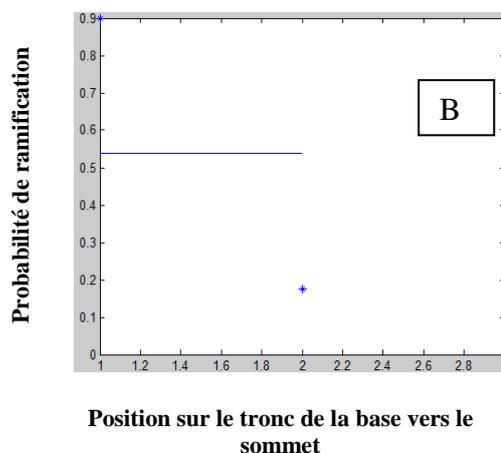
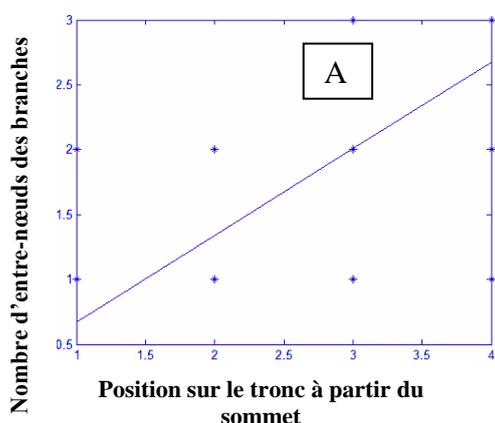


Planche 6c : Représentation des cimettes mesurées par *Groupes_Dev* dans le logiciel MATLAB.

Figure 1 : Toutes les structures topologiques des plants analysées (A4/A3).

Figure 2 : (A) Taille des branches en fonction du rang du nœud du sommet vers la base, (B) Probabilité de ramification en fonction du rang du nœud de la base vers le sommet.

2.3.1. Simulation graphique du développement de *Acmella oleracea*

Les figures suivantes montrent le résultat d'une simulation graphique de la structure de *Acmella oleracea*. Il s'agit d'une représentation du développement de *Acmella oleracea* en fonctions du nombre de jours (**Figure 39a**) et de 5 *Acmella oleracea* obtenus par tirage aléatoire (**Figure 39b**).

La figure 39b est une simulation complète de structure de la plante, on peut y observer la variabilité inter individuelle en ce qui concerne le nombre d'entre-nœuds de la tige principale, le nombre d'entre-nœuds et la disposition des branches fructifères.

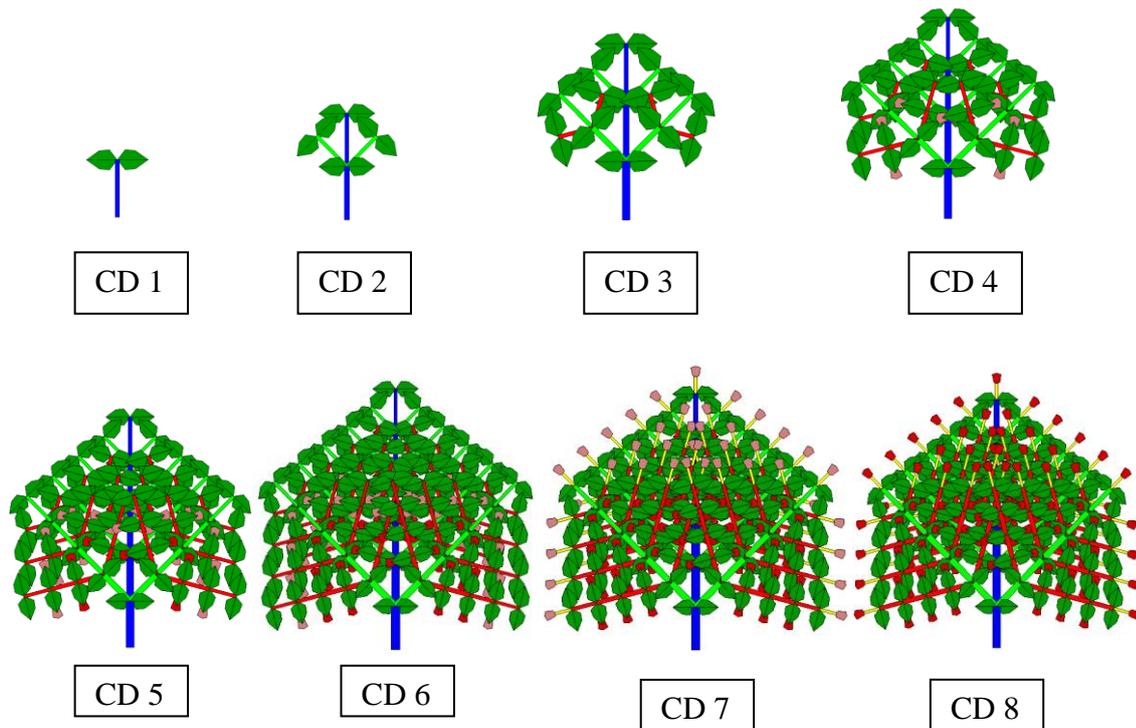


Figure 39a : Simulation de développement de *Acmella oleracea* par le modèle GreenLab.
CD1=7 jours, CD2=14 jours. CD3=22 jours, CD4=28 jours CD5=35 jours, CD6=42 jours
CD7=45 jours, CD8=49 jours.

Du CD 1 à CD 8, les phytomères restent dormants en attente de l'expansion. A partir de l'âge CD 8 (49^{ème} jour), le développement s'arrête.

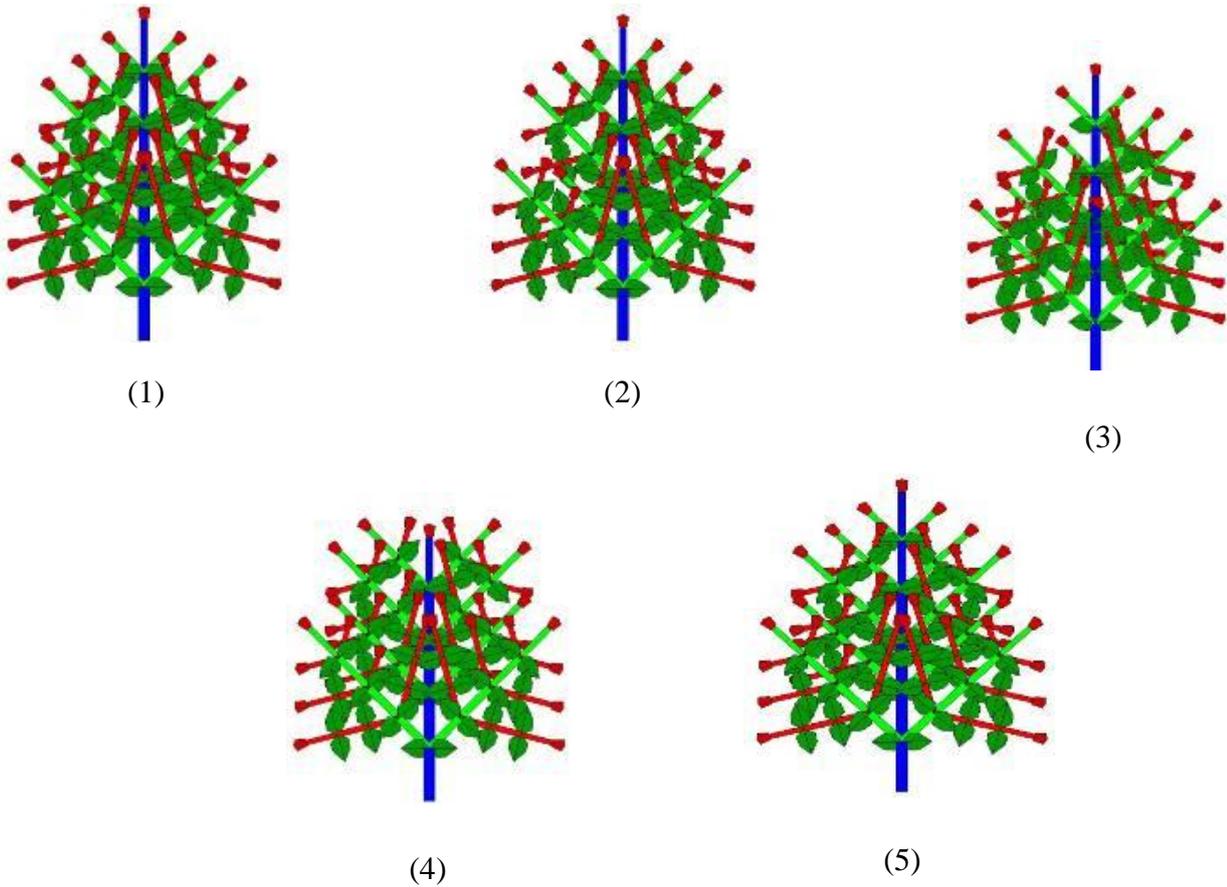


Figure 39b : Simulation complète de structure de 5 *Acemella oleracea* par tirage aléatoire (Stochastique) à CD 8.

3. EFFET SAISONNIER SUR LE DEVELOPPEMENT ET LA CROISSANCE de *Acmella oleracea*.

3.1. Développement de la tige principale

3.1.1. Structure de *Acmella oleracea*

La croissance de *Acmella oleracea* est définie et la structure de l'axe est sympodiale. La première floraison affecte l'axe principal. Le développement ultérieur de la plante entièrement sympodiale est alors assuré par le fonctionnement des méristèmes axillaires de chaque axe. La floraison dure pendant toute la vie de la plante. Plus la plante est âgée, plus les fleurs sont abondantes. Cependant cultivé en saison sèche, les branches des plantes ne fleurissent pas, à cause des stress (température moins élevée, humidité faible...) qu'elles subissent (**Figure 40**).

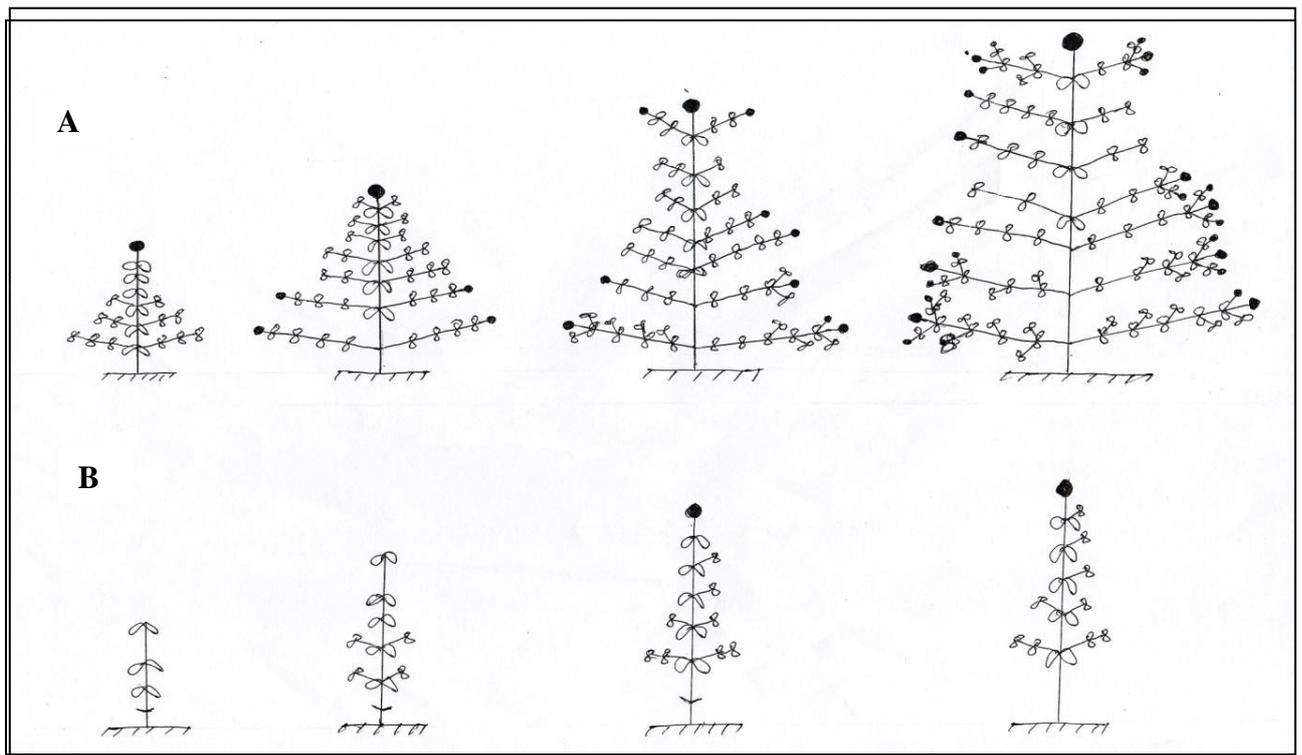


Figure 40 : Structure de *Acmella oleracea* en fonction des saisons de culture (A) saison de pluie, (B) saison sèche.

3.1.2. Relation entre hauteur de l'axe principal A1 et diamètre à la base

Il y a une relation linéaire entre le diamètre basal et la hauteur de l'axe principal. Les individus cultivés en saison sèche ont des diamètres basaux et des hauteurs de l'axe principal les plus faibles contrairement aux individus cultivés en saison humide. Les provenances peuvent se distinguer par leur croissance (**Figure 41**).

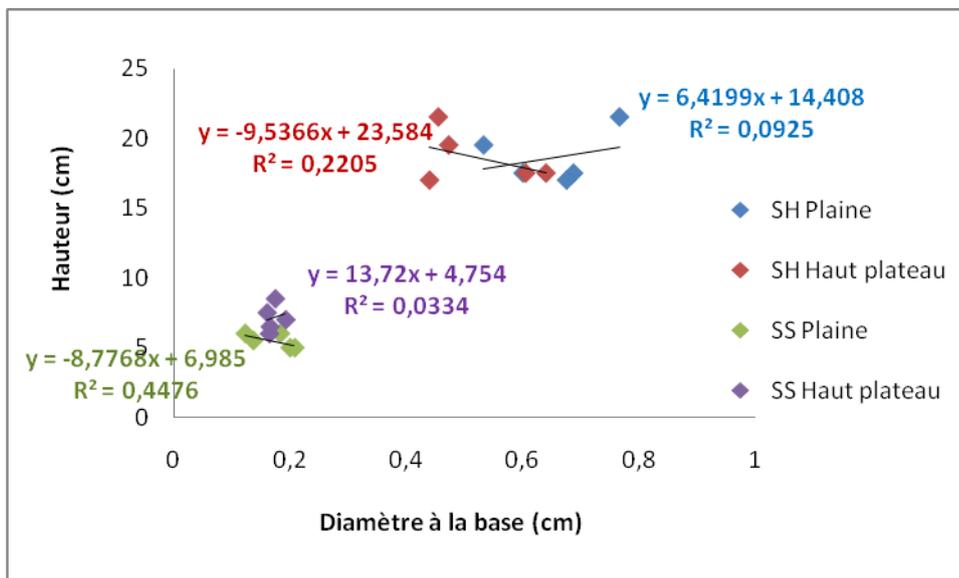


Figure 41 : Relation entre hauteur de l'axe principal A1 et diamètre basal des 4 modalités
SH : Saison humide, SS : saison sèche

3.1.3. Dynamique du développement

Durant la saison de pluie, les individus peuvent vivre environ 100 jours. Une croissance lente depuis le semis (jour 0) au 49^{ème} jour, la phase de croissance rapide du 49^{ème} jour au 91^{ème} jour et l'arrêt de croissance à partir du 91^{ème} jour (**Figure 42**).

Tandis que pendant la saison sèche, les individus vivent environ 80 jours. Une phase de croissance rapide depuis la germination au 63^{ème} jour, et l'arrêt de croissance à partir du 63^{ème} jour, pour les deux provenances (**Figure 42**).

Les deux provenances ont la même tendance concernant la dynamique du développement, par contre, la saisonnalité joue sur la durée de vie des plantes.

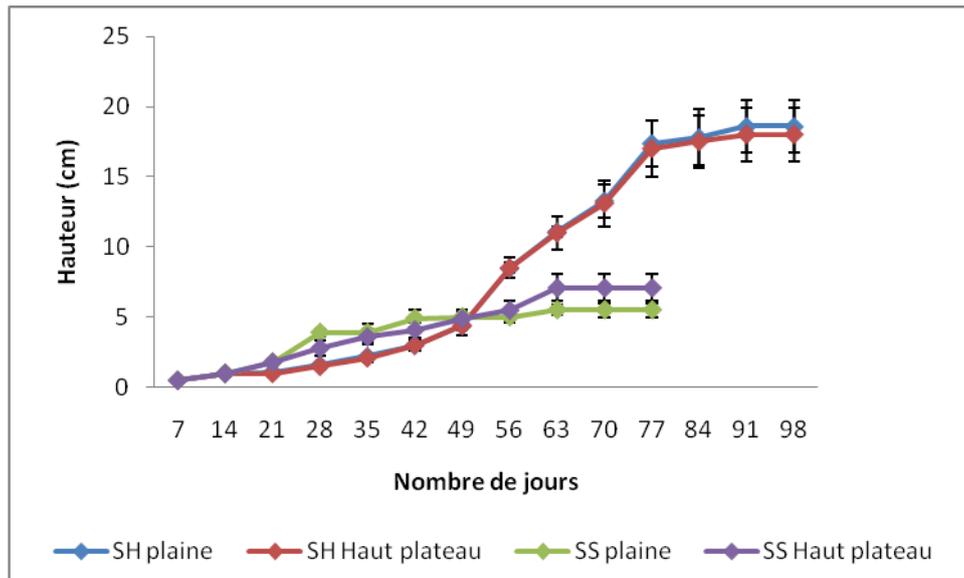


Figure 42 : Élongation de la tige au cours de la saison de croissance. Hauteur en cm de l'axe A1 en fonction du nombre de jours. SH : Saison humide, SS : saison sèche.

3.1.4. Le phyllochrone

La durée de vie de *Acmella oleracea* varie entre les saisons de culture, elle est 77 jours durant la saison sèche et 98 jours durant la saison humide.

Durant la saison humide, le développement de l'axe principal de provenance de la plaine dure 70 jours et 49 jours pour celui de provenance du haut plateau. Le méristème apical des individus de provenance du haut plateau mutent tôt en inflorescence (**Figure 43**).

Pendant la saison sèche, le développement de l'axe principal des deux provenances dure moins de 49 jours (**Figure 43**).

Cependant pour les 4 modalités étudiées, *Acmella oleracea* produit un phytomère par semaine. Le phyllochrone est de 7 jours. Pendant la saison humide, la provenance de la plaine fabrique en moyenne 9 phytomères et 8 phytomères pour la provenance du haut plateau. Tandis que durant la saison sèche, la provenance de la plaine en fabrique 6 et 5 pour la provenance du haut plateau. On distingue ici deux phases de développement :

- une phase initiale linéaire qui caractérise la mise en place de l'architecture.
- une phase finale constante, la tige a produit l'ensemble des phytomères avant la floraison terminale.

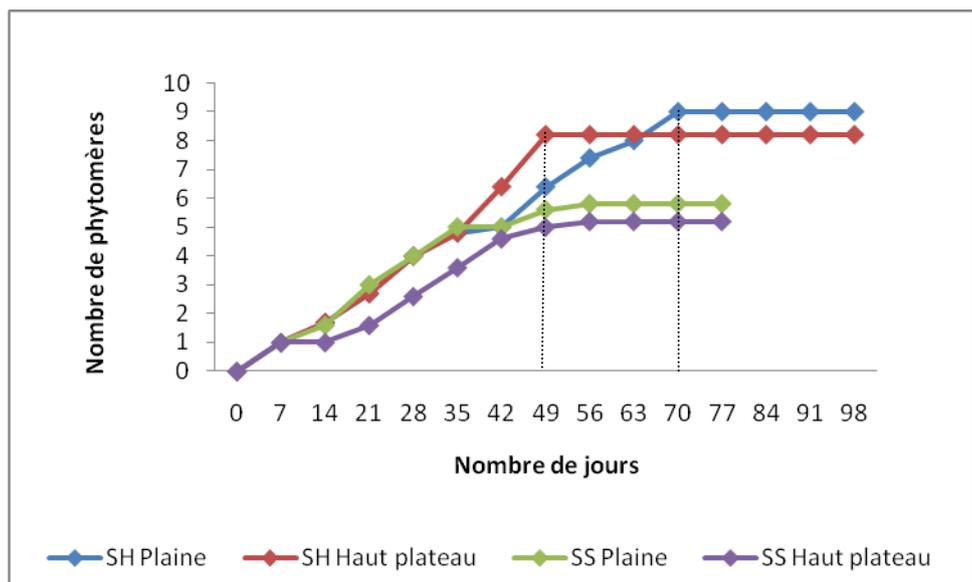


Figure 43 : Nombre de phytomères de l'axe principal de *Acemella oleracea* des 4 modalités en fonction du nombre de jours. SH : Saison humide, SS : saison sèche.

3.1.5. Longueur moyenne des entre-nœuds de l'axe A1

Une différence significative apparaît concernant la longueur moyenne des entre-nœuds entre les deux saisons (**Figure 44**), ceux cultivés en saison de pluie ont la longueur plus importante ($2,65 \pm 0,45$) que ceux cultivés en saison sèche ($1,69 \pm 0,24$). Une différence est également observée entre les provenances en saison humide.

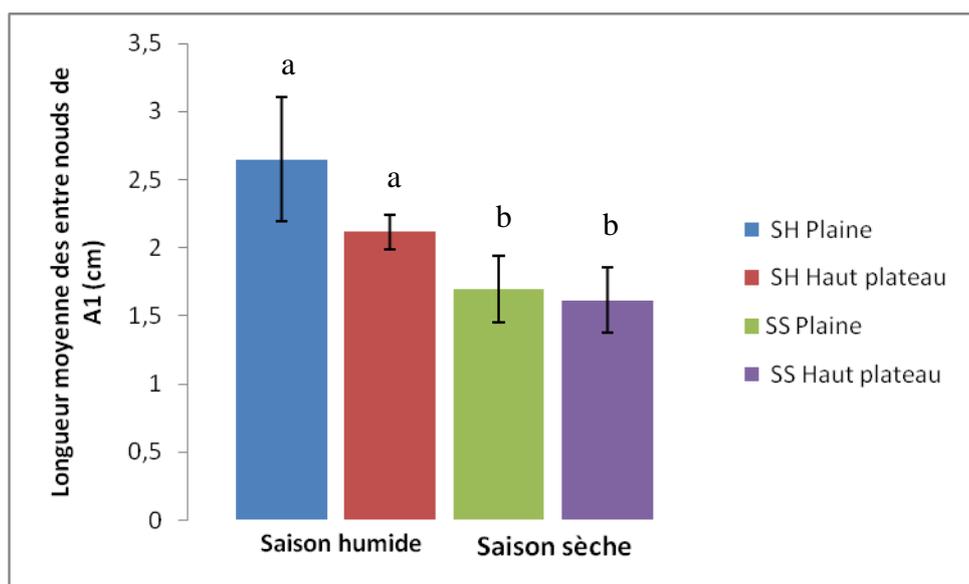


Figure 44 : Comparaison de la longueur moyenne (cm) des entre-nœuds de l'axe principal A1 en fonction de la provenance (Test ANOVA, significatif avec $p=0,009$). SH : Saison humide, SS : saison sèche

3.1.6. Surface foliaire de la plante entière

En saison sèche, il y a une différence entre les deux provenances, la provenance de la plaine a une surface foliaire plus importante par rapport à l'autre provenance. Tandis qu'en saison humide, elle est similaire. La différence se trouve surtout entre les saisons, celle de saison sèche est presque le quart de celle de saison de pluie (**Figure 45**), principalement parce que les plantes produisent moins de phytomères. Ceci peut être à cause de la faible luminosité (courte journée) durant la saison sèche, et cela a une conséquence au niveau de la photosynthèse notamment pour la fabrication des organes.

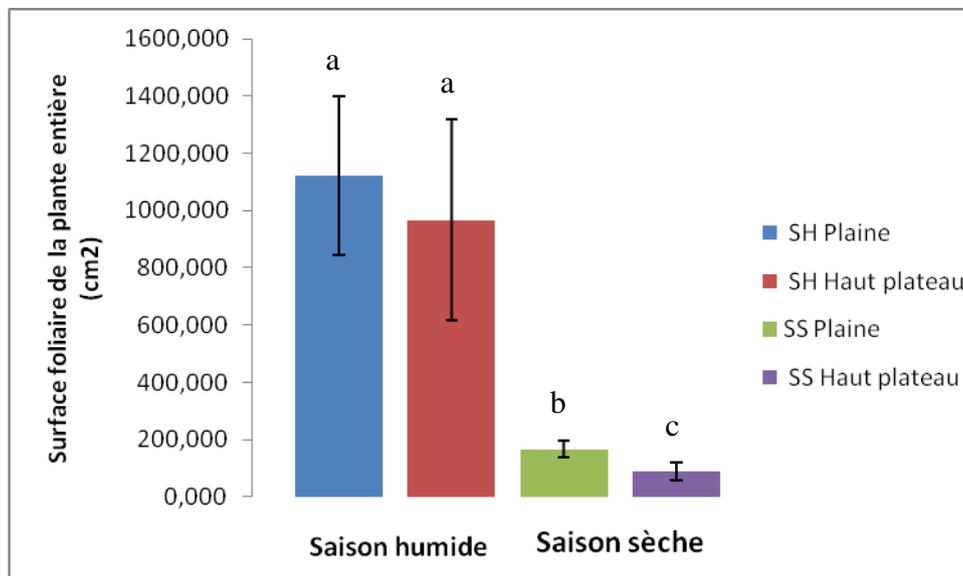


Figure 45 : Surface foliaire totale (cm²) de la plante entière en fonction de la provenance et de la saison. (Test ANOVA, significatif avec $p=0,007$). SH : Saison humide, SS : saison sèche.

3.1.7. Simulation du développement

Les paramètres topologiques du développement de la plante ont été calculés en fonction de l'âge physiologique des axes sur une plante adulte en fin de croissance. Chaque axe d'un âge physiologique donné est contrôlé par : une probabilité de ramification A , de croissance de l'axe porteur (tige principale) P , de croissance de l'axe porté (branches) B , un rapport de rythme entre les deux axes W .

Le tableau suivant montre le nombre d'entre-nœuds maximal (caractéristique du développement) des individus des deux provenances cultivés durant les deux saisons de cultures.

Tableau 6 : Nombre d'individus et d'entre-nœud maximum en fonction de la catégorie d'axes des deux provenances analysées. E = Effectif des individus, Nb.max.d'EN de A1 = Nombre maximal d'entre-nœuds de l'axe principal A1, Nb max d'EN de A2 = Nombre maximal d'entrenœuds des branches A2, Nb max d'EN des A3 = Nombre maximal des entrenœuds des axes A3, Nb max d'EN de A4= Nombre maximal des entrenœuds des axes A4.

Provenances	Saisons	E	Nb. max. d'EN de A1	Nb max d'EN de A2	Nb max d'EN de A3	Nb max d'EN de A4
Plaine	Saison humide	20	9	8	5	4
	Saison sèche	20	7	3	-	-
Haut plateau	Saison humide	20	8	6	4	3
	Saison sèche	20	6	3	-	-

3.1.7.1. Cas de provenance de la plaine cultivée en saison humide

Vingt individus ont été observés à la fin de leur croissance. Ils font au maximum 9 entre-nœuds avec un ordre maximal de ramification égal à 4 (**Tableau 6**). Les sorties du Glousp_DevA des 4 âges physiologiques sont présentées dans la **planche 7** suivante.

La mise en place du premier rameau se trouve sur le 1^{er} nœud à partir de la base. Les points bleus sont les observations et la courbe la valeur théorique (**Planche 7, Fig.1B**).

La structure topologique possible des individus mesurés est présentée dans la **planche 7, Fig.2**.

Fig.1

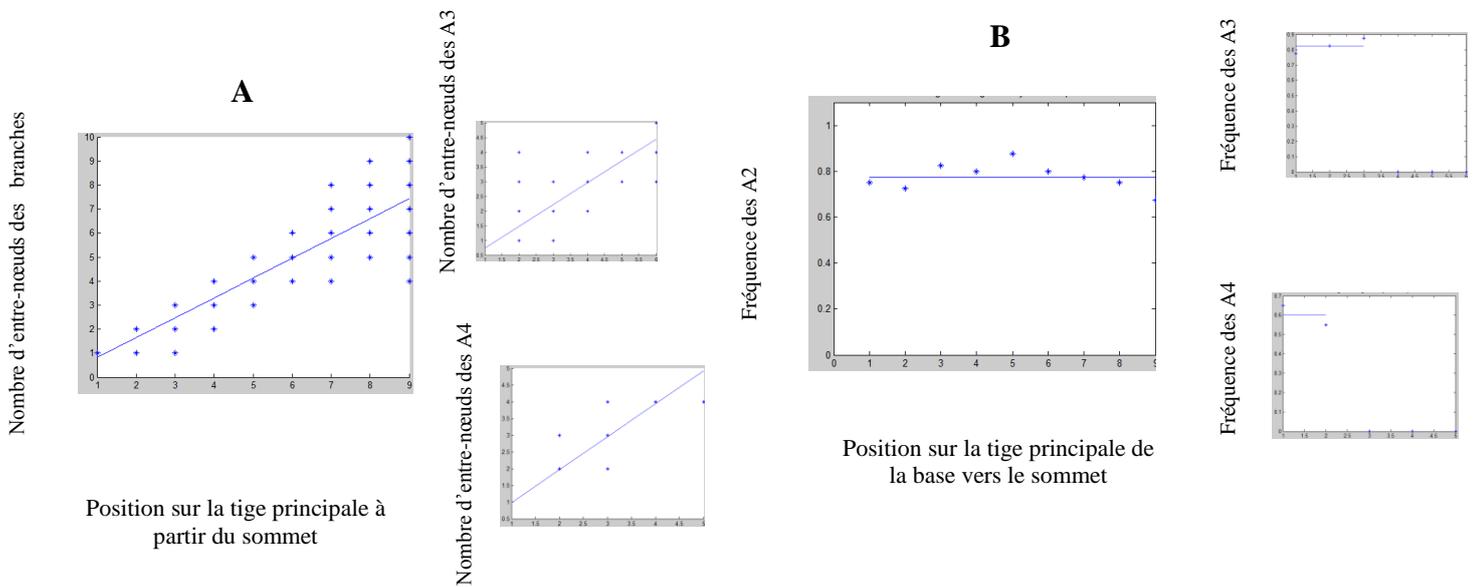


Fig.2

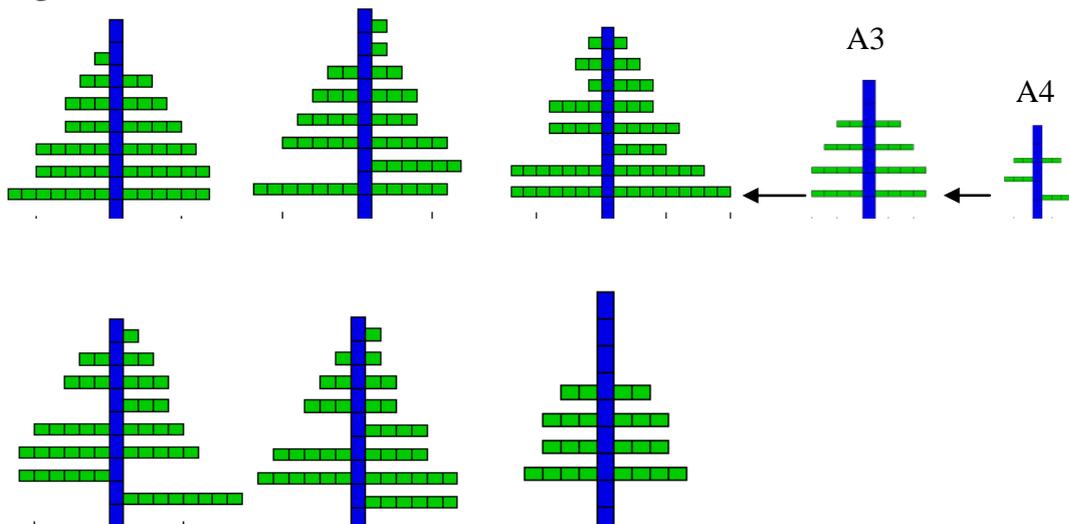


Planche 7 : Paramètres topologiques du développement chez les individus de provenance de la plaine cultivés en saison humide.

Figure 1 : (A) Taille des branches en fonction du rang du nœud du sommet vers la base, (B) probabilité de ramification en fonction du rang du nœud de la base vers le sommet.

Figure 2 : Structure topologique possible de la tige principale et des branches des individus mesurés.

3.1.7.2. Cas de provenance de la plaine cultivée en saison sèche

Vingt individus qui font au maximum 7 entre-nœuds avec un ordre maximal de ramification égal à 2 ont été observés durant la saison sèche (**Tableau 6**). La première ramification sur la tige principale se manifeste au 1^{er} entre-nœud à partir de la base (**Planche 8, Fig.1B**). La probabilité de ramification A est faible ($A = 0.55$). Avec un rapport de rythme $W = 0.41$, $P = 0.66$ et $B = 0.86$, les branches A2 poussent presque deux fois moins vite que la tige principale.

Fig.1

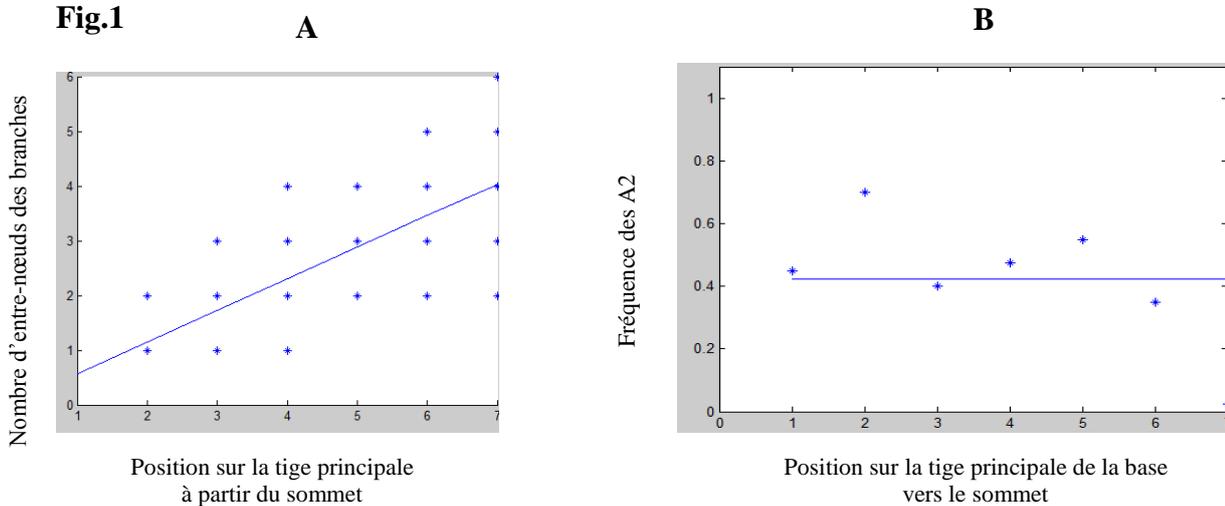


Fig.2

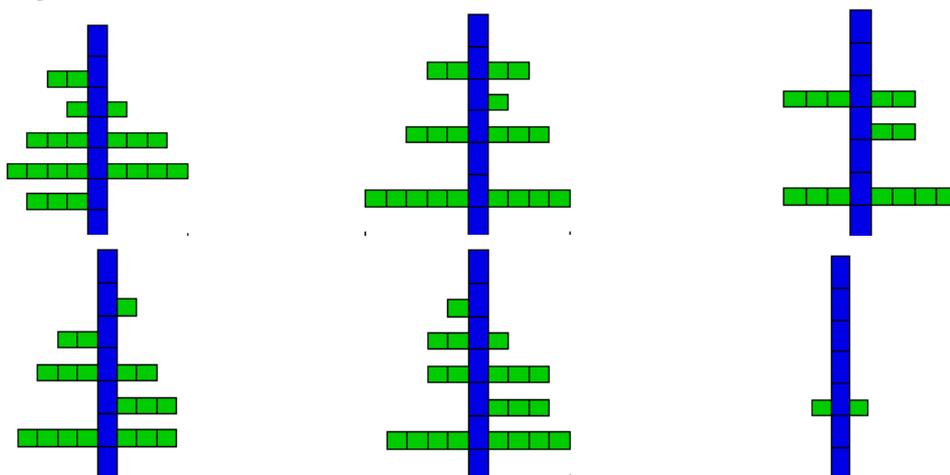


Planche 8 : Paramètres topologiques du développement sur des individus de provenance de la plaine cultivés en saison sèche.

Figure 1 : (A) Taille des branches en fonction du rang du nœud du sommet vers la base, (B) Probabilité de ramification en fonction du rang du nœud de la base vers le sommet.

Figure 2 : Structure topologique possible de la tige principale des individus mesurés.

3.1.7.3. Cas de provenance du haut plateau cultivée en saison humide

Vingt individus ont été observés à la fin de leur croissance. Ils font au maximum 8 entre-nœuds avec un ordre maximal de ramification égal à 4 (**Tableau 6**). Les résultats sortis par Glouisp_DevA sont présentés dans la **planche 9** suivante.

Les premières branches sont sur le 1^{er} entre-nœud à partir de la base (**Planche 9, Fig.1B**).

Fig.1

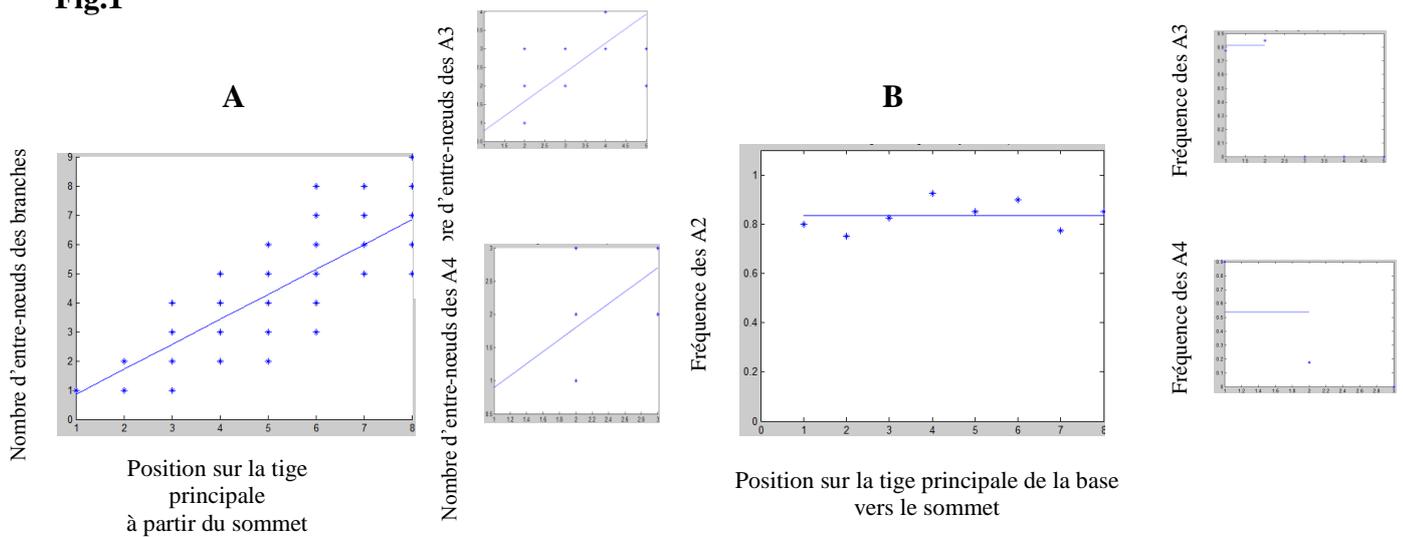


Fig.2

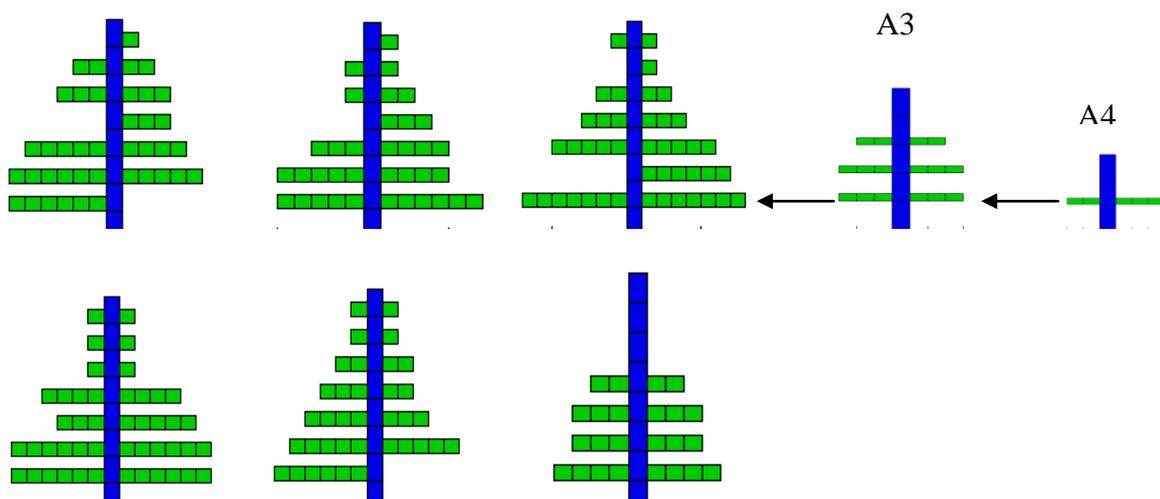


Planche 9 : Paramètres topologiques du développement sur des individus de provenance du haut plateau cultivés en saison humide.

Figure 1 : (A) Taille des branches en fonction du rang du nœud du sommet vers la base, (B) Probabilité de ramification en fonction du rang du nœud de la base vers le sommet.

Figure 2 : Structure topologique possible de la tige principale et des branches des individus mesurés.

3.1.7.4. Cas de provenance du haut plateau cultivée en saison sèche

Vingt individus qui font au maximum 6 entre-nœuds avec un ordre maximal de ramification égal à 2 ont été observés durant la saison sèche (**Tableau 6**). La première ramification sur la tige principale se manifeste au 1^{er} entre-nœud à partir de la base.

La structure topologique possible des individus mesurés est présentée dans la **planche 10**, **Figure 2**.

Fig.1

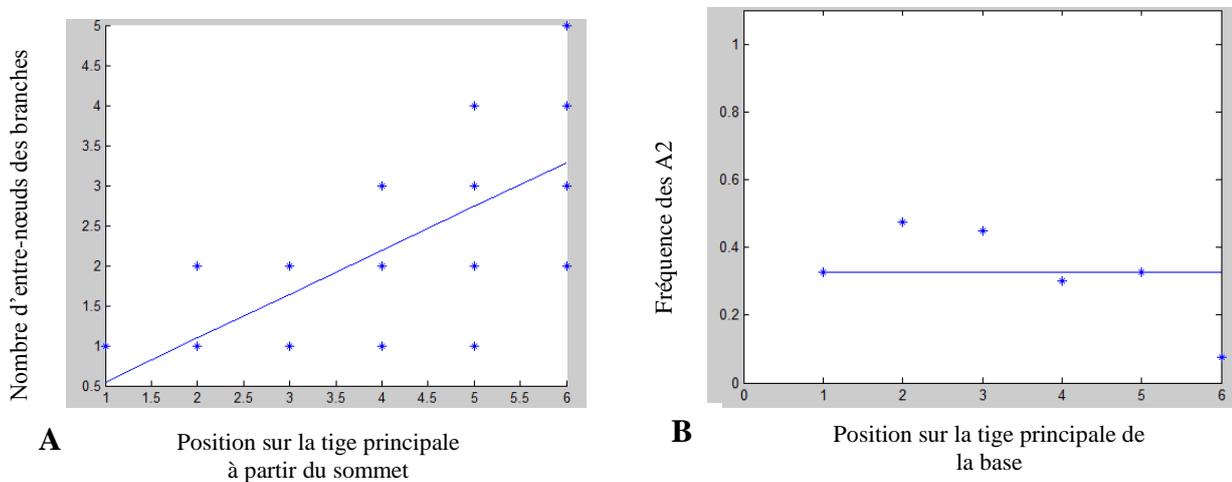


Fig.2

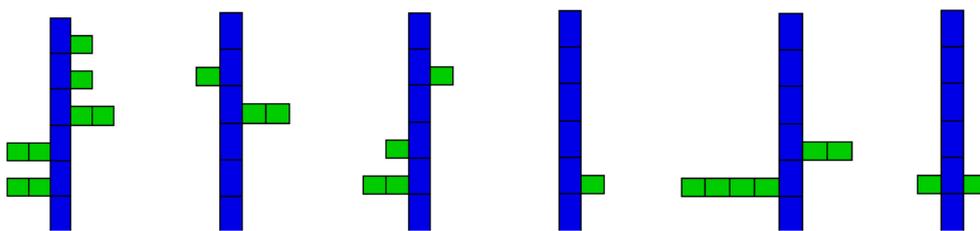


Planche 10 : Paramètres topologiques du développement sur des individus de provenance du haut plateau cultivé en saison sèche.

Figure 1 : (A) Taille des branches en fonction du rang du nœud du sommet vers la base, (B) Probabilité de ramification en fonction du rang du nœud de la base vers le sommet.

Figure 2 : Structure topologique possible de la tige principale des individus mesurés.

3.1.8. Paramètres topologiques du développement en fonction des saisons et des provenances.

La comparaison intraspécifique des individus adultes à la fin de leur croissance est présentée dans le **tableau 7** où N représente l'âge des individus calculé par le rapport entre le nombre moyen d'entre-nœuds de l'axe principal A1 (M) et la probabilité de croissance de la tige principale P calculé par le logiciel Groups_Dev.

($N = M/P$) et **P-calculé** est la probabilité de croissance de la tige principale calculée par la formule $P = 1 - V/M$ avec V = variance et M = moyenne du nombre d'entre-nœuds de l'axe principal A1.

Tableau 7 : Paramètres du développement en fonction des provenances et des saisons de culture. Prov= Provenance de culture ; E= Effectif des individus ; Nb EN max= Nombre d'entrenœuds maximum sur l'axe A1,A2,A3,A4 ; N = âge calculé ; P et B = probabilités de croissance des axes avec : (P-A1) celle de la tige principale, (B-A2) celle des branches, (B-A3) celle des axes A3 et (B-A4) celle des axes A4 ; W = rapport de rythme entre l'axe porté et l'axe porteur dont (W-A1) entre les branches A2 et la tige principale, (W-A2) entre les axes A3 et les branches A2, (W-A3) entre les axes A4 et les axes A3 ; A = probabilité de ramification (A-A1) de la tige principale, (A-A2) des branches, (A-A3) des axes A3 ; P-calculé = probabilité de croissance de la tige principale calculé.

Saisons	Prov	E	Nb EN max A1	Nb EN max A2	Nb EN max A3	Nb EN max A4	N âge calc	P-A1	B-A2	B-A3	B-A4	W-A1	W-A2	W-A3	A-A1	A-A2	A-A3	P-calc
Humide	Plaine	20	9	8	5	4	12	0,97	0,97	0,96	0,89	0,93	0,81	1,10	0,86	0,83	0,60	0,72
	Haut plateau	20	8	6	4	3	13	0,99	0,96	0,96	0,97	0,95	0,84	0,83	0,84	0,81	0,54	0,80
Sèche	Plaine	20	7	3	---	---	12	0,66	0,86	-	-	0,41	-	-	0,55	-	-	0,73
	Haut plateau	20	6	3	---	---	9	0,86	0,75	-	-	0,66	-	-	0,34	-	-	0,83

Le rapport de rythme entre les branches A2 et la tige principale (W-A1) est élevé pour les deux provenances durant la saison humide, il est comparable pour les deux provenances. Il est faible pour les deux provenances durant la saison sèche. En général, les axes porteurs poussent au même rythme que les axes portés sauf dans le cas des axes A4 sur la provenance de la plaine qui poussent beaucoup plus vite que les axes A3 (W-A3 = 1.10).

Les structures potentielles (**Figure 46**) et les structures moyennes sorties de la simulation permettent de représenter la différence de taille des branches et de la tige principale entre les 4 modalités étudiées (**Figure 47**).

La probabilité de croissance de la tige principale P et des axes B est similaire entre les individus des deux provenances durant saison humide sauf au niveau des axes A4 ($0,97 > 0,89$).

Pendant saison sèche, la probabilité de croissance des deux provenances n'est pas comparable aussi bien au niveau de la tige principale ($prov2=0,86 > prov1=0,66$) qu'au niveau des axes latéraux ($prov1=0,86 > prov2=0,75$). Les branches ont la probabilité de croissance importante par rapport à la tige principale chez les individus de provenance de la plaine.

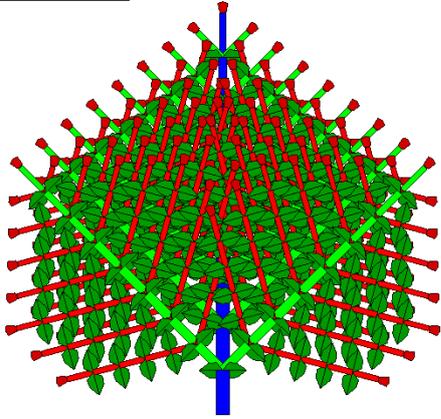
La probabilité de ramification (A) de la tige principale est comparable pour les individus des deux provenances en saison humide, ce qui n'est pas le cas en saison sèche. La probabilité de ramification des branches est comparable pour les deux provenances en saison humide sauf au niveau de l'axe A3, ce dernier a une probabilité de croissance faible par rapport à l'axe A2.

La probabilité de ramification de la tige principale est faible pour la provenance du haut plateau en saison sèche ($A-A1 = 0,34$). Précisons que les individus cultivés en saison sèche n'arrivent qu'au deuxième ordre de ramification.

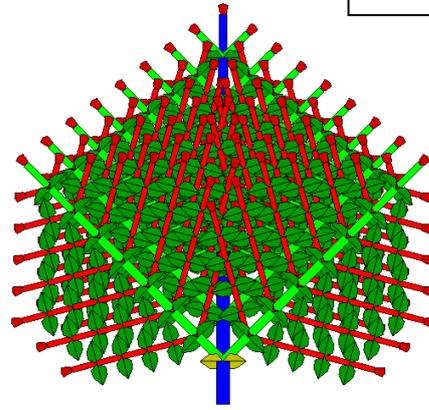
Le rapport de rythme W entre les branches et la tige principale (W-A1) est élevé et similaire pour les deux provenances en saison humide. En plus d'être faible, il n'est pas comparable pour les deux provenances en saison sèche ($0,66 > 0,41$). En général, les axes porteurs poussent à peu près au même rythme que les axes portés sauf les axes A4 sur les individus de provenance de la plaine en saison humide, qui poussent beaucoup plus vite que les axes A3 ($W-A3 = 1,10$). Les axes A2 poussent deux fois moins vite que la tige principale sur les individus de la provenance de la plaine en saison sèche ($W-A1 = 0,41$). La probabilité calculée est similaire entre les deux saisons de culture et plus petite pour la provenance de plaine.

Saison humide

Plaine

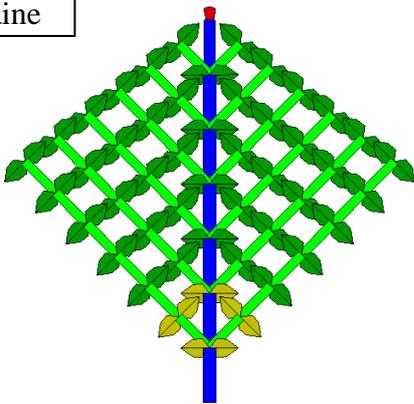


Haut plateau



Saison sèche

Plaine



Haut plateau

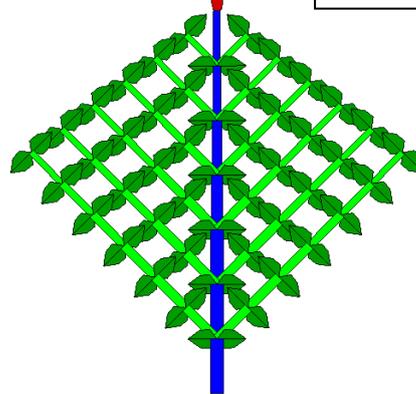
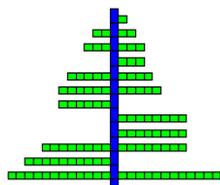


Figure 46 : Structures potentielles des individus des deux provenances en fonction des saisons de culture.

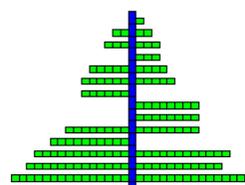
Saison humide

Plaine



A = 0.80 P = 0.90 B = 0.94 W = 0.79

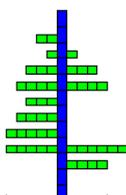
Haut plateau



A = 0.79 P = 0.88 B = 0.92 W = 0.83

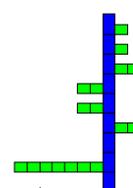
Saison sèche

Plaine



A = 0.43 P = 0.69 B = 0.79 W = 0.60

Haut plateau



A = 0.25 P = 0.58 B = 0.88 W = 0.38

Figure 47 : Structure topologique moyenne des espèces étudiées en fonction des saisons de culture, avec (W) rapport de rythme entre les axes A2 et l'axe principal A1, (P) probabilité de croissance de la tige principale, (B) probabilité de croissance des axes et (A) Probabilité de ramification des axes. (Résultats sortis de la simulation dans Gloups-devS).
La couleur bleue correspond à l'axe principal, et la couleur verte correspond aux branches.

Simulation stochastique

Les figures suivantes montrent la structure en mode chronologique et en mode topologique des individus des 4 modalités étudiées. Le mode chronologique montre ce qui se passe avec la plante et le mode topologique montre ce qu'on voit réellement sur la plante.

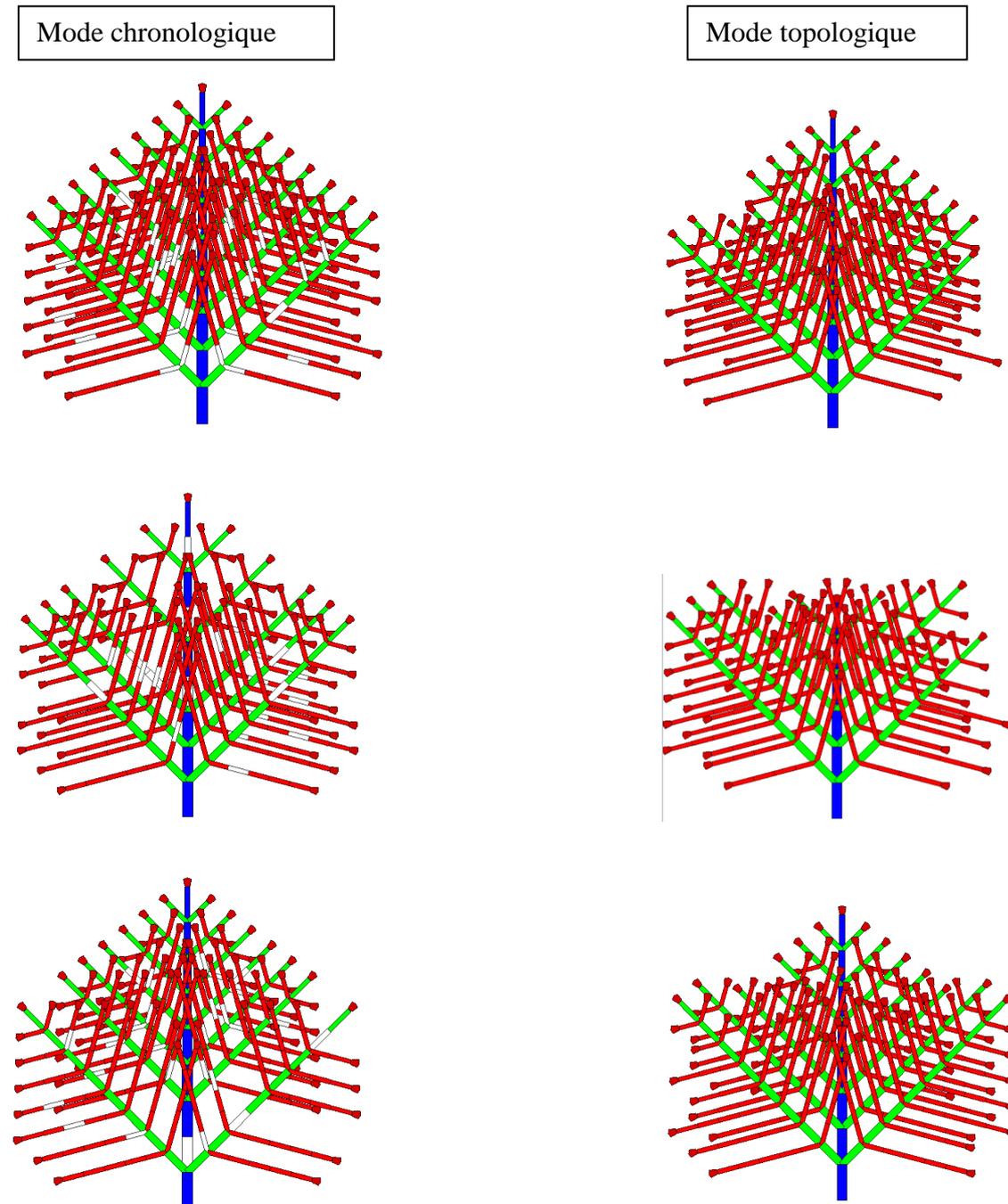


Figure 48 : Simulation stochastique de Acemella oleracea cultivé durant la saison humide, mode chronologique et mode topologique.

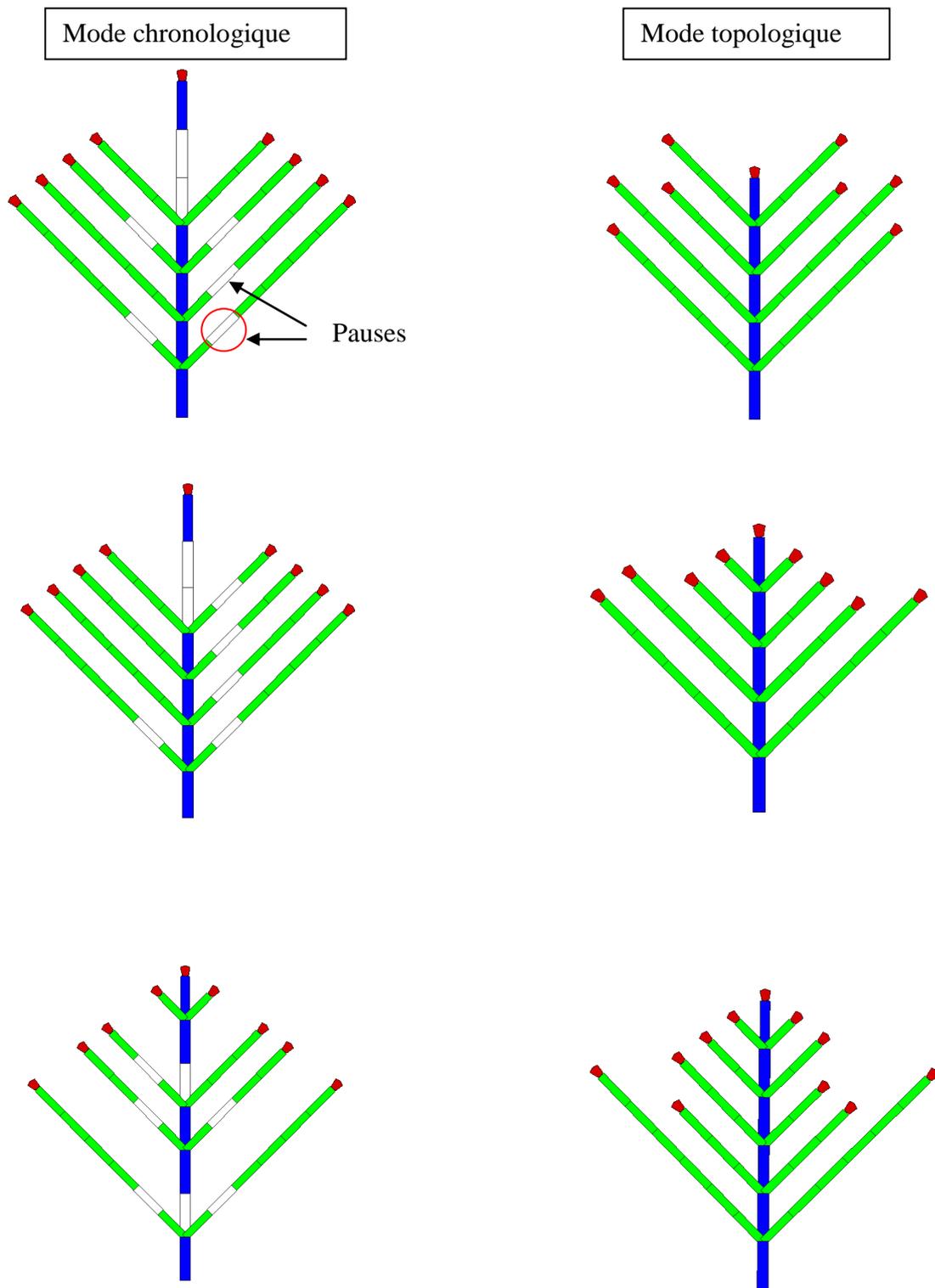


Figure 49 : Simulation stochastique de Acemella oleracea cultivé durant la saison sèche, mode chronologique et mode topologique.

Conclusion sur le développement de *Acmella oleracea*

L'étape de la germination, comprenant l'apparition de l'hypocotyle, des feuilles cotylédones, l'allongement du premier entre-nœud, ne varie pas suivant la provenance de la semence. Pour les deux provenances, la germination se déclenche au bout du cinquième jour après semis.

La floraison s'exprime plutôt pour la provenance de haut plateau. La durée de vie des plantes est plus courte en saison sèche, saison très contraignante. Le phyllochrone est de 7 jours quelle que soit la provenance et la saison de culture.

La relation hauteur de l'axe principal A1 et diamètre basal montre que la croissance des deux provenances est similaire, par contre elle est différente entre les deux saisons de culture.

La longueur moyenne des entre-nœuds varie entre les provenances et les saisons de culture, elle est importante durant la saison humide.

La surface foliaire totale des axes varie entre les saisons, celle des individus en saison sèche est moins importante car les branches ne se ramifient pas du aux stress hydrique et la température moins élevée (**Annexe 5**).

La différence entre les provenances n'est pas marquée, toutes les plantes se comportent de la même manière sauf pour la longueur de l'entre-nœud et la probabilité de croissance calculée. En saison humide, le rapport de rythme W-A1 des deux provenances est proche de 1 : les branches poussent au même rythme que la tige principale, les individus ont une structure plus ou moins régulière. Le W-A3 est plus important pour la provenance de la plaine.

En saison sèche, le rapport de rythme W-A1 est moins important pour les deux provenances. La probabilité de croissance de la tige principale (P) et des axes (B) est plus ou moins similaire pour toutes les catégories d'axe aussi bien pour les deux provenances que pour les deux saisons. La probabilité de ramification des branches des deux provenances est similaire pour l'axe A1 et l'axe A2, mais différent pour l'axe A3 en saison humide, et largement différent de ceux en saison sèche qui est moins important.

En effet, il y a une différence intraspécifique pour le rapport de rythme W, la probabilité de ramification A. La combinaison des paramètres topologiques du développement (A, P, B et W) engendre des structures différentes entre provenances et saisons de culture.

3.2. Simulation de la croissance de *Acmella oleracea* : application à des plantes adultes en fin de saison de croissance

3.2.1. Les paramètres optimisés

Le tableau suivant montre les valeurs des paramètres de la loi de retard à l'expansion des organes renseignés dans le fichier paramètre ainsi que l'âge calculé en CD des 4 modalités. Durant la saison humide, les feuilles et l'entre-nœud de l'axe A1 ont un retard de 0.5 et tous les organes de l'axe A2 ont un retard de 2. Durant la saison sèche, les feuilles et les fruits de l'axe A1 ont un retard de 1.5 et les entre-nœuds de 1.2.

La durée de cycle de développement (âge en CD) est différente pour les 4 modalités, celle-ci est due principalement à la différence du rapport entre le nombre d'entre-nœuds et la probabilité de croissance de la tige de chaque modalité. Les 4 modalités réagissent de manière différente, le cycle de développement de provenance de haut plateau dure plus longtemps par rapport à la provenance de la plaine en saison humide, tandis que durant la saison sèche c'est le contraire (**Tableau 8**).

Tableau 8 : Paramètres de loi de retard à l'expansion des organes renseignés dans le modèle. L'âge calculé (N) représente l'âge des individus calculé par le rapport entre le nombre moyen d'entre-nœuds de l'axe principal A1 (M) et la probabilité de croissance de la tige principale P ($N = M/P$).

	Feuilles			Entre-nœuds			Fruits			Age calculé (N) (en CD)
	A1	A2	A3	A1	A2	A3	A1	A2	A3	
Saison Humide_ Plaine	0.5	2	0	0.5	2	0	0	2	0	12
Saison Humide_ Haut plateau	0.5	2	0	0.5	2	0	0	2	0	13
Saison sèche_ Plaine	1.5	0	0	1.2	0	0	1.5	0	0	12
Saison sèche_ Haut plateau	1.5	0	0	1.2	0	0	1.5	0	0	9

Le **tableau 9** rassemble les valeurs des paramètres estimés à partir des observées par l'intermédiaire du modèle ajusté par une seule date (ou monofitting).

Tableau 9 : Paramètres estimés avec le programme *Gloups_Gro*. *E*= nombre de plantes analysées, *Bb*= Variation de force de puits des feuilles, *Bi*= Variation de force de puits des entre-nœuds, *Bf*= Variation de force de puits des fruits, *Pb2*=force des puits des feuilles des branches, *Pi1*=force des puits des entre-nœuds de la tige principale, *Pi2*=force des puits des entre-nœuds des branches, *Pf1*= force des puits des fruits de la tige principale, *Pf2*= force des puits des fruits des branches.

	E	Bb	Bi	Bf	Pb2	Pi1	Pi2	Pf1	Pf2
Saison Humide_ Plaine	5	5.05 (0.50)	6.01 (0.98)	6.20 (0.36)	1.01 (0.09)	1.23 (0.22)	0.62 (0.16)	4.12 (0.54)	5.80 (1.11)
Saison Humide_ Haut plateau	5	4.36 (0.70)	8.89 (1.73)	11.58 (1.37)	0.87 (0.12)	1.28 (0.29)	1.01 (0.26)	9.92 (3.46)	28.71 (10.95)
Saison sèche_ Plaine	5	1.63 (0.48)	4.70 (0.70)	-----	-----	0.82 (0.21)	-----	4.80 (1.45)	-----
Saison sèche_ Haut plateau	5	0.55 (1.06)	3.80 (0.34)	-----	-----	0.78 (0.95)	-----	6.49 (9.87)	-----

- Bb : Variation de force de puits des feuilles

Elle est similaire entre les deux provenances durant la saison de pluie, et plus petite en saison sèche.

-Bi : Variation de force de puits des entre-nœuds

Elle est plus petite en saison sèche.

-Bf : Variation de force de puits des fruits

Elle est différente entre les deux provenances durant la saison de pluie, celle de provenance du haut plateau est plus importante que celle de plaine.

- Pb2 : la force de puits des feuilles des branches

La force de puits des feuilles des branches est plus petite pour la provenance du plateau durant la saison de pluie. La force des puits des individus cultivés en saison sèche n'est pas calculée car les individus ont peu de branche.

- Pi1 : la force de puits des entre-nœuds de la tige principale

Similaire entre les deux provenances aussi bien durant la saison de pluie que la saison sèche. Par contre elle est différente entre les deux saisons, celle des individus cultivés en saison de pluie ont une force plus forte qu'en saison sèche car la taille des entre-nœuds est différente.

-Pi2 : la force de puits des entre-nœuds des branches

Différente entre les deux provenances durant la saison de pluie, celle de provenance du haut plateau est plus importante.

-Pf1 : la force de puits des fruits de la tige principale

La force du puits de fruits est plus grande pour la provenance du haut plateau et similaire entre les deux saisons.

-Pf2 : force des puits des fruits des branches

La force de puits des fruits des individus de provenance du haut plateau est très forte par rapport à celle de provenance de la plaine.

3.2.2. Résultats des ajustements sur plusieurs dates (ou multifitting)

Les ajustements obtenus sur plusieurs dates sont illustrés ici, représentant la masse fraîche des entre-nœuds et la masse fraîche des feuilles des séries organiques (sur la tige principale) et des séries de compartiments (des branches). Les poids des organes, feuilles, entre-nœuds, fruits triés selon leur rang sur la tige et le poids des branches latérales divisées en compartiment d'organes sont ajustées au mieux en optimisant les paramètres du modèle. Les profils des courbes pour les 4 modalités de cultures sont semblables, mais sont d'ordre de grandeur différent.

3.2.2.1. Saison humide

Des différences d'ordre de grandeur des masses fraîches des feuilles et entre-nœuds sont constatées, les individus de provenance de la plaine ont la masse de phytomères beaucoup plus importante que ceux de provenance du haut plateau. La croissance secondaire correspondant à l'évolution du poids des entre-nœuds basal est visible (**Planche 11, Fig.1 et 2,A,b**). Au niveau des branches (**Planche 11, Fig.1 et 2,B,c**), après l'apparition des inflorescences de la première branche, toutes les autres branches fleurissent en même temps et la demande de la plante devient constante.

La série de Q/D est petite au début (**Planche 11, Fig .1,A,a**), elle démarre lors de l'apparition des organes, dans ce cas l'expansion des organes est limitée, cette série augmente avec l'expansion au cours du temps et atteint le maximum. Une fois que la plante termine sa croissance et atteint le maximum de l'expansion, la série Q/D diminue et l'organe ne pompe plus.

Fig.1 : plaine

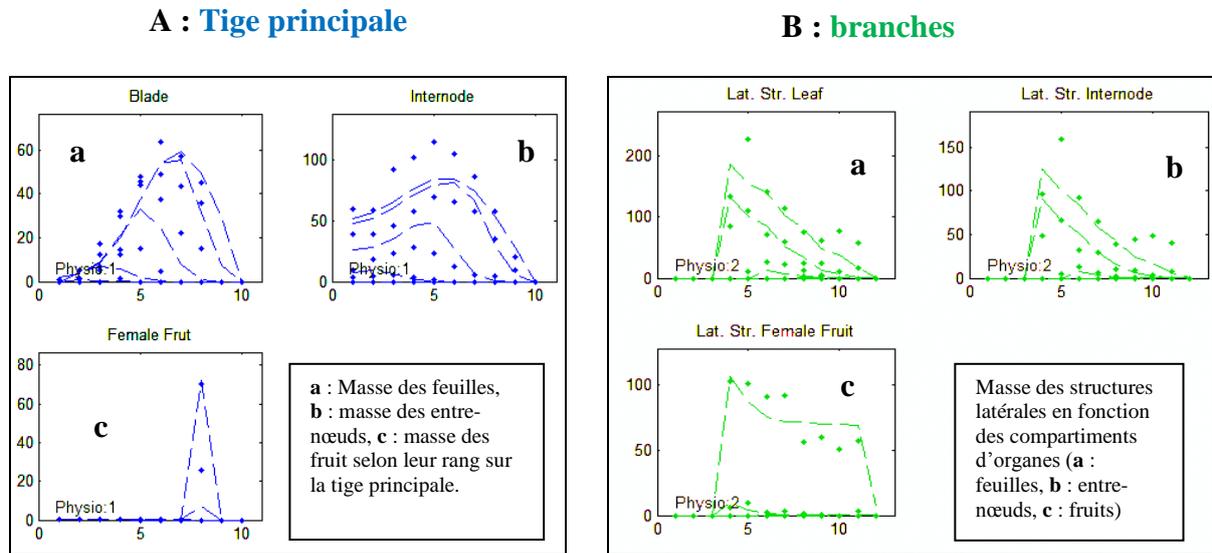


Fig.2 : Haut plateau

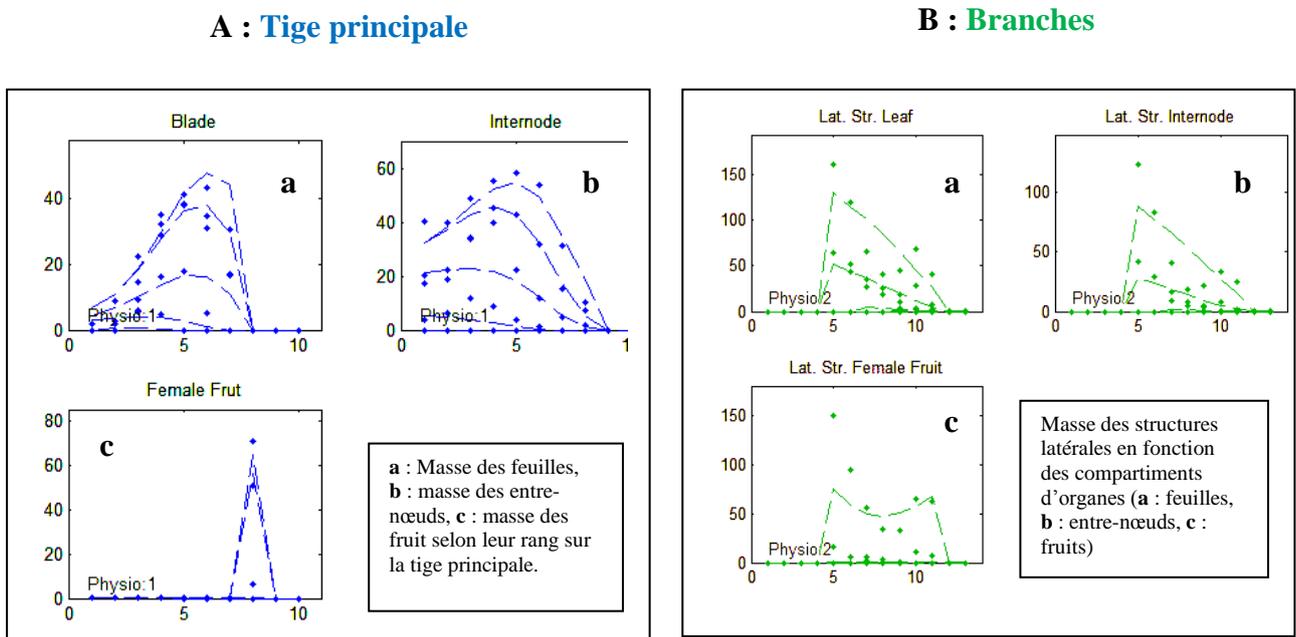


Planche 11 : Résultats des ajustements sur plusieurs dates des séries organiques et séries des compartiments de *Acemella oleracea* cultivé en saison humide.

Figure 1 : provenance de la plaine : (A) poids des feuilles, entrenœuds et fruits de la tige principale selon leur rang, (B) Poids des structures latérales en fonction des compartiments d'organes (feuilles, entrenœuds, fruits).

Figure 2 : provenance du haut plateau : (A) poids des feuilles, entrenœuds et fruits de la tige principale selon leur rang, (B) Poids des structures latérales en fonction des compartiments d'organes (feuilles, entrenœuds, fruits).

3.2.2.2. Saison sèche

On constate des différences d'ordre de grandeur des masses des organes des structures latérales, les individus de provenance du haut plateau ont la masse de phytomères beaucoup plus importantes que ceux de provenance de la plaine.

Fig.1 : Plaine

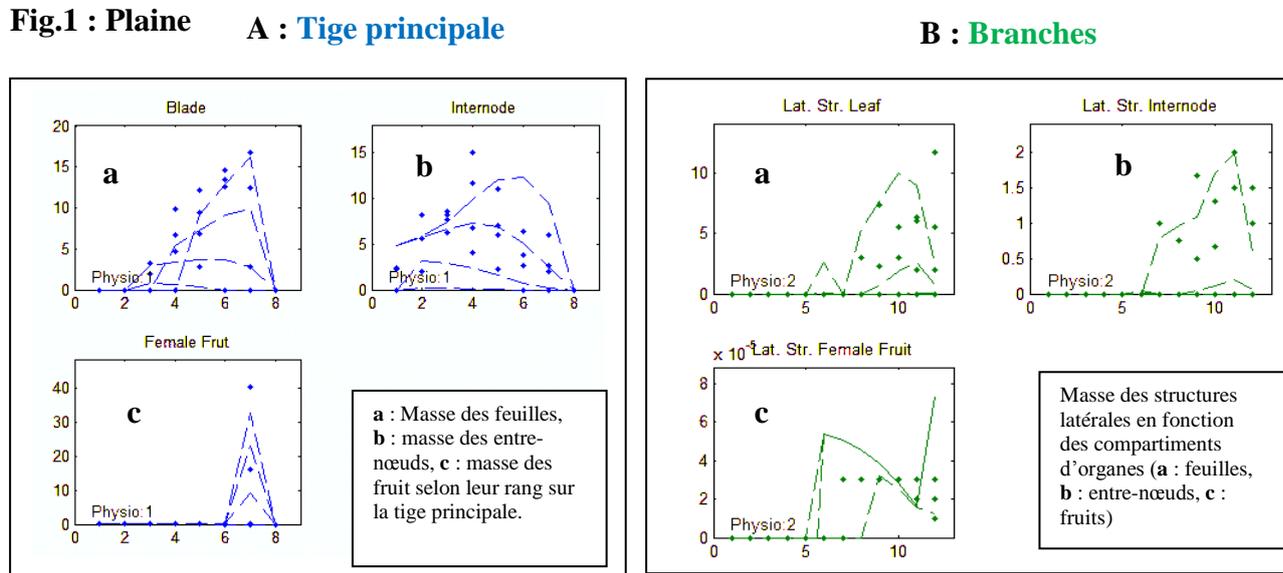


Fig.2 : Haut plateau

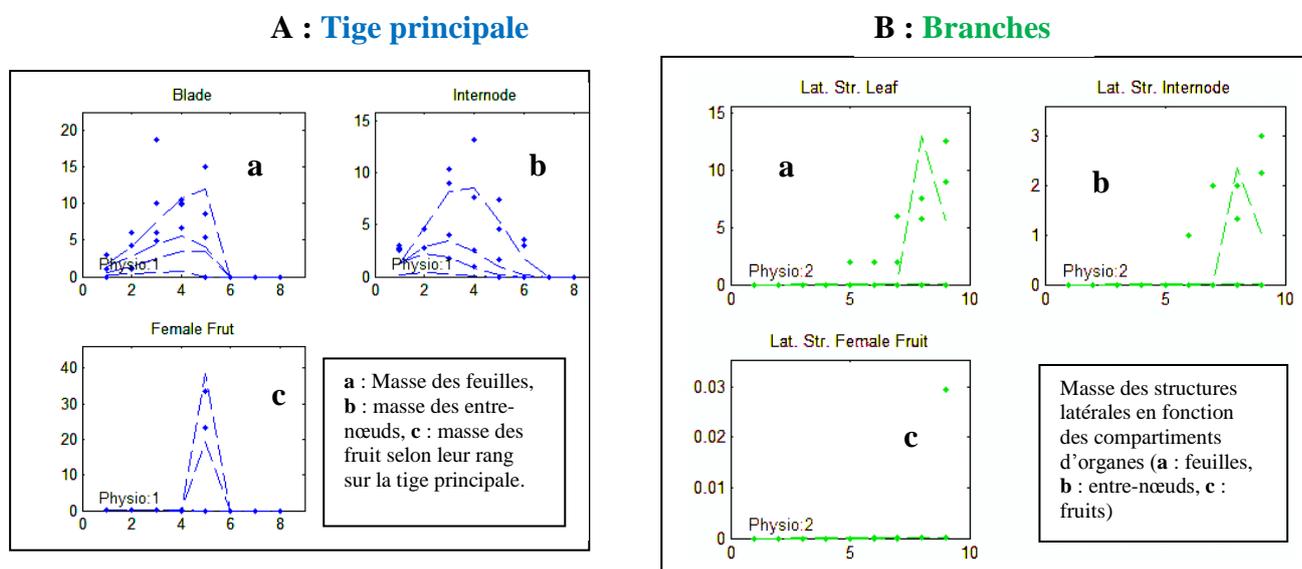


Planche 12 : Résultats des ajustements sur plusieurs dates des séries organiques et séries des compartiments de *Acmella oleracea* cultivé en saison sèche.

Figure 1 : provenance de la plaine : (A) poids des feuilles, entrenœuds et fruits du tronc selon leur rang sur la tige principale, (B) Poids des structures latérales en fonction des compartiments d'organes (feuilles, entrenœuds, fruits).

Figure 2 : provenance du haut plateau : (A) poids des feuilles, entrenœuds et fruits du tronc selon leur rang sur la tige principale, (B) Poids des structures latérales en fonction des compartiments d'organes (feuilles, entrenœuds, fruits).

Les points sont les valeurs observées (ou mesurées) et les courbes sont les valeurs simulées.

Les figures suivantes montrent les images en tridimensionnel (3D) de *Acmella oleracea* selon les dates en cycle de développement (CD). On remarque que les plantes cultivées en saison sèche possèdent rarement des branches et des fruits, et leur cycle de développement est plus court par rapport aux plantes cultivées en saison humide.

Fig.1

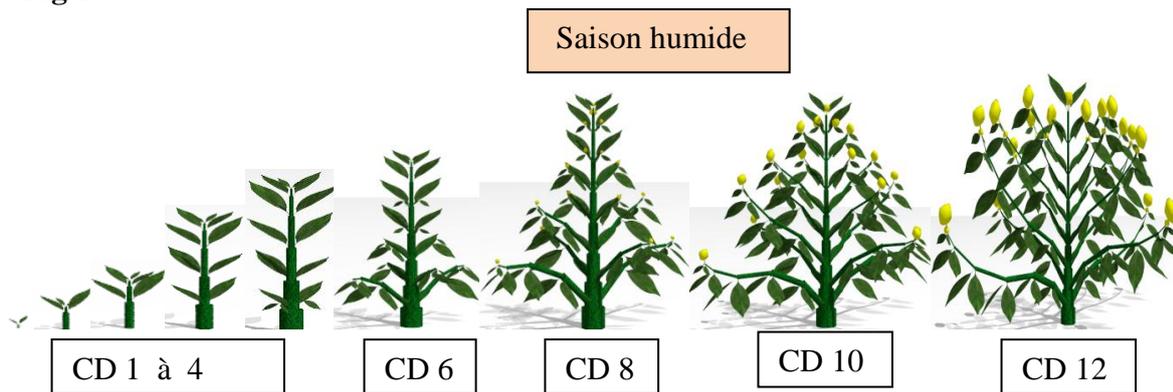


Fig.2

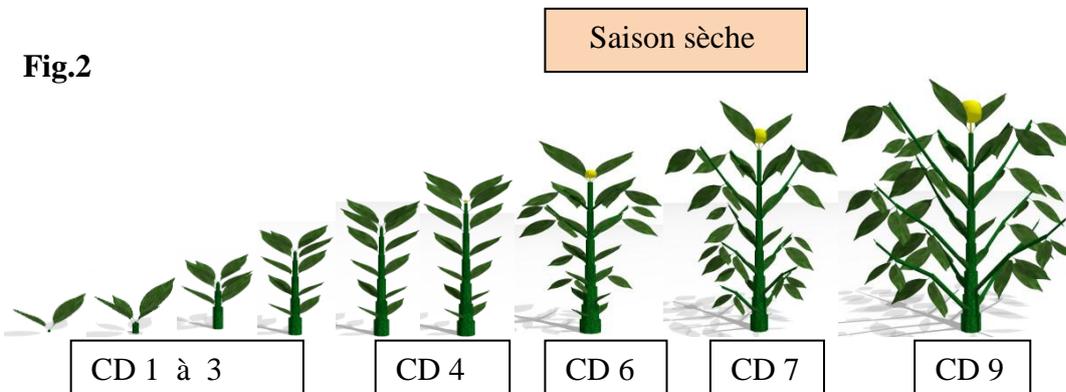


Planche 13 : Images en 3D (tridimensionnel) de *Acmella oleracea* selon les dates en CD (cycle de développement) en fonction de la saison de culture.

Figure 1 : saison humide

Figure 2 : saison sèche

3.2.3. Quantité de biomasse produite en fonction de la surface d'interception lumineuse des plantes

Durant la saison humide, on distingue principalement trois phases (**Figure 50**) :

- une phase initiale lente (CD1 à CD6) faible biomasse, correspond au stade S1 ou mise en place des organes.
- une phase exponentielle (CD6 à CD10), expansion des organes et maximum d'interception lumineuse qui correspond au stade S2.
- une phase finale constante (à partir du CD10), stade mature S3, la plante a atteint sa taille maximale et donc ses capacités photosynthétiques est maximales.

Les tendances sont les mêmes mais la provenance du haut plateau produit moins biomasse disponible.

En saison sèche la production de biomasse est très faible, la floraison a lieu plus tôt, le cycle de végétation est plus court et les fruits ne se développent pas. Il est intéressant de noter que dans ce cas-là, la provenance du haut plateau est plus efficace.

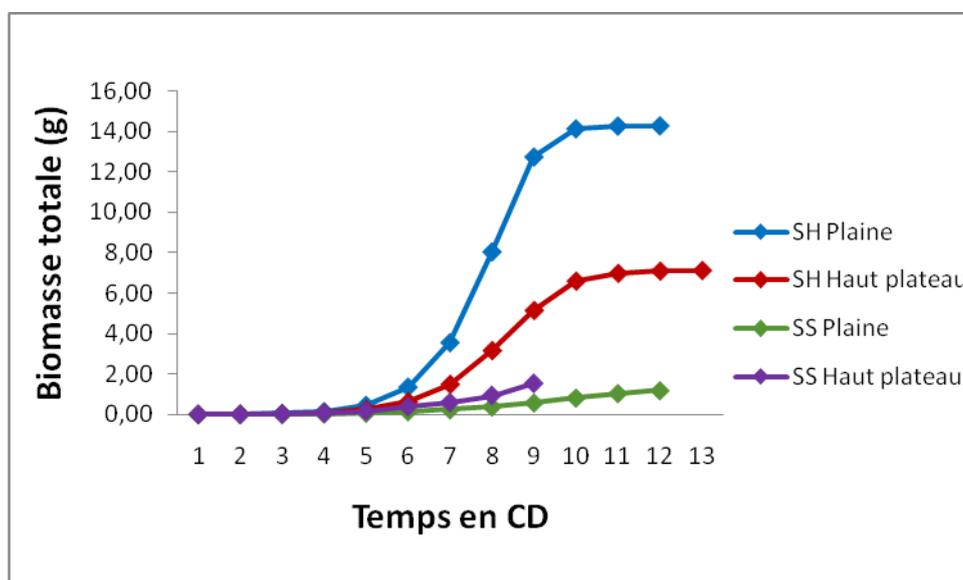


Figure 50 : Quantité de Biomasse disponible (Q) au cours de la croissance en fonction des 4 modalités. (SH : saison humide, SS : saison sèche).

3.2.3.1. Allocation de biomasse par compartiment

Tous les compartiments ont les mêmes tendances, l'allocation de biomasse des deux provenances est différente durant les deux saisons de culture.

Durant la saison humide, les deux provenances allouent beaucoup plus dans les feuilles que dans les entre-nœuds et des fruits (par ordre d'importance) (**Figure 51**).

Tandis que durant la saison sèche, la provenance du haut plateau, elle produit beaucoup plus de fruits et de feuilles mais moins d'entre-nœuds (**Figure 51**).

En effet, les deux provenances produits beaucoup plus de biomasse foliaire que caulinaires.

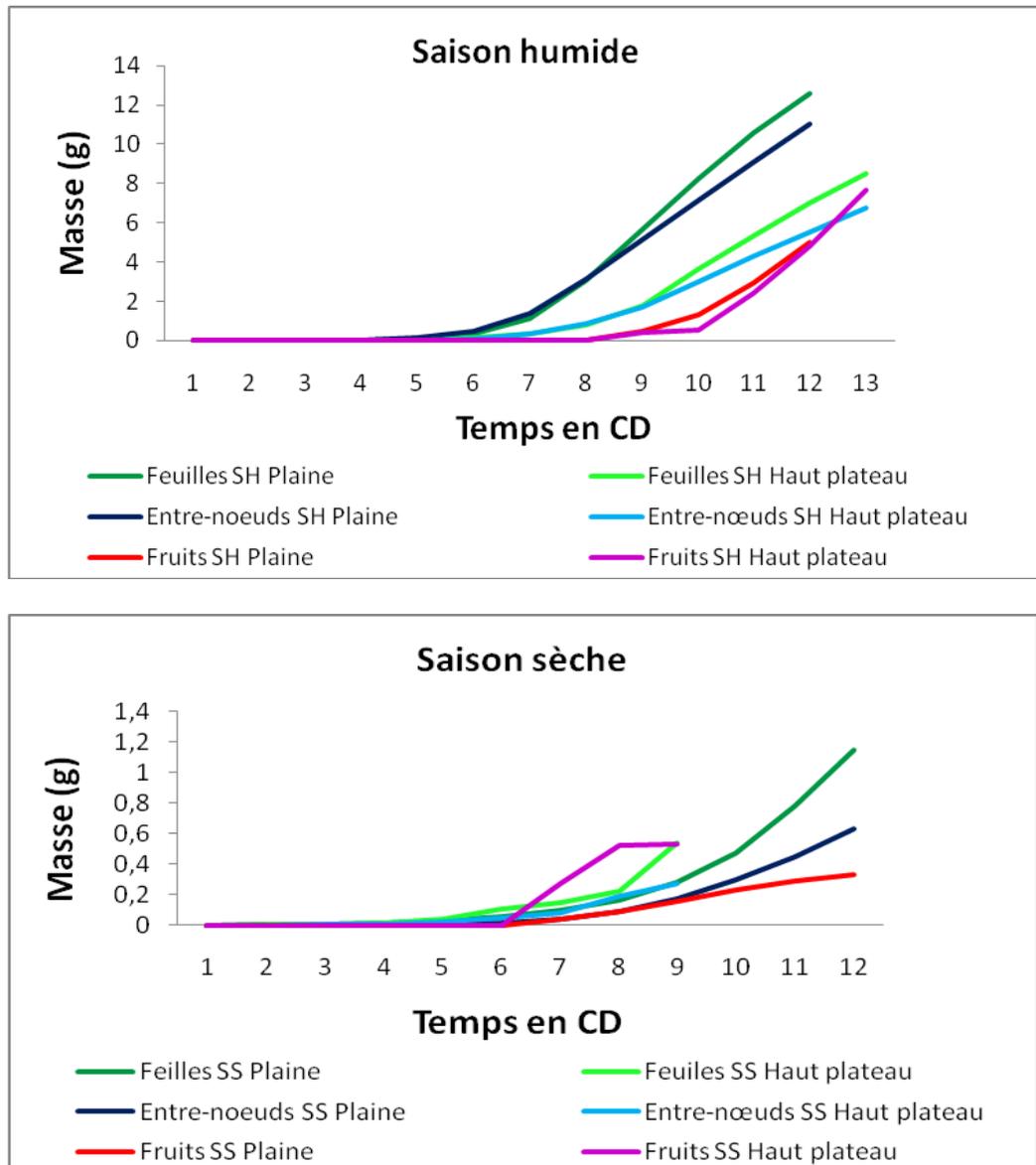


Figure 51 : Biomasse fabriquée par compartiment pour les 4 modalités de culture. (SH : saison humide, SS : saison sèche)

3.2.4. Évolution du rapport offre sur demande (Q/D)

Le ratio offre sur demande est la quantité disponible de carbone par organe. Les informations sur la biomasse permettent de comprendre la capacité de *Acmella oleracea* à

utiliser les ressources et la balance entre production et cout de construction et de maintien des organes. Ceci est représenté par le rapport offre/demande ou la relation source-puits (Q/D) car le nombre d'organes est corrélé à la demande, et que la biomasse disponible correspond à l'offre. D peut être interpréter comme le cout de construction/maintenance des organes. Ce rapport est une variable clé pour le développement des organes.

L'évolution de Q/D est lente au début. Elle démarre lors de l'apparition des organes, dans ce cas l'expansion des organes est limitée, cette série augmente avec l'expansion au cours du temps et atteint le maximum. Une fois que la plante termine sa croissance et atteint le maximum de l'expansion, l'évolution Q/D diminue car pas d'augmentation de la surface d'interception.

La **figure 52** suivante montre l'évolution du rapport Q/D en fonction du temps (en CD) des deux provenances cultivés durant les deux saisons.

De manière générale, le rapport Q/D augmente de manière exponentielle jusqu'au maximum de croissance des plantes et ensuite diminue car le Q est stable. La forte diminution du rapport correspond à la croissance de l'inflorescence terminale.

La relation sources-puits Q/D évolue exponentiellement avec le temps et diminue après la fructification, c'est le cas des deux provenances en saison humide et la provenance du haut plateau en saison sèche.

Au début, la croissance est exponentielle, durant laquelle les organes ne pompent rien mais ils ne font que grossir, alors la demande est encore faible. A un moment donné, le rapport Q/D diminue, ceci explique qu'une fois la plante a fini de construire tous ses organes, par la suite les fruits arrivent avec leur demande essentiellement importante et qui épuisent toutes les offres/demandes. Durant la saison de pluie, les individus de provenance de la plaine ont l'évolution du rapport Q/D importante par rapport à ceux du haut plateau. Le degré de ramification a un effet positif sur l'évolution du rapport Q/D.

Les deux provenances se comportent différemment durant la saison sèche, l'évolution du rapport Q/D dans le temps de provenance du haut plateau est plus importante que celle de la plaine. La provenance du haut plateau fleurit plus tôt en saison sèche (5 EN ou 8CD) qu'en saison Humide (8 EN ou 10CD), sa croissance se termine plus tôt. Concernant la provenance de plaine, en saison sèche la trajectoire du Q/D correspond à une plante qui meurt en court de croissance (**Figure 52**).

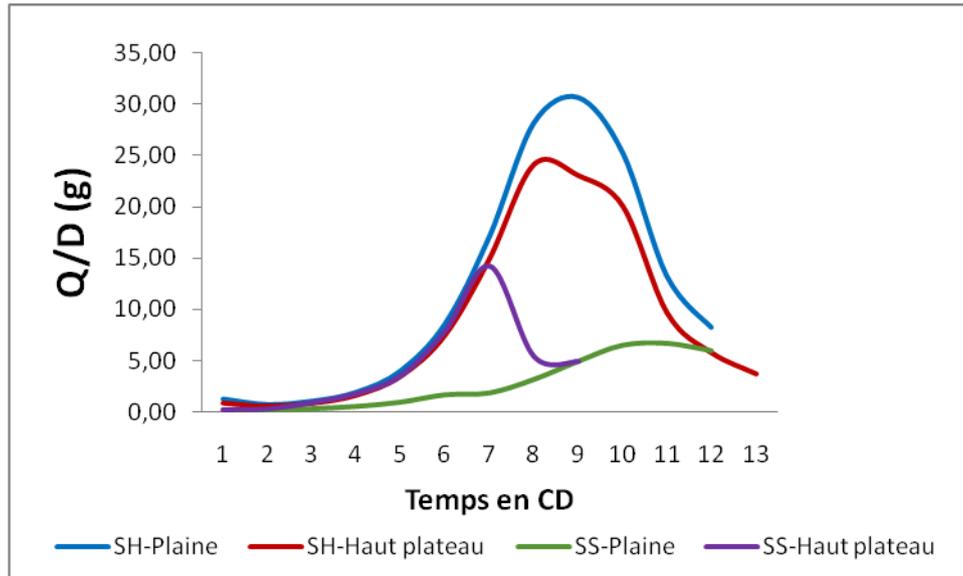


Figure 52 : Évolution du rapport de l'offre sur demande (Q/D) sur les individus des deux provenances cultivé en saison humide et saison sèche. (SH : saison humide, SS : saison sèche)

Conclusion sur la croissance de *Acmella oleracea* appliquée à des plantes adultes.

Les tendances sont les mêmes pour les deux provenances de même saison, la croissance commence à partir du CD6 (42^{ème} jour). Les plantes de la saison de pluie produit plus de biomasse, mais la provenance du haut plateau en produit moins. En saison sèche la production de biomasse est nettement plus faible. Il est intéressant de noter que dans ce cas-là, la provenance du Haut-Plateau est plus efficace.

Les individus des deux provenances ont le même comportement d'allocation et production de biomasse mais l'environnement module l'expression de ce comportement.

Les stratégies d'allocations de biomasse par compartiment ont montré que les individus des deux provenances allouent plus aux feuilles qu'aux entre-nœuds et aux fruits (par ordre d'importance) en saison de pluie, durant laquelle la biomasse fabriquée par la provenance de la plaine est plus importante que celle de provenance du haut plateau. Par contre, en saison sèche, la provenance du haut plateau alloue beaucoup plus aux fruits qu'aux feuilles et aux entre-nœuds, la biomasse fabriquée par la provenance du haut plateau est importante.

La provenance du plateau est mieux adaptée à la culture en saison sèche. La provenance de la plaine est plus productive en saison humide (dimension des organes plus grands) que celle du haut plateau. Et par ailleurs la récolte des feuilles est conseillée entre le 49^{ème} jour (CD 8) et 63^{ème} jour (CD 9) en saison de pluie et entre 42^{ème} jour (CD 7) et 49^{ème} jour (CD 8) en saison sèche.

Quatrième partie

DISCUSSION

Les fruits de nos recherches ont permis de mettre en évidence la variabilité intraspécifique sur des traits du développement et de la croissance de *Acmella oleracea*. Le modèle GreenLab a permis de calculer des paramètres cachés comme la force des puits des organes qui correspond au coût de construction de l'organe et de comprendre les relations trophiques dans la plante et son évolution en fonction de l'environnement (rapport source/demande).

La discussion portera sur le développement et les paramètres topologiques du développement, sur le fonctionnement et la production de la plante face aux stress et en dernier lieu sur la relation entre les traits afin de voir les perspectives de l'étude dont des recommandations pour la gestion de la production de *Acmella oleracea*.

1. Le développement

L'identification de l'unité architecturale a permis de discriminer les catégories d'axes qui dans notre cas correspondent aux 4 âges physiologiques des méristèmes de l'espèce de *Acmella oleracea*.

Est-ce que les deux provenances sont fonctionnellement différentes ?

Le suivi de développement et croissance a été faite durant les deux saisons de culture de la commune urbaine de Mahajanga. Il a été aperçu que, durant la saison de pluie avec une température plus élevée, la provenance de la plaine émet des entre-nœuds en moyenne au nombre de 9 pour un cycle de production et celui de provenance du haut plateau au nombre de 8. Ce nombre diminue durant la saison sèche, avec une température moins élevée, la provenance de la plaine émet en moyenne 7 entre-nœuds et celle de provenance du haut plateau au nombre de 6. Ces résultats rejoins à ceux trouvés par Karlsson *et al.* (1989) sur les Chrysanthèmes, à des températures plus élevées, un plus grand nombre d'organes sur la tige principale ont été signalés.

En effet chez *Acmella oleracea* le fonctionnement des méristèmes est influencé par les variations saisonnières (ou conditions climatiques). La connaissance du nombre d'entre-nœuds émis permet également d'estimer la production au cours d'un cycle de production. Ceci correspond aux résultats trouvés par MengZhen *et al.* (2012), dont le phénotype de la plante est fortement influencé par la température, et les précipitations.

La comparaison de la longueur moyenne des entre-nœuds et de diamètre des entre-nœuds de l'axe A1 montre un effet saisonnalité, par contre l'effet provenance n'est pas très marqué. Les

données phénotypiques inclus la plupart des aspects de la «qualité» commerciale de *Acmella oleracea*, comme le nombre d'entre-nœud, hauteur de la plante, la surface foliaire et la biomasse des différents organes.

Phyllochrone

Le phyllochrone de *Acmella oleracea* n'est pas influencé par les saisons de culture, et il n'y a pas de variabilité non plus entre les deux provenances, *Acmella oleracea* produit donc un phytomères par semaine (7 jours) durant la saison humide qu'en saison sèche. Contrairement à ceux trouvés par De Reffye *et al.* (2013), sur les Tomates et Betteraves..., on peut observer en plantation homogène un changement brutal du phyllochrone lorsque le couvert végétal se ferme. Tant que les plantes restent isolées le développement se fait à une certaine vitesse, à la fermeture du couvert, il continue à une vitesse légèrement inférieure mais toujours stable, c'est un stress lié à la compétition spatiale.

Fonctionnement stochastique des méristèmes

Dans le cas de *Acmella oleracea*, il présente un fonctionnement plus simple : il n'y a pas de mortalité des rameaux, ni de phénomène d'amortissement. Le développement de la plante est quasi déterministe avec une probabilité de 0.95 (proche de 1), la plante est donc tout de même stochastique. Les paramètres sont similaires entre les deux provenances et différents en fonction de la saisonnalité.

Ces résultats sont différents de ceux trouvés par De Reffye *et al.* (1981) sur les caféiers, dont les probabilités de fonctionnement successives observées sur un même axe peuvent prendre des valeurs variables : c'est ce qu'on observe sur les rameaux à croissance « amortie » (De Reffye, 1981 a). Le phénomène de mortalité des rameaux vient compliquer encore la structure des arbres (De Reffye, 1981 b).

Structure et paramètres topologiques du développement,

Le développement des méristèmes est considéré comme régi par une succession de « tests d'accroissement » assortis chacun d'une certaine probabilité de réussite pour la formation d'un entre-nœud. Dans le cas de *Acmella oleracea*, la tige principale se développe au même rythme que les branches. Ce qui est différent de ceux trouvés par De Reffye *et al.* (1988), sur les cotonniers, les tiges se développent environ 4 fois plus vite que les branches fructifères ou les rameaux.

Une grande variabilité de l'expression de la ramification est observée entre les deux saisons. Celle des plantes cultivées en saison humide présentent une structure avec des ramifications sympodiales, par contre celle des plantes cultivées en saison sèche ont de petite taille et ne portent pas de ramification.

Il y a une grande variabilité de la probabilité de ramification (A) de la tige principale, de croissance des branches (B), de croissance de la tige principale (P), et le rapport de rythme (W) des deux saisons, en saison sèche elle est presque la moitié de celle en saison humide. En effet la précipitation et la température induit l'expression de ramification de *Acmella oleracea*.

2. La croissance, allocation et répartition de biomasse

La calibration d'une espèce de *Acmella oleracea* (Asteraceae) de deux provenances (de la plaine et du haut plateau) a permis d'analyser le processus du développement et de la croissance à la mesure de l'organe et de représenter des interactions entre le fonctionnement et la structure des plantes à l'aide du rapport offre sur demande Q/ D (source-puits).

Le modèle montre que, dont la dynamique du rapport source-puits Q/D de *Acmella oleracea* est exponentielle (évolue dans le temps) et à un moment donné ils diminuent progressivement en raison de l'apparition des inflorescences qui ont une forte demande. Les valeurs de Q/D sont élevées durant la saison humide durant laquelle la température et la précipitation sont plus élevées (**Annexe 5**) et elles sont moins élevées durant la saison sèche durant laquelle la température et la précipitation sont moins élevées (**Annexe 5**). Contrairement à ceux trouvés par MengZhen *et al.* (2012), sur la croissance des chrysanthèmes, pendant la période longue journée, les valeurs Q/D est insensibles à la température, mais est plus élevés à l'intensité lumineuse. Tandis que pendant la période de courte journée est représenté par une baisse de Q/D.

La production de biomasse observée sous l'influence de la variable de contrôle de l'environnement au cours du temps montre que les espèces de *Acmella oleracea* de deux provenances investissent beaucoup plus dans les feuilles que dans les entre-nœuds et les fruits durant la saison humide. Tandis que durant la saison sèche, l'espèce de provenance du haut plateau n'a pas la même stratégie, elle investi beaucoup plus dans les fruits et puis les feuilles

et les entre-nœuds. Ce qui explique que les plantes fleurissent tôt, c'est-à-dire le bourgeon terminal se mute rapidement en inflorescence.

La variabilité et la stabilité des paramètres de croissance (force du puits) dépendent de la saison de culture (Ma *et al*, 2007) et en fonction de la température (MengZhen *et al*, 2012). Ce qui a été vérifié, dans le cas de *Acmella oleracea*, la variabilité de la force du puits est marquée, l'effet provenance influe sur la force du puits du fruit, elle est plus importante pour les individus du haut plateau. Par contre l'effet saison n'a d'influence que sur le puits des individus du haut plateau. L'effet saison joue sur la force du puits des entre-nœuds.

Plus le puits est élevé ou les plantes pompent beaucoup, plus les plantes ont moins de masse, c'est le cas de provenance du haut plateau durant la saison humide et provenance de la plaine en saison sèche.

Il a été relaté que sous une température élevée durant la saison humide, la masse et la surface foliaire de *Acmella oleracea* sont importantes. Ces résultats concorde à ceux trouvées par Schoellhorn *et al.*, (1996), il existe une interaction entre la lumière et la température : au printemps (des meilleures conditions de lumière), un plus grand nombre de pousses latérales sont observés lorsque la température augmente, alors qu'en hiver, on n'observe pas d'effet de la température.

Il a été raconté aussi que durant la saison sèche, les plantes ont la durée de vie courte par rapport à celles durant la saison humide, avec une basse température, dont les plantes y sont cultivées ont la masse et surface foliaire faible. En effet, dans notre cas, la saison humide constitue les conditions des habitats productifs (température élevée, forte luminosité, et humidité importante), tandis que durant la saison sèche (température moins élevée, faible luminosité, pas d'humidité), la croissance des plantes est limitée.

Ceci semble un contradictoire selon Dumont (2006), au niveau des producteurs maraîchers, le secteur maraîcher connaît des difficultés liées à : une production très saisonnière, concentrée durant la saison sèche (de Mai à Octobre) et quasi inexistante en saison humide, dues à la consécration des bas fonds à la riziculture et l'inondation des zones de productions localisées autour des lacs ou des étangs. La production est donc plus concentrée durant la saison sèche, alors que durant cette saison les habitats ne sont pas productifs.

Les traits spécifiques de chaque provenance de l'espèce

En générale les deux provenances sont semblables, mais il y a tout de même quelques traits qui les diffère, ceci varie d'une saison de culture à l'autre.

- Provenance de la plaine

En saison humide, cette population a une hauteur, nombre, longueur et diamètre moyen des entre-nœuds plus important, elle a la biomasse des organes importants. L'évolution de Q/D est très élevée. Le W-A3 est très élevé (1.01), les axes A4 poussent beaucoup plus vite que les axes A3.

- Provenance du haut plateau

En saison humide, La durée de développement est courte, la floraison apparaît plus tôt. La probabilité de ramification des A3 est relativement faible La variation de force de puits des fruits et la force de puits des fruits sont élevées. La production de biomasse et l'évolution de la relation source-puits Q/D sont moins élevées. En saison sèche, la probabilité de croissance de la tige principale est plus élevée que celle de la provenance de plaine et la probabilité de ramification moins élevée.

3. Adaptation de l'espèce de provenance du haut plateau

Cultivé en haut plateau avec une altitude de 1400-1600 mm, l'espèce a une petite taille (nombre des entre-nœuds, taille des feuilles, diamètre des entre-nœuds). Mais cultivé à Mahajanga qui est un bassin avec un climat chaud et sec, elle s'adapte bien comparé à l'espèce de provenance de Mahajanga, la différence n'est pas très accentuée, on peut dire qu'elles sont similaires. Pendant la saison sèche, la provenance de haut plateau pousse davantage que la provenance de la plaine. Ceci explique que la provenance du haut plateau résiste mieux aux stress (hydrique, température, vent, humidité...) durant la saison sèche.

4. Relation architecture - modélisation

La compréhension de l'architecture et la modélisation du développement d'une espèce donnée est un élément important à considérer dans une optique de prédiction de l'impact de variations climatiques. Par ailleurs, l'architecture doit être accompagnée par le fonctionnement de la plante c'est-à-dire de la modélisation du fonctionnement structural de la plante. Cette dernière est utile afin de simuler le développement et la croissance au point de vue quantitatif, y compris la production de la biomasse ; les seuils de différenciation morphologiques de la plante ; et enfin l'interaction entre la plante et son environnement.

Le calibrage d'un modèle structure-fonction fournit une compréhension plus profonde du comportement de la plante en réponse à l'environnement (MengZhen *et al.*, 2012). Le principe du modèle structure-fonction GreenLab est de modéliser les interactions entre la structure et le développement de la plante et la production de matière. Dans le présent travail,

ceci a été évalué dans lequel la taille et l'architecture des organes dépendent de la production de biomasse et le partitionnement, qui à leur tour, dépendent de conditions environnementales.

5. Perspectives

Gestion de production et recommandation

La culture de *Acmella oleracea* représente la majorité des spéculations présentes sur des sites de production maraîchère de la commune urbaine de Mahajanga (enquête personnel). Les sites de production maraîchère connaissent une difficulté de territoire cultivable durant la saison de pluie, alors que cette période constitue les habitats productifs pour *Acmella oleracea*.

Par conséquent, un aménagement territorial est recommandé et doit être pris en considération par la commune urbaine de Mahajanga, pour résoudre à long terme le problème d'approvisionnement du marché des légumes feuilles, et que la commune urbaine de Mahajanga ne dépend plus des hauts plateaux pour l'approvisionner en légumes feuilles.

Les maraîchers subissent aussi le problème de source d'eau pour l'arrosage quotidien durant la saison sèche, certains possèdent seulement un puits pour tout les maraîchers qui utilisent au total quelques hectares. Pour ceux qui sont près des lacs, ils subissent aussi la même situation, les lacs s'étirent loin des planches, d'où la difficulté de transport de l'eau pour l'arrosage quotidien, par conséquent les planches qui se trouvent écartées des lacs sont abandonnées. Ainsi, il est très nécessaire d'établir un projet pour un assainissement au niveau des sites de culture maraîchers.

L'utilisation de la micro irrigation ou "Drip irrigation" (irrigation goutte à goutte) est recommandée aux paysans, surtout durant la saison sèche.

L'utilisation des semences venant du haut plateau tel qu'Antsirabe et Antananarivo est très recommandée aux maraîchers de la commune urbaine de Mahajanga, particulièrement durant la saison sèche, parce que non seulement elle résiste aux stress, mais elle produit beaucoup plus de fruits pour améliorer les résultats de production locale de semence.

Poursuite des recherches sur Acmella oleracea

Comme ici, le suivi de croissance n'a été fait que sur un cycle de production (90 jours) pour chaque saison de culture, il serait intéressant de le faire sur plusieurs cycles par saison afin de voir la stabilité des paramètres du modèle. Il est aussi très intéressant de faire un suivi

de développement et de croissance des espèces dans d'autres régions que Mahajanga, avec un climat différent. La comparaison des résultats ainsi obtenus avec des données climatiques différents permettrait de mieux prédire le fonctionnement des individus des populations étudiées.

De nouvelles expérimentations doivent être effectuées sous des conditions contrôlées des densités de plantation, car l'espacement entre plante peut modifier l'architecture et la croissance des plantes qui aura une conséquence sur le rendement. Le modèle GreenLab, a été calibré pour plusieurs cultures (Guo *et al.*, 2006; Christophe *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2010) cultivés à une condition environnementale ou à différentes densités de plantation (Dong *et al.*, 2008; Ma *et al.*, 2008; Kang *et al.*, 2011).

Les études sur la capacité et taux de germination des graines en fonction des saisons de culture seront intéressantes aussi pour résoudre le problème de production locale de semence, d'où la plupart des graines avortent, ce qui affecte également l'approvisionnement du marché locale.

Une analyse comparative des traits de développement et de production entre différentes provenances de Madagascar avec des climats différents et les rapports avec leur diversité génétique, la recherche sur l'effet des fertilisants et l'identification et calibration des paramètres du modèle GreenLab doivent s'étaler afin de pouvoir faire une modélisation de l'interaction génotype-environnement et d'intégrer tous ces résultats dans des outils d'aide à la décision pour la gestion des productions de *Acmella oleracea* dans tout Madagascar.

CONCLUSION

Les légumes feuilles jouent un rôle important dans les régimes alimentaires de toutes les populations du monde, particulièrement en Afrique, en Asie et en Océanie.

A Madagascar, le brède mafane ou anamalaho appelé par le nom scientifique *Acmella oleracea* (Asteraceae) est très consommée par la population de Mahajanga, or la ville de Mahajanga, malgré sa forte potentialité agro-climatique, est limitée dans sa production des légumes et aux dépens des légumes importés. Pour pouvoir dénouer ces problèmes, une étude a été donc effectuée sur le développement, la croissance et la production de ce légume feuille en fonction des conditions environnementales telles que la saison de culture et provenance des semences.

L'utilisation d'une méthode stochastique dans la modélisation de développement de *Acmella oleracea* a donné des résultats cohérents et s'est révélée tout à fait fructueuse.

Dans les conditions de notre étude, nous pouvons considérer que les probabilités de fonctionnement pour l'ensemble des branches sont constantes, avec une valeur de 0,95. Pour l'axe principal la probabilité de fonctionnement est un peu plus réduite, de l'ordre de 0,87. Le rapport de rythme est de l'ordre de 0,84. Une conclusion particulièrement importante est que dans tous les cas, les probabilités ont pu être calculées avec une bonne précision et avec des résultats concordants par l'utilisation de trois méthodes différentes telles que : par liaison moyenne-variance, par l'ajustement du nombre des entre-nœuds de la tige, par l'analyse des cimes. On peut dire que, la probabilité de croissance et de ramification de *Acmella oleracea* est quasi déterministe, mais elle est tout de même stochastique. Une fois que les paramètres caractérisant les diverses probabilités de fonctionnement ont été calculés, le modèle permet de simuler correctement la croissance de *Acmella oleracea* et pourra être utilisé à moyen terme pour analyser les interactions architecture et production.

Les conditions écologiques locales, le comportement héliophile de l'espèce, le manque d'eau et la baisse de température ont une influence sur la plante : sur la production de nombre des organes et sur le fonctionnement des organes. L'approche architecturale est un moyen de prendre en compte la variabilité intraspécifique dans la dynamique de développement de la plante au cours de la saison de végétation. La prise en compte de ces phénomènes permet de préciser les capacités d'adaptation d'une plante dans son environnement.

La modélisation est une technologie importante à adopter permettant d'obtenir un guide de gestion de l'agriculture, avant de prendre une décision. Il participe aux recherches actuelles sur l'agriculture et la biodiversité, afin de comprendre les relations entre la production végétale et les facteurs abiotiques dans le but de trouver des réponses techniques adaptées de gestion et d'entretien agricole. Les modèles structure-fonctionnelle de la plante ont été élaborés, en incorporant la connaissance en écophysiologie et l'architecture. Ils sont des modèles pour simuler la morphogenèse des plantes à partir des allocations de biomasse aux différents organes de la plante.

Un modèle de croissance de plante structure-fonction, GreenLab, a été utilisé pour décrire plusieurs phénotypes de *Acmella oleracea* en réponse aux facteurs environnementaux (saisons de culture et provenance de semence).

L'utilisation des fichiers cible des observations de terrains morphologiques et la méthode des moindres carrés généralisés pour 6 paramètres de culture et le modèle algorithmes décrivant les relations source-puits ont été calibrés sur 4 traitements.

L'analyse de la variabilité des paramètres des populations cultivées dans des environnements différents a indiqué que le modèle explique une partie de variabilité intra-saison du phénotype sans qu'il y ait de variabilité intra-provenance (les paramètres et la variabilité phénotypique étaient similaires).

Les informations sur la biomasse permettent de comprendre la capacité de *Acmella oleracea* à utiliser les ressources et la répartition entre organes de la biomasse qui expliquent davantage la croissance. Les tendances sont les mêmes pour les deux provenances de même saison, la croissance commence à partir du CD6 (42^{ème} jour). Les plantes de la saison de pluie produit plus de biomasse, mais celle en provenance du haut plateau en produit moins. En saison sèche la production de biomasse est absolument plus faible. Il est intéressant de noter que pour cette dernière, la provenance du Haut-Plateau est plus efficace.

La calibration du modèle GreenLab marche très bien avec *Acmella oleracea*, l'effet saison est très marqué, par contre l'effet provenance n'est pas marqué, si ce n'est sur la fructification, mais qu'en serait-il pour des individus étudiés avec la condition de la densité de plantation ? Une des perspectives de cette thèse est de faire l'ajustement du modèle sur les individus de *Acmella oleracea* cultivés dans des conditions de la densité de repiquage pour comprendre le comportement d'une plante à la compétition entre individus.

Une recommandation très importante pour les maraîchers est que l'utilisation des semences du haut plateau est intéressante particulièrement durant la saison sèche surtout pour la production de semence.

REFERENCES
BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adams S.R., Pearson S. et Hadley P., 1998.** The effect of temperature on inflorescence initiation and subsequent development in chrysanthemum cv. Snowdon (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.). *Scientia Horticulturae* **77**: 59–72.
- Audois, M., 2007 :** Caractérisation du système d'approvisionnement de la ville de Mahajanga en légume feuilles, cas de *Acmella oleracea*, *Brassica campestris* et *Lactuca sativa*. p 10-11, p18. Mémoire de DIAT, Supagro Institut des Régions chaudes. 104p.
- Auzias D., 2002.** Le guide de Madagascar. Poitiers/ Ligugé.
- Barczi J., De Reffye P. et Caraglio Y., 1997.** Essai sur l'identification et la mise en œuvre des paramètres nécessaires à la simulation d'une architecture végétale : le logiciel Amapsim. In Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux, Sciences Update, pages 205–254. *Inra édition*.
- Barthélémy D., Caraglio Y., 2007.** Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny. *Annals of Botany*, 99: 375-407.
- Christophe A., Letort V., Hummel I., Cournède P.H., De Reffye P. and Lecoœur J., 2008.** A model-based analysis of the dynamics of carbon balance at the whole-plant level in *Arabidopsis thaliana*. *Functional Plant Biology* **35**: 1147–1162.
- Cornet, A., 1981b** - Mesure de biomasse et détermination de la production nette aérienne de la strate herbacée dans trois groupements végétaux de la zone sahélienne au Sénégal. *Acta OEcologica, OEcol. Plant.*, 2(16), 251-266. 225 Eagleman, J.R., 1971 -An experimentally derived model for actual 226 evapotranspiration. *Agric. Météorol.*, 8: 385-394.
- Cournède, Kang M.Z., Mathieu A., Barczi J.F., Yan H.P., Hu B.G. and De Reffye P., 2006.** Structure factorization of plants to compute their functional and architectural growth”, *Simulation*, 82 (7) : 427-438.
- De Reffye P. et al, 2013,** Architecture et croissance des plantes. *Editions Quae*, en cours de rédaction.
- De Reffye P., 1979.** Modélisation de l'architecture des arbres par des processus stochastiques. Simulation spatiale des modèles tropicaux sous l'effet de la pesanteur ; application au *Coffea robusta*. *Th. Doct. Etat, Univ. Paris Sud, Orsay* ; 194 p.

- De Reffye P., 1979.** Modélisation de l'architecture des arbres tropicaux par des processus stochastiques. *Thèse de Doctorat-ès-Sciences n°2193*, Université de Paris-Sud (France).
- De Reffye P., 1981 a.** Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier *Robusta*. 1. Étude du fonctionnement des méristèmes et de la croissance des axes végétatifs. *Café Cacao Thé*, 25, 2, 83-103.
- De Reffye P., 1981 b.** Modèle mathématique aléatoire et simulation de la croissance et de l'architecture du caféier *Robusta*. 2. Étude de la mortalité des méristèmes plagiotropes. *Café Cacao Thé*, 25, 4, 219-229.
- De Reffye P., Barthélémy D., Cournède P.H. et Jaeger M., Juin 2008.** Modélisation et simulation de l'architecture et de la production végétales, *Architecture et modélisation*. 50p.
- De Reffye P., Cognée M., Jaeger M. et Traore B., 1988.** Modélisation stochastique de la croissance et de l'architecture du cotonnier. 1. Tiges principales et branches fructifères primaires. *Coton et Fibres Tropicales*, 43, (4): 269-291.
- De Reffye P., Cognée M., Jaeger M. et Traoré B., 1988.** Modélisation stochastique de la croissance et de l'architecture du cotonnier. I. Tiges principales et branche fructifères primaires. *Cot. Fib. Trop.* vol. XLIII, fasc.4.
- De Reffye P., 2009.** Production végétale et architecture des plantes. *Académie d'agriculture de France*. 7p.
- Dong L., Letort V., Guo Y., De Reffye P. and Zhan Z., 2009.** A functional-Structural Kiwifruit Vine Model. *Plant Growth Modeling And Applications*, p 206-213.
- Dong Q.X., Louarn G., Wang Y.M., Barczy J.F. and De Reffye P., 2008.** Does the structure–function model GREENLAB deal with crop phenotypic plasticity induced by plant spacing? A case study on tomato. *Annals of Botany* 101: 1195–1206.
- Dumont. S., 2006.** Diversité des exploitations agricole et système de culture maraîchère à Mahajanga, Madagascar. Quelles perspectives pour le compost urbain. Mémoire de fin d'étude, formation ESAT. 176p, 19 p, p159.
- Franquin P., 1970.** Modèle mathématique de structure chez les végétaux. I.Principes de structure et production de nombre. – *Cahiers ORSTOM*, Sér. Biol., 14, 77-125.
- Gockowski J., Mbazo'o G., Mbah and Fouda M.T., 2003.** African traditional leafy vegetables and the urban and peri-urban poor. *Food Policy*, 28: 221-235.

- Guo H., Letort V., Lei X., Lu Y. and De Reffye P., 2009.** Applying GreenLab Model to Chinese Pine Trees with Topology Simplification. *Plant Growth Modeling And Applications*, p 58-61.
- Guo Y., Ma Y.T., Zhan Z.G., Li B.G., Dingkuhn M., Luquet D. and De Reffye P., 2006.** Parameter optimization and field validation of the functional–structural model GREENLAB for maize. *Annals of Botany* **97**: 217–230.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., 1970.** Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. *Masson*, Paris ; 178 p.
- Haudricourt A.G., 1999.** *Techniques & Culture*, "côté linguiste", [En ligne], 33 |, mis en ligne le 26 octobre 2005. URL: <http://tc.revues.org/365>.
- Kahane R., Temple L., Brat P. et de Bon H., 2004.** Les légumes feuilles des pays tropicaux : Diversité, richesse économique et valeur santé dans un contexte très fragile. Colloque Angers. Les légumes : un patrimoine à transmettre et à valoriser. Thème III : *Utilisation et perception*, 9p.
- Kang M.Z., Yang L.L., Zhang B.G. and De Reffye P., 2011.** Correlation between dynamic tomato fruit set and source sink ratio: a common relationship for different plant densities and seasons. *Annals of Botany*. 23 p.
- Karlsson M.G., Heins R.D., Erwin J.E., Berghage R.D., Carlson W.H. and Biernbaum J.A., 1989.** Temperature and photosynthetic photon flux influence *chrysanthemum* shoot development and flower initiation under short-day conditions. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **114**:158–163.
- Ma Y., Wen M., Guo Y., Li B., Cournède P.H. and De Reffye P., 2008.** Parameter optimization and field validation of the functional structural model GreenLab for maize at different population densities. *Annals of Botany* **101**: 1185–1194.
- MengZhen K., Heuvelink E., Susana M. P., Carvalho and De Reffye P., 2012.** A virtual plant that responds to the environment like a real one: the case for *chrysanthemum*. *New Phytologist* (2012), doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04177.x, 12p.
- Prosea, 1993.** Plant Resources of South East Asia. Volume 8:Vegetables. Siemonsma J.S. et Kasem Piluek (eds). *Pudoc Scientific Publishers*, Wageningen. 412 p.
- Prota, 2004.** Ressources végétales de l’Afrique tropicale. Volume 2 : Légumes.
- Prusinkiewicz P., 1988.** Modeling of spatial structure and development of plants: a review. *Scientia Horticulturae*, 74 :113–149.

- Ramahefarison. H., 2006.** L'analyse du marché des produits horticoles dans la zone de Mahajanga. Mémoire de DEA en Agro Management, Université d'Antananarivo, Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques. 32p.
- Rey H., Cournède P. H., De Reffye P. and Lecoœur J., 2006.** Sunflower (*Helianthus annuus* sp.) growth analysis by source - sink relationships study with GreenLab model. PMA06: The Second International Symposium on *Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications*, 13-17 November 2006, Beijing, P. R. China.
- Rey H., Dauzat J., Barczy J. F., Tardieu. F. and Lecoœur J., 2004.** Coupling ecophysiological and 3D architectural models of *Helianthus annuus* L. to analyse and simulate development and vegetative growth with fluctuating temperature and incident radiation. *Plant Growth Modeling and Applications (PMA'04)*, Beijing, China.
- Schoellhorn R.K., Barrett J.E. and Terril A.N., 1996.** Branching of *chrysanthemum* cultivars varies with season, temperature, and photosynthetic photon flux. *HortScience*. **31**: 74–78.
- UPDR, Unité de Politique pour le Développement Rural, Ministère de l'agriculture, 2001.** Monographie de la région du nord ouest, Madagascar, 184p.
- Vavitsara. E., 2009.** Architecture et dynamisme de croissance des deux légumes feuilles les plus consommées par la population de Mahajanga, *Brassica campestris* et *Spilanthes acmella*. Mémoire de fin d'étude en Master II, 65 p.
- Vavitsara. E., De Reffye P., Sabatier S. et Ranarijaona H.L.T., 2013.** Variabilité intraspécifique du développement et de la croissance du *Spilanthes acmella* L. : influence des variations saisonnières. *Colloque BIOMAD III*, Université de Mahajanga, Madagascar.
- Wang F., Kang M., Lu Q., Han H., Letort V. and Guo Y., 2009.** Calibration of topological development in the procedure of parametric identification: application of the stochastic GreenLab model for *Pinus sylvestris* var. *mongolica*. *Plant Growth Modeling And Applications*, p 26-33.
- Wang F., Kang M.Z., Lu Q., Han H., Letort V., Guo Y., De Reffye P. and Li B., 2010.** A stochastic model of tree architecture and biomass partitioning: application to Mongolian Scots pines. *Annals of Botany* **107**: 781–792.
- Wit. C.T., 1978.** Simulation of assimilation respiration and transpiration of crops.
- Yan H. P., Kang M. Z., De Reffye P. and Dingkuhn M., 2004.** A dynamic, architectural plant model simulating resource-dependent growth. *Annals of Botany* **93** 5 591-602.

Zhang B., Kang M., Letort V., Wang X. and De Reffye P., 2009. Comparison between empirical or functional sink of organs- Application on Tomato plant. *Plant Growth Modeling And Applications*, p 191-197.

Zhao X., De Reffye, P., Barthelemy, D. and Hu, B. G., 2003. Interactive simulation of plant architecture based on a dual-scale automaton model. *Plant Growth Modeling and Applications*, Proceedings. Beijing, PEOPLES R CHINA LIAMA, Chinese Agr Univ. 144-153p.

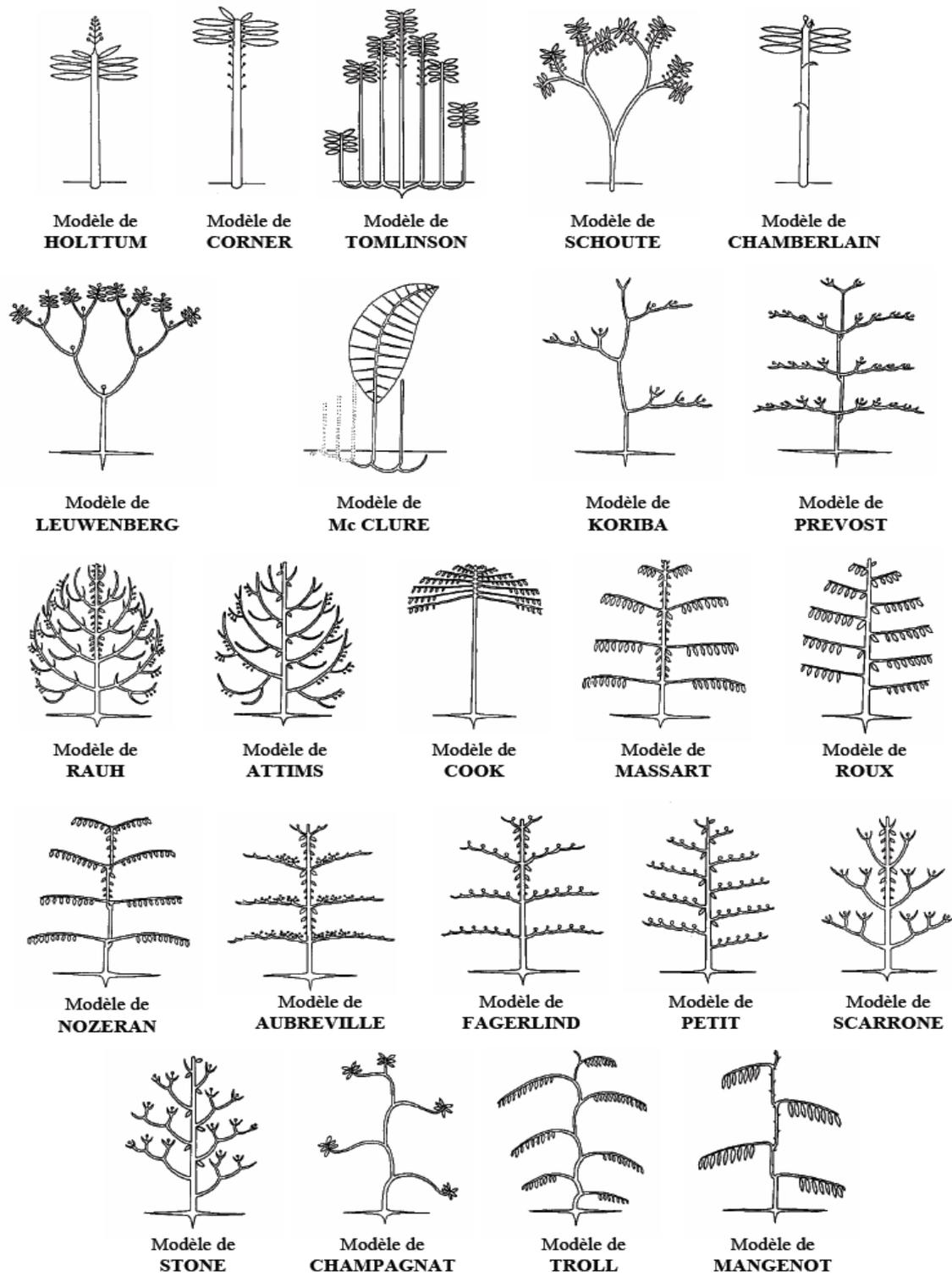
WEBOGRAPHIE

www.herbalistics.com.au/shop/index.php

<http://fr.climate-data.org/location/3100/> : Satellite-Map gosur.com/satellite-Map.

ANNEXES

Annexe 1 : Les différents modèles architecturaux (d'après Hallé et Oldeman 1970 ; Hallé *et al.* 1978).



Annexe 2 : Variabilité de la taille et de ramification de *Acmella oleracea* en fonction des saisons de cultures.

Saison humide



Saison sèche



Saison humide



Saison sèche



Annexe 3-a : Extrait d'un fichier paramètre pour la simulation des séries organiques de *Acmella oleracea*.

N GC_maxp_mxd_rdl	12 0 3 1	1	12: Age en CD de la plante 3: nombre d'axe ou d'ordre de ramification
mode_chrono_biomass	1 1	2	
inflo(inflo)	1 1 1	3	
Delay_inflo	0 1 0	4	
rythm(W_v)	1 1 1	5	
Macronum(mxuc_v)	9 8 5	8	9: nombre d'entre- nœud max sur A1 ; 8: nombre d'entre- nœud max sur A2 ; 5: nombre d'entre- nœud max sur A3
Macroaction	1 1 1	14	
Macroaction_(Ma_abv)	1 1 1	15	
Micronum(MI_I)	0 1 0 0	20	
12			
0 0 1 0		21	
13			
0 0 0 1		22	
Micronum(MI_B1)	0 2 0 0	30	
12			
0 0 2 0		31	
13			
0 0 0 2		32	
Nb_org(No_L)	2 2 2	80	2: Nombre de feuille par nœud
Nb_org(No_I)	1 1 1	81	
Nb_org(No_F)	1 1 1	82	
Tm_Fr(Tm_Fr)	1 1 1	84	
Rd_(A_Pv_branching_proba)	1 1 1	86	0.8: p: probabilité de ramification du tronc 0.9: b: probabilité de croissance des branches 0.9: w: rapport de rythme entre l'A1 et les branches
Rd_(B_Pv_Growth_phyt_Gu_proba)	0.8 0.9 0.9	87	
Funcitime_value(func_v_func_bv_func_pv_func_iv_func_fv_func_mv_func_cv_func_rv)	12	91	12: temps de fonctionnement
Expantime_value(exp_v_exp_bv_exp_pv_exp_iv_exp_fv_exp_mv_exp_cv_exp_rv_exp_bs)	10 0 10 10	92	10: Temps d'expansion feuilles,entre-nœuds,fruits
Source_param(Qo_aQ0_bQ0)	0.110447 1 1	93	
Source_param(E_R_Sp_aSp_Sd_k)	1 19.5797 14282.8 0 100000	94	
Sink_Blade(S_B)	1 0.205529 0.212964	98	
Sink_Internode(S_I)	1.16933 0.315738 0.235483	100	
Sink_Fruit F(S_F)	3.93789 4.41196 1 2	101	Puits des organes
Beta_org_a(Ba)	2.93913 3.70101 0.365231	105	
Beta_org_b(Bb)	3.73408 3 3	106	
Delay_VAR_Beta(G_1)	0.5 0 0.5 0.5	108	Variation de puits
12			
0 0 0 0 109			
Allom_value(A1_eiv_1_Leaf_thickness_2_5_allom_b_internode)	0.02 20 20 20 20 10 0 0 0 112		
ang_Br(_2D)	0.38 0.78 1.05 1.57 1.57 0 0 0 0 113		

Annexe 3-b : Extrait d'un fichier cible pour l'ajustement des séries organiques et des séries de compartiments de *Acmella oleracea*, sur une seule date.

Information		SERIES ORGANIQUES
Age_max	Dates_number	Gu_size
12	1	0
dates_of_Plant_measurements		12: âge en CD de la plante; 1:nombre de date
blade_petiolo_internode_fruitF_fruitM_layer_root		12
1	0	1 0 0 0 0
Organ_production/CU		
Age	T_Bld1	T_Bld2 T_Bld3 T_Int1 T_Int2 T_Int3 T_FrF1 T_FrF2 T_FrF3 T_FrM
12	16	128 544 8 64 272 0 0 0 0
Blade-size/position/CU		1
0	12	
12	-0.0001	
11	-0.0001	
10	-0.0001	
9	0	masse des feuilles au niveau de la base de la plante
8	0	
7	0	
6	12.1	
5	45.4	
4	63.7	
3	56.8	
2	45.3	
1	0	masse des feuilles au niveau du Sommet de la plante
internode-size/position/CU		1
0	12	
12	-0.0001	
11	-0.0001	
10	-0.0001	
9	59.6	
8	58.6	
7	91.4	
6	101.8	
5	114.6	
4	104.8	
3	86.4	
2	57.4	
1	20	
FruitF-size/position/CU		1
0	12	
12	-0.0001	
11	-0.0001	
10	-0.0001	
9	-0.0001	
8	0.00001	
7	0.00001	
6	0.00001	
5	0.00001	
4	0.00001	
3	0.00001	
2	0.00001	
1	70.4	poids du fruit de la tige principale

SERIES DES COMPARTIMENTS

```
struct-Blade-weight/position/CU 2      masse des feuilles des branches (A1+A2+A3)
0 12
12 -0.0001
11 -0.0001
10 -0.0001
9 135.2      base de la tige principale
8 228.7
7 141.2
6 114.2
5 75.2
4 62.2
3 77.1
2 57.8
1 0          sommet de la tige principale
struct_internode-weight/position/CU 2  masse des entre-nœuds des branches (A1+A2+A3)
0 12
12 -0.0001
11 -0.0001
10 -0.0001
9 96.8       base de la tige principale
8 159.4
7 91.8
6 65.1
5 39.6
4 45
3 48.2
2 39.9
1 0          sommet de la tige principale
struct_FruitF-weight/position/CU 2     masse des fruits des branches (A1+A2+A3)
0 12
12 -0.0001
11 -0.0001
10 -0.0001
9 102.8      base de la tige principale
8 100.7
7 90.7
6 91.7
5 55.9
4 59.8
3 51
2 56.9
1 0          sommet de la tige principale
```

Annexe 4 : Extrait d'un fichier cible pour l'ajustement des séries organiques et des séries de compartiments de *Acmella oleracea*, sur plusieurs dates.

Information											
Age_max	Dates_number	Gu_size									
12	5	0									
dates_of_Plant_measurements											
4	6	8	10	12							
blade_petiolo_internode_fruitF_fruitM_layer_root											
1	0	1	1	0	0	0					
Organ_production/CU											
Age	T_Bld1	T_Bld2	T_Bld3	T_Int1	T_Int2	T_Int3	T_FrF1	T_FrF2	T_FrF3	T_FrM	
4	8	8	0	4	10	8	0	6	8	0	
6	12	24	24	6	22	36	0	10	24	0	
8	16	52	96	8	40	100	0	14	52	0	
10	16	84	208	9	60	188	1	18	84	0	
12	16	84	208	9	60	188	1	18	84	0	
Blade-size/position/CU											
				1							
0	4	6	8	10	12						
12	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-0.00010						
11	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-0.00010					
10	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-0.00010	-0.00010						
9	-1.00000	-1.00000	-1.00000	0	0						
8	-1.00000	-1.00000	0.6	0	0						
7	-1.00000	-1.00000	-1.00000	5.3	12.1	0					
6	-1.00000	999	17.1	31.9	12.1						
5	-1.00000	1.5	29.9	47.6	45.4						
4	999	6.75	43.8	48.7	63.7						
3	1.6	14.4	37.6	43.3	56.8						
2	5	14.9	22.1	35.9	45.3						
1	1.6	4.75	15	0	0						
internode-size/position/CU											
				1							
0	4	6	8	10	12						
12	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-0.00010						
11	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-0.00010					
10	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-0.00010	-0.00010	-0.00010					
9	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-1.00000	39.2	59.6					
8	-1.00000	-1.00000	9	38.4	58.6						
7	-1.00000	-1.00000	18.4	45.8	91.4						
6	-1.00000	-0.00010	23.4	57.2	101.8						
5	-1.00000	3.25	28	69.2	114.6						
4	999	4.4	23	65.2	104.8						
3	999	5.2	12.4	57	86.4						
2	999	3	5.4	35	57.4						
1	999	1	4	9.5	20						
FruitF-size/position/CU											
				1							
0	4	6	8	10	12						
12	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-0.00010						
11	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-0.00010					
10	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-0.00010	-0.00010	-0.00010					
9	-1.00000	-1.00000	-1.00000	0.00001	0.00001	0.00001					
8	-1.00000	-1.00000	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001					
7	-1.00000	-1.00000	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001					
6	-1.00000	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001					
5	-1.00000	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001					
4	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001					
3	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001					
2	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001					
1	0.00001	0.00001	0.00001	25.8	70.4						
struct-Blade-weight/position/CU											
				2							
0	4	6	8	10	12						
12	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-0.00010						
11	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-0.00010					
10	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-0.00010	-0.00010	-0.00010					
9	-1.00000	-1.00000	-1.00000	-1.00000	86.1	135.2					
8	-1.00000	-1.00000	11.3	110.3	228.7						
7	-1.00000	-1.00000	25.9	72.3	141.2						
6	-1.00000	-0.00010	23.4	58.9	114.2						
5	-1.00000	3.4	11.9	23.6	75.2						
4	0	2.4	4.2	23.8	62.2						

Annexe 5 : Données météorologique de Mahajanga du 2010 à Mai 2013.

MOIS	Janv	Fév	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Sept	Oct	Nov	Déc
Précipitation en mm	587,25	226,5	108,5	59,25	2,25	0,33	0	0,33	0	14,33	93	149,33
Température max (°C)	31,07	31,45	32,35	33,32	32,75	31,67	30,93	31,73	32,73	32,93	33,07	32,43
Température min (°C)	24,12	24,7	24,225	23,8	21,97	20,4	18,97	19,4	20,57	23,1	24,7	24,9
Température moyenne (°C)	27,37	27,78	28,07	28,22	27	25,67	24,67	25,3	26,23	27,47	28,13	28,03

Diagramme ombrothermique de Mahajanga (2010-1013)

