THESE

pour l'obtention du Grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE POITIERS
(Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées)
(Diplôme National – Arrêté du 7 août 2006)

Ecole Doctorale : Sciences pour l'environnement Gay Lussac
Secteur de Recherche : Biologie des organismes ; Biotechnologies animales, végétales et microbiennes.

Présentée par :
Alban VERDENAL

De la simulation de la morphogénèse de l'appareil aérien du ray-grass anglais (*Lolium perenne* L.). Exploration d'un schéma cybernétique inspiré du concept d'auto-organisation et applications.

Directeur de Thèse :

Abraham ESCOBAR-GUTIERREZ

Soutenue le 03 décembre 2009
devant la Commission d'Examen

JURY

Jean-Philippe BIOLLEY	Professeur, Université de Poitiers	Président
Bruno ANDRIEU	Directeur de recherche, INRA de Grignon	Rapporteur
Christophe GODIN	Directeur de recherche, INRIA de Montpellier	Rapporteur
Hans SCHNYDER	Professeur, Technische Universität München	Rapporteur
Isabel ROLDAN-RUIZ	Professeur, ILVO Gand	Examinateur
Abraham ESCOBAR-GUTIERREZ	Chargé de recherche INRA, détaché à l'ESA d'Angers	Examinateur

Alban VERDENAL, 2009. **De la simulation de la morphogénèse de l'appareil aérien du ray-grass anglais (*Lolium perenne L.*). Exploration d'un schéma cybernétique inspiré du concept d'auto-organisation et applications.**

INRA, UR4, URP3F, Equipe d'Ecophysiologie des Plantes Fourragères. BP 6, F-86600 Lusignan, France.

Résumé

La structuration du couvert des prairies, qui conditionne leur valeur d'usage, émerge du déploiement des architectures des individus qui composent le peuplement prairial. La morphogénèse individuelle répond à une multitude de dynamiques, intriquées, dont génétiques et écophysiologiques. Pour mieux appréhender cette complexité un simulateur informatique 3D de la morphogénèse de l'appareil aérien végétatif du ray-grass anglais (*Lolium perenne* L.) a été développé. Il repose sur un modèle structure-fonction de type L-system. Les systèmes de contrôle de la morphogénèse ont été modélisés par application du concept d'auto-organisation. Cette analogie repose notamment sur le constat d'une régulation récursive de l'élongation foliaire par la pseudotige. Cet impact de la structure de la talle sur le développement a été vérifié expérimentalement ; il est vraisemblablement médié par la lumière. Lorsque des règles d'auto-régulation s'inspirant de cet effet morphogénétique ont été actionnées de manière intégrée dans notre simulateur, alors ses comportements émergents se sont montrés compatibles avec les observations. Ce simulateur a par ailleurs démontré sa puissance heuristique, par son aptitude à approcher des problématiques inaccessibles à l'expérimentation *in vivo*. Cette thèse participe à la démonstration i) du rôle spécifique que peuvent jouer les simulateurs dans l'étude de la création de la valeur d'usage des prairies ii) de l'intérêt du concept d'auto-organisation pour la construction de ce type de modèles iii) de la plausibilité de l'intervention de processus auto-régulés dans le schéma cybernétique de la morphogénèse des graminées prairiales et de sa plasticité.

Mots clés : *Lolium perenne*, modélisation structure-fonction, auto-organisation, prairies, pseudotige.

Alban VERDENAL, 2009. **Simulating ryegrass (*Lolium perenne* L.) shoot morphogenesis with a self-organisation-based cybernetic framework.**

Abstract

The canopy structure of grasslands is a major determinant of their use-value. It is determined by the morphogenesis of individual plants, which is highly sensitive to many different and entangled genetic and/or ecophysiological factors. To tackle this complexity, a simulator capturing ryegrass (*Lolium perenne* L.) shoot 3D architectural development has been developed, using functional-structural modelling under the L-system formalism. The modelling approach relied on the concept of self-organisation. Indeed, in ryegrass, the length of the pseudostem may indirectly control some morphogenetic dynamics such as leaf length determination or the timing of leaf and tiller recruitment. This morphogenetic effect was experimentally tested, showing that leaf elongation can react to contingent modifications of the structure of the tiller. This effect seems light-mediated. On this basis, simple self-regulation rules were implemented. When activated, this cybernetic scheme led our model to exhibit emergent properties that were compatible with observations. Then, virtual experiments emphasized the fact that this simulator is a specific heuristic tool enabling to deal with issues that can not be solved by *in vivo* experiments. Our results support the following propositions: i) a 3D simulator of ryegrass shoot architectural development can play a specific role for the understanding of the functioning of grasslands ii) self-regulation rules are of practical use to ryegrass modelling iii) when activated in an integrated model, self-regulation rules are not incompatible with observations, showing the plausibility of self-regulated processes in ryegrass morphogenesis and plasticity.

Keywrods: *Lolium perenne*, functional-structural modelling, self-organization, grasslands, pseudostem.

PROPOS

Entreprendre la rédaction d'une thèse de doctorat, ouvrage académique que l'usage destine i) à la communication de résultats scientifiques mais aussi ii) à une évaluation par un jury conditionnant la délivrance d'un diplôme/grade, confronte l'auteur à la question des attentes du public (*sensu* utilisateurs) envers cet objet « thèse », à la fois sur sa forme et son contenu.

Or, il apparaît que ces attentes ne sont pas exprimées explicitement, sous la forme de cahiers des charges, programmes ou barèmes. Dès lors, pour s'affranchir des barrières que pourraient constituer des cadres de références latents, voire parfois tacites ou ésotériques, la démarche la plus saine peut sembler être le retour aux sources de l'exercice. Une définition de la thèse peut être (source TLFI) :

Thèse : subst.f. Proposition théorique qu'on avance avec l'intention de la défendre contre des objections éventuelles

Il pourrait être ajouté que la thèse *scientifique*, se doit d'alimenter cette défense par une démarche de nature scientifique. Karl Popper (1902-1994) a popularisé le critère de réfutabilité comme une propriété irréductible de la posture scientifique. Ce critère suppose que toute proposition doit être soumise de façon à pouvoir être réfutée, en particulier par l'expérience.

Sur cette base, *cette* thèse a été écrite comme la restitution *réfutable* de l'argumentaire logique et du « dialogue expérimental entretenu avec la nature » (Prigogine et Stengers, 1978) menant à soutenir les propositions suivantes :

-Un simulateur de la morphogénèse de l'appareil aérien du ray-grass est un outil heuristique spécifique, pertinent pour la compréhension des dynamiques structurales et des variations de la valeur d'usage des couverts prairiaux.

-D'un point de vue technique, le concept d'auto-organisation est d'une grande puissance opérationnelle pour capturer le déploiement architectural de l'appareil aérien du ray-grass, sa variabilité génétique et sa plasticité phénotypique. Il peut suffire à reproduire les rapports de solidarité des principaux caractères architecturaux.

-La plausibilité d'un processus réel d'auto-régulation n'est pas infirmée par les propriétés émergentes du simulateur ou par les résultats expérimentaux. En corollaire, il pourrait être nécessaire d'envisager de nouveaux schémas cybernétiques pour la morphogénèse de l'appareil aérien du ray-grass anglais.

Principaux travaux publiés afférents à cette thèse

Revues à comité de lecture

Verdenal A, Combes D, Escobar-Gutierrez A. 2008. A study of ryegrass architecture as a self-regulated system, using functional-structural modeling. *Functional Plant Biology* **35** : 911-924.

Congrès (présentations orales)

- "First International Workshop on Morphogenetic Engineering" Paris. France. 19 juin. 2009.

Verdenal A, Combes D, Escobar-Gutierrez A. 2009. Simple self-regulation rules can capture Ryegrass morphogenesis. In*:* Doursat R, Sayama H, Michel O, Eds. *First International Workshop on Morphogenetic Engineering.* Paris.

- "Annual meeting of the Society for Experimental Biology" Glasgow. Royaume-Uni. 28 juin – 1er juillet 2009.

Combes D, Verdenal A, Chelle M, Escobar-Gutiérrez A. 2009. Using a turbid medium approach to estimate light interception by individual plants. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A. 153A, 25, S223.*

- "European Grassland Federation general meeting".Uppsala. Suède. 9-12 juin 2008.

Verdenal A, Combes D, Escobar-Gutierrez A. 2008. A simulation of ryegrass architecture and cutting, using L-systems. *Grassland Science in Europe* **13**: 188-190.

- "5th International Workshop on Functional-Structural Plant Models". Napier. Nouvelle Zélande. 4-9 novembre 2007.

Verdenal A, Combes D, Escobar-Gutierrez A. 2007. An L-system based model of a ryegrass heterogeneous population. In: Prunsinkiewicz P, Hanan J, Lane B, Eds. *5th International workshop on Functional-Structural Plant Models.* Napier. Nouvelle-Zélande. 35, 1-2.

N.B. Travaux financés par l'INRA sur la base d'un cofinancement avec la Région Poitou-Charentes.

Table des matières

INTRODUCTION 8

I. PROBLEMATIQUE 11

A) Contexte

1) La prairie multifonctionnelle et multidimensionnelle 12
2) Un élément important pour la compréhension des variations de la valeur d'usage agricole des prairies : la structure du couvert végétal, et donc la morphogénèse individuelle 15
3) Morphologie et anatomie de l'appareil aérien végétatif du ray-grass anglais 20
4) Pourquoi l'architecture végétative du ray-grass, ou pourquoi et comment occuper l'espace aérien ? 23
5) Quels sont les pilotes du déploiement architectural ? 28

B) Vers un simulateur de la morphogénèse aérienne du ray-grass

1) Quel bénéfice heuristique pour la simulation ? 38
2) Le modèle ? 39
3) Genèse de la modélisation structure-fonction 40
4) Les systèmes de Lindenmayer (L-Systems) ou l'analogie linguistique 46
5) Quelle trame d'hypothèses pour réduire le ray-grass en un L-System ? 50
6) Rôle morphogénétique de la pseudotige 57
7) Conclusion : l'architecture auto-organisée ? 68

C) Objectifs de l'étude

II. EXPERIMENTATION 70

A) Introduction

1) Vérification de l'effet morphogénétique de la pseudotige 71
2) Objectifs 72

B) Matériels et méthodes

1) Matériel végétal et conditions de croissance 73
2) Traitement 73
3) Etat initial de la talle traitée 74
4) Dispositif expérimental 75
5) Mesures réalisées 75

C) Résultats

1) Longueurs finales des feuilles et gaines 78
2) Cinétiques de croissance foliaire 80

D) Discussion

1) Effet de l'extension artificielle de la pseudotige 83
2) Sensibilités respectives de la LER et de la LED 83
3) Adaptation de l'allongement de la gaine aux conditions de croissance 83
4) Contribution relative des effets intrinsèques et médiés par la taille 83
5) Influence des propriétés optiques des tubes 85

E) Conclusion

III. MODELISATION **88**

A) Stratégie et méthodologie de modélisation

1) Stratégie 89
2) Structure du modèle 90
3) Fonctionnement du modèle 97

B) Paramétrage et sorties du modèle L-oliaom

1) Caractères architecturaux quantitatifs 110
2) Caractères architecturaux qualitatifs 112

C) Flexibilité et analyse de sensibilité

1) Flexibilité 116
2) Sensibilité des caractères quantitatifs 117
3) Sensibilité des caractères qualitatifs 122

D) Discussion

1) Capacité de simulation 126
2) Pertinence de l'emploi de règles d'auto-régulation dans le cadre de la simulation du déploiement architectural du ray-grass 126
3) Plausibilité de processus autorégulés 127
4) Conclusion 130

IV. APPLICATIONS **131**

A) Interaction architecture - défoliation

1) Introduction 132
2) Implémentation algorithmique 132
3) Expérimentation virtuelle : interaction défoliation-tallage 135

B) Interaction architecture – environnement lumineux

1) Couplage du modèle de plante avec un modèle de transferts radiatifs : implémentation d'une méthode projective simple 141
2) Evaluation de l'importance du phénomène de recouvrement foliaire (clumping) chez le ray-grass 148
3) Couplage du modèle de plante avec un modèle de transferts radiatifs : le modèle de radiosité hiérarchisé « nested radiosity » (Chelle et Andrieu, 1998) 154

C) Caractérisation des propriétés de la récolte et du résidu lors de la coupe

1) Introduction 159
2) Exploration : le rôle prépondérant du degré de concentration de la surface foliaire 160
3) Exploration : détermination d'un point de compensation 164
4) Exploration : conclusion 165

V. DISCUSSION **166**

A) Pertinence d'un simulateur pour la compréhension de la morphogénèse aérienne du ray-grass et de sa relation à la valeur d'usage agricole des prairies **167**

B) Utilité des règles d'autorégulation **169**

C) Auto-organisation **174**

CONCLUSION **179**

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES **181**

INTRODUCTION

INTRODUCTION

Avec une contribution des produits animaux à l'apport énergétique de sa ration alimentaire pouvant dépasser 40% (exemple de la France ; Combris, 1997), **la civilisation occidentale plébiscite *de facto* la pratique intense de l'élevage**. Si cet état de fait sociétal résulte de la conjugaison de processus contextuels culturels, historiques, géographiques ou plus récemment mercatiques, il n'en est pas moins que depuis le néolithique, **c'est** bien **à la zootechnie que l'humain doit la disponibilité et la pérennité de la ressource nutritive produite par les animaux.** C'est donc à dire que les cycles biologiques et les écosystèmes connexes ont fait l'objet d'une domestication et d'une optimisation intégrée.

La majeure partie des ces produits proviennent de ruminants. Ainsi en France dans les années 1990, la consommation annuelle de fromages, yaourts et desserts lactés s'élevait à elle seule à 50 kg par personne, soit plus du double de la consommation des produits, moins aqueux il est vrai, d'un animal monogastrique comme le porc (Combris, 1997). Les ruminants ont la capacité à valoriser la cellulose végétale, ce qui fait la base de leur adaptation au pâturage. L'herbe, au sens le plus agricole de « fourrage issu de la prairie », quel que soit son conditionnement (sur pied, foin, fermentée en ensilage ou enrubannée), est de très loin le contributeur le plus important à l'affouragement du bétail.

C'est ainsi que la prairie peut très directement être reliée à l'humain par une chaîne trophodynamique. Cette chaîne suffit à expliquer la plus grande partie de la valeur d'usage de la prairie, et partant la présence même de l'écosystème prairial dans notre agriculture, dans nos paysages, dans notre environnement et dans notre économie.

Dans ce contexte, **la maitrise des cycles biologiques de l'écosystème prairial** fait donc partie intégrante du processus plus général d'optimisation de la chaîne, cette fois agroindustrielle, allant du pré au consommateur final. Cette maîtrise **doit passer par une compréhension des déterminants de la création de la valeur d'usage agricole des prairies**, c'est-à-dire de leur capacité à mettre à disposition de la biomasse satisfaisant à des critères quantitatifs et qualitatifs, fixés selon des impératifs zootechniques.

Ce travail de thèse s'inscrit dans cette démarche de compréhension. Il **se propose de participer à l'élucidation des dynamiques qui interviennent dans les couverts végétaux prairiaux et qui expliquent leur structuration spatiale.** Il s'agit d'un enjeu déterminant puisque les modalités d'organisation spatiale des items végétaux dans le couvert affectent les propriétés de la biomasse récoltée, et donc les propriétés des produits animaux engendrés. **Puisque la structure du couvert émerge du déploiement des architectures des individus qui composent le peuplement, il a été considéré que la construction d'un simulateur informatique de la morphogénèse de l'appareil aérien du ray-grass anglais constituait une étape à forte teneur heuristique.** Ces simulateurs permettent en effet d'aborder des questions inaccessibles à l'expérimentation conventionnelle.

Pour pouvoir simuler et donc reconstituer le déploiement de l'architecture de la plante, il est nécessaire de comprendre et de modéliser les systèmes de contrôle de ce déploiement, ou au moins de les capturer empiriquement. Par exemple, « Quels sont les déterminants de la longueur de chacune des feuilles de la plante ? » est un questionnement auquel confronte ce type

d'entreprise. Il faut être en mesure d'y répondre soit par « La longueur des feuilles est telle parce que [*X*] » ou bien par « Il est possible de reproduire la longueur des feuilles en faisant [*X*] ».

Ces deux postures illustrent tout à fait la *dualité* du travail entrepris, qui d'une part comporte une partie purement technique, d'ingénierie, et d'autre part nécessite d'émettre des hypothèses fortes permettant de rendre compte de la réalité, avec un souci de véracité.

Ici, **l'étude réalisée prend ses racines dans la vision selon laquelle la morphogénèse de l'individu peut être assimilée à un système auto-organisé.** Cette hypothèse repose sur un *corpus* de données expérimentales suggérant que le développement architectural pourrait être au moins partiellement régulé *par* l'architecture. Ainsi la longueur des pseudotiges pourrait en partie contrôler la détermination de la longueur des feuilles qui se développent dans ces pseudotiges, et la longueur des feuilles ainsi créées pourrait affecter le rythme auquel sont émises de nouvelles talles. Cette hypothèse a été formalisée, modélisée et implémentée dans un modèle de simulation de la morphogénèse aérienne du ray-grass, qui a été nommé L-oliaom. Le comportement de ce simulateur à été analysé afin d'évaluer l'utilité technique du concept d'auto-organisation, ainsi que la plausibilité de processus auto-régulés dans le monde réel.

D'un point de vue épistémologique il s'agit d'une démarche singulière, qui se démarque de l'approche expérimentale conventionnelle. Cette dernière consiste à analyser le fonctionnement des systèmes réels. Ici il s'agit, sur la base des objectifs de simulation et à partir d'hypothèses, de tenter de *recréer* le réel. Or il est évidemment impossible de véritablement récréer le réel sans être exhaustif…ce qui n'est pourtant pas envisageable pour tout être qui n'est pas le démon de Laplace. En conséquence, la reproduction d'une *fraction* du réel repose sur une multitude de sélections et de choix, à partir d'un critère de pertinence. **Contrairement donc au questionnement direct de l'existant, qui repose sur une démarche de déconstruction, la genèse d'un simulateur procède d'une démarche de construction *ex-nihilo*, et est donc le résultat d'une trajectoire intellectuelle subjective,** qui doit pourtant être justifiée. La structure de ce document tient compte de ce constat.

- Le premier chapitre est ainsi consacré à la restitution de la **PROBLEMATIQUE**, c'est-à-dire de l'ensemble du cheminement intellectuel i) qui a motivé la création d'un simulateur, ii) qui a présidé aux choix des techniques utilisées et iii) qui explique le choix des hypothèses employées et en particulier pourquoi le principe d'auto-régulation a pu sembler pertinent. De cette problématique découlent les **OBJECTIFS** de l'étude.

- Ces objectifs, tout comme ils ont conditionné les travaux, conditionnent les chapitres suivants. Tout d'abord, l'hypothèse d'auto-régulation de la morphogénèse foliaire ayant pris un rôle central, une **EXPERIMENTATION** permettant de vérifier et d'approfondir notre compréhension du rôle morphogénétique de la pseudotige a été entreprise. Cette expérimentation est relatée dans le second chapitre.

- Le troisième chapitre est consacré à la description de l'étape de **MODELISATION**, c'est-à-dire à la description de la structure et du fonctionnement du simulateur créé, ainsi qu'à l'étude exploratoire de son comportement.

- Le quatrième chapitre est dédié à la restitution de quelques exemples d'**APPLICATIONS** illustratives de l'intérêt du simulateur créé, permettant ainsi de

montrer en quoi il répond aux objectifs énoncés, dans le cadre de la problématique dégagée.

- Enfin la **DISCUSSION GENERALE** réalise une synthèse des apports de ce travail dans une perspective scientifique, desquels émergent les **PROPOSITIONS** qui font l'objet de cette thèse.

I. PROBLEMATIQUE

A) CONTEXTE

1) La prairie multifonctionnelle et multidimensionnelle

Dans la langue française, au même titre que le vocable « forêt », **le terme « prairie » recouvre une grande variété de réalités écologiques**. La définition la plus englobante de cet écosystème est d'ordre géographique, énoncée comme une « formation végétale dense essentiellement constituée de plantes herbeuses » (Rochel, 2009 ; TLFI). Cette acception désigne de fait un écosystème quasi-ubiquiste ; ces formations sont ainsi caractéristiques de nombreux biomes, comme par exemple les grandes prairies naturelles nord-américaines, la pampa, des steppes d'Asie centrale ou des savanes africaines (fig. I.1).

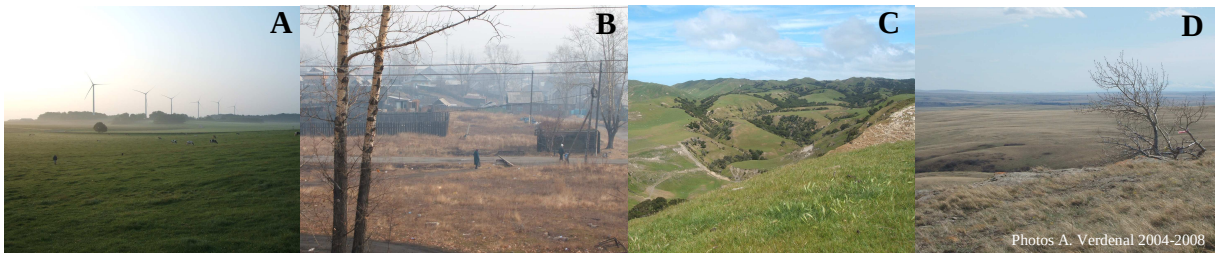


Figure I.1. Echantillon de l'unité et de la diversité écologique et géographique des prairies : A) prairie permanente de pâturage bovin en France, B) steppe sibérienne, C) étendues de pâturage ovin en Nouvelle-Zélande et D) grande prairie de l'ouest canadien.

De nos jours, en Europe occidentale et notamment sur le territoire métropolitain français, le terme prairie fait référence essentiellement (prairies primaires ou climaciques exceptées) à un agrosystème, c'est-à-dire à un écosystème cultivé, ayant fait l'objet d'un processus de domestication. Cette anthropisation vise à la maîtrise spatiale et temporelle des cycles biologiques de la flore prairiale. Elle est motivée par l'exploitation d'une ressource d'importance agricole : la biomasse permettant l'alimentation des animaux polygastriques (principalement), destinés à la production de substances d'intérêt pour l'activité de l'exploitant comme la viande, le lait ou la laine. Dans ce contexte, **l'utilisation et l'entretien des prairies par l'Homme répond donc à un besoin essentiellement indirect. Ce besoin est engendré par l'interdépendance ruminant-prairie, émergée historiquement par coévolution** (McNaughton, 1984).

D'un point de vue agronomique, la prairie actuelle désigne donc plus un état de fait résultant de l'application d'un ensemble de pratiques qu'une entité physique existant spontanément (indépendamment des interventions humaines) comme un massif montagneux ou un glacier. De ce fait, la **définition agronomique de la prairie est en grande partie dictée par ses aspects fonctionnels** : elle peut être formulée comme l'ensemble des « espaces occupés par des poacées et des légumineuses, utilisés à des fins d'affouragement des herbivores et exploités sur pied ou par fauche » (Larousse Agricole, 2002).

Ces surfaces fourragères prairiales occupent, à l'échelle de l'Union Européenne (27 pays membres) au moins 30% des 160 Mha de la Surface Agricole Utile (SAU, source Eurostat/Agricultural statistics). En France, depuis 2006, cette proportion oscille entre 20% et

25% de la surface totale du territoire métropolitain (55 Mha), soit environ 40% de la SAU nationale. Deux catégories typologiques sont distinguées ; i) les prairies permanentes et ii) les prairies temporaires. Les prairies permanentes correspondent aux surfaces toujours en herbe, qui représentent 75% des surfaces prairiales en France. Les prairies temporaires, pour leur part, font l'objet d'un semis et d'un retournement périodique, inférieur à 6 ans. La sole des prairies permanentes est comparable à la sole céréalière (9 à 10 Mha) et la sole en prairies temporaires à la sole en oléagineux (de 2 à 3 Mha). D'un point de vue agronomique elles occupent la première place des cultures fourragères, loin devant leur alternative, le maïs ensilage (moins de 1,5 Mha). Elles assurent la plus grande partie de la ration alimentaire des cheptels (fig. I.2 , source Agreste ; Pant *et al.*, 2004).

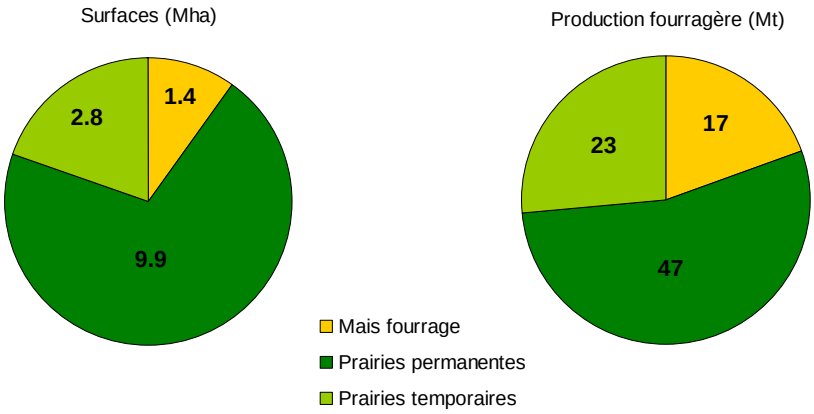


Figure I.2. Ventilation des surfaces allouées aux principales cultures fourragères et de leur production, en France (source Agreste, moyenne des années 2006 à 2008).

Très répandues de par leur faible coût de revient, les prairies sont en concurrence avec des modes d'occupation des sols basés sur les cultures annuelles, génératrices de marges élevées. Les surfaces en herbe ont ainsi fortement diminuées entre les années 1970 et 2000 mais tendent à se stabiliser depuis, en réponse aux variations des marchés des matières premières et des politiques agricoles. **Ainsi, l'avènement récent du concept de multifonctionnalité agricole (émergé lors du Sommet de la Terre de Rio de Janeiro de 1992) qui théorise la jointure de la production de matières premières et de biens publics comme étant une caractéristique intrinsèque de l'activité agricole, a induit un tournant dans la perception et dans l'étude des prairies** (Hervieu, 2002). Les prairies ont en effet été appréhendées comme particulièrement bien insérées dans, voire emblématiques de, ce nouveau paradigme politique, du fait des aménités liées à leur exploitation. Leur impact environnemental, notamment, a été considéré comme positif sur : le paysage, la rétention d'éléments polluants, la lutte contre l'érosion du sol, la séquestration du dioxyde de carbone (hors toundra les prairies mondiales représenteraient 15% du stock total de carbone organique ; Tate et Ross, 1997) ou encore le maintien de la biodiversité. La loi d'orientation agricole de 1999 et la reforme de la Politique Agricole Commune (PAC) de l'Union Européenne (2003-2004) promeuvent la culture de surfaces en herbe par la mise en place de politiques publiques d'incitation (second pilier, CTE-CAD, primes à l'herbe PHAE). Ces dernières tentent de valoriser financièrement la production des externalités positives, dont le marché défaille à assurer la rémunération du fait de leur nature de biens collectifs, non-exclusifs (Le Goffe, 2003). D'autres mesures sont révélatrices de cette perception positive de l'impact des surfaces en herbe, comme l'obligation réglementaire de constituer des bandes enherbées dans le cadre des bonnes pratiques agricoles (3% de la Surface en Céréales, Oléagineux, Protéagineux, en bordure des cours d'eau prioritairement). Si ce dernier fait résulte de la capacité de l'écosystème prairial en tant que tel à assumer un rôle tampon positif, il est cependant important

de relever que **les aménités évoquées sont autant le fait de la *culture* des prairies, dans les conditions particulières dans lesquelles elle est réalisée, que le fait des *prairies* en elles-mêmes.**

Les agrosystèmes prairiaux différent en effet des cultures de vente, en partie par les propriétés écologiques des espèces végétales concernées (plantes pérennes), mais surtout de par les pratiques culturales auxquelles ils sont associés, caractérisées notamment par :
- le maintien de peuplements à forte hétérogénéité inter- et intra-spécifique (variétés synthétiques allogames), sur plusieurs cycles annuels
- le prélèvement non létal d'une partie de l'appareil aérien végétatif des plantes
- une perturbation faible de l'écosystème (travail du sol rare par exemple). Le recours peu fréquent au labour permet en particulier d'éviter la libération massive de nitrates et les flux de lixiviation vers les aquifères (Cameron et Wild, 1984)
- l'utilisation limitée d'intrants chimiques, y compris en comparaison d'autres cultures fourragères comme le maïs ensilage (Poiret, 1999)

Ces conditions spécifiques d'anthropisation sont à l'origine des aménités produites. Au final, la promotion de la prairie porte ainsi plus sur l'élevage à l'herbe, que sur la prairie en tant qu'écosystème. **Dans sa perception sociétale comme dans sa définition, l'écosystème prairial fourrager fait donc l'objet d'une fusion d'ordre sémantique,** sous le vocable prairie, de sa nature écologique et du système cultural associé. Cette nuance est d'importance puisqu'elle induit la relativité de cette perception sociétale, qui a varié dans d'autres contextes historiques ou socio-economiques. Deux exemples, s'ils peuvent paraître anecdotiques, sont néanmoins représentatifs de cette relativité :

1) Tout comme dans le cas des cultures de vente, l'intensification de l'exploitation prairiale peut mener à des problèmes environnementaux spécifiques. Ils sont liés en particulier à la relative inefficience de l'utilisation de l'azote des fourrages par les ruminants, qui conduit à de fortes pertes de cet élément (Grignani *et al.*, 2002). La Nouvelle-Zélande, par exemple, dont le territoire est très intensément consacré à l'élevage à l'herbe, est confrontée à des problèmes de qualité des eaux du fait des flux d'azote produits par les « urine patches » (Lilienthal *et al.*, 2007).

2) Au XIXième siècle, Karl Marx (1867) tenait la mise en prairie de terres arables d'Angleterre au XVIième siecle, reconversion visant à fournir de la laine aux manufactures de Flandres, comme un des premiers fondements du régime capitaliste. Cette modification structurelle des systèmes agricoles, permettant une plus grande profitabilité que des cultures de vente exigeant beaucoup de main d'œuvre, aurait été responsable de la création de grandes masses démographiques « prolétaires » :

> « […] *la nouvelle [noblesse], fille de son époque, regardait l'argent comme la puissance des puissances. Transformation des terres arables en pâturages, tel fut son cri de guerre* ».

Les rois Henri VII et Henri VIII auraient été amenés à légiférer pour contrecarrer les effets de cette mise en prairie du territoire, suite à l'exode rural qui s'en est suivi.

En première analyse, **il ressort donc que la prairie en tant que système cultural est de première importance agronomique, économique et environnementale**. Elle doit être approchée comme un système multidimensionnel, combinant i) des aspects purement écologiques ii) des fonctions spécifiques de par son insertion dans les activités humaines et iii) des impacts

sur la société et l'environnement du fait des pratiques qui sont associées à son exploitation. Cette pluralité de rôle à laquelle tout tentative d'étude renvoie systématiquement, peut être résumée sous la forme du triptyque :

Prairie

Nature (essence) - Fonction (dessein) - Impact

2) Un axe important pour la compréhension de la variation de la valeur d'usage agricole des prairies : la structure du couvert végétal, et donc la morphogénèse individuelle

L'étude agronomique des prairies vise essentiellement à l'optimisation de leur capacité à répondre aux besoins agricoles et environnementaux, c'est-à-dire **à la compréhension et au contrôle des déterminants de la création de leur valeur d'usage**. Les prairies sont exploitées parce qu'elles mettent une ressource fourragère à disposition (Smit *et al*., 2008). Cette ressource conditionne partiellement la valeur des produits animaux engendrés (gain de masse ; Thénard *et al*., 2006 ; qualité sensorielle des produits ; Coulon et Priolo, 2002). Smit *et al*. (2008) ont ainsi mis en évidence une correspondance forte entre la distribution spatiale de la productivité des prairies et la distribution spatiale de la productivité des systèmes de production laitière (fig. I.3). Bien qu'un lien de causalité uniquement direct soit éminemment discutable ici (puisque productivité des prairies et performance pourraient par exemple tous deux être le résultat d'une technicité ou d'une intensification forte), ce fait reste pour le moins révélateur de l'importance de la dimension productive de l'agrosystème prairial dans l'établissement de sa valeur d'usage.

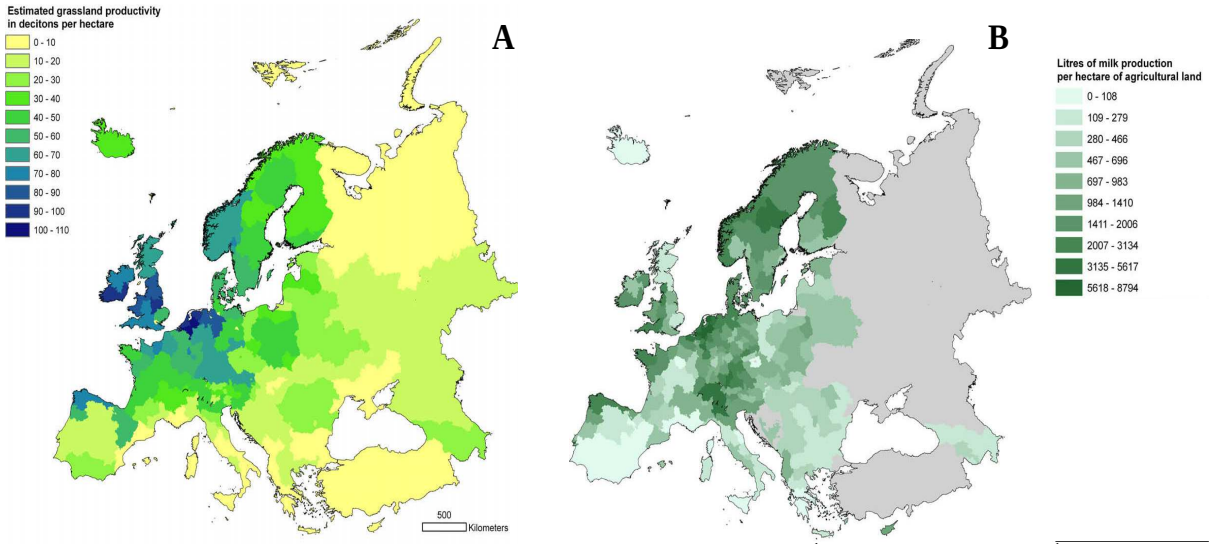


Figure I.3. Distribution spatiale des productivités A) des prairies (dt.ha^{-1}) et B) laitières (l.ha^{-1}) en Europe, d'après Smit et al. (2008).

La valeur d'usage agricole des prairies dépend donc de l'adéquation entre des besoins d'ordre zootechnique et les caractéristiques de la biomasse récoltée, d'un point de vue quantitatif et

qualitatif. Ceci explique que les efforts de sélection génétique ont - historiquement - principalement porté sur des propriétés comme le rendement en fauche, la composition biochimique de la biomasse, le maintien la qualité en pâture ou la résistance à des maladies comme la rouille (Barre *et al.*, 2006). De même les interventions agronomiques comme la fertilisation, la récolte (fauche, pâturage), le stockage et la conservation (foin, ensilage, enrubannage) visent à assurer la distribution continue d'un fourrage de qualité optimale au cheptel, à partir d'une ressource dont la production est essentiellement irrégulière dans le temps et non nécessairement synchrone avec les rythmes biologiques des animaux (Barrett et *al.*, 2004).

La valeur d'usage découle donc de la multitude de facteurs affectant la disponibilité et la composition biochimique de la biomasse récoltée (Cruz *et al*., 2003) : flore en présence, conditions pédo-climatiques, mode de conduite, etc. Les mécanismes pilotant les relations d'interdépendance entre ces facteurs et la création de la valeur d'usage ne sont pas totalement élucidés du fait de la complexité du système. **Un de ces facteurs** en particulier a été étudié plus tardivement et semble moins maitrisé du fait de son degré d'évidence moindre, mais **occupe** néanmoins **une position centrale dans l'établissement de la valeur d'usage : la structure du couvert** (Duru *et al*., 2001). La structure d'un couvert peut être définie comme le principe d'organisation, l'agencement, des items végétaux qui le composent.

Si deux étapes intervenant dans la création de la valeur d'usage sont discriminées :

i) Production primaire (« net herbage accumulation »): Création et mise à disposition d'une valeur d'usage potentielle lorsque la biomasse est générée au champ.

ii) Prélèvement (« efficiency of herbage utilization » ; Lemaire et Agnusdei, 2000) : Réalisation du potentiel au moment de la récolte.

Alors il apparaît qu'elles sont toutes deux sous l'influence, voire sous la dépendance, des modalités de l'organisation spatiale de la biomasse (Duru *et al.*, 2001).

<u>Phase 1 : Production primaire</u>

La production herbagère, pour son analyse, peut être réduite en des flux de masse et d'énergie au niveau de la parcelle. Principalement due à la croissance (gain pondéral) foliaire en phase végétative, elle dépend de deux processus interagissant (Lemaire et Agnusdei, 2000) ; la production d'assimilats par photosynthèse grâce à l'interception de l'énergie lumineuse, puis l'utilisation des ces assimilats par les méristèmes aériens pour la production de nouvelles cellules (lorsque les besoins en azote, notamment, sont satisfaits). La dimension trophique apparait donc logiquement comme un facteur capital pour la productivité primaire.

L'équilibre trophique repose sur l'économie du carbone dans le couvert (Sheehy *et al.*, 1979), c'est-à-dire la capacité des producteurs, les sources, à répondre aux besoins des consommateurs, les puits. L'énergie lumineuse est la ressource la plus critique dans la détermination de la force des sources. Dans des conditions d'irradiance données, il s'ensuit que l'efficience du couvert pour l'interception lumineuse et l'efficience d'utilisation (conversion) de cette énergie en assimilats conditionnent la capacité de croissance.

Barrett *et al.* (2005) ont ainsi proposé un modèle de prédiction de la productivité des prairies de ray-grass qui repose sur ces paramètres (Light Use Efficiency et indice foliaire ; fig. I.4). Tel que cela a été pris en compte, un élément essentiel de la quantification de l'interception de l'énergie lumineuse dans le couvert est l'indice foliaire, c'est-à-dire la quantité de surface foliaire (par unité de surface de sol) contenue dans le couvert.

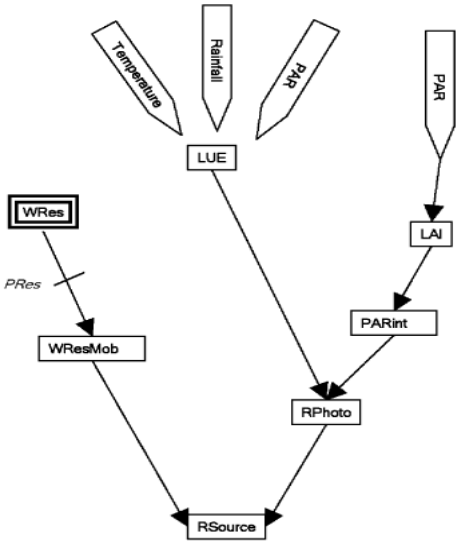


Figure I.4. Digramme de modélisation de la production d'assimilats carbonés par les sources (feuilles) dans le modèle de productivité des prairies GrazGro de Barrett et al. (2004). La production d'assimilats (RSource) dépend des réserves mobilisées (WResMob) et de la photosynthèse (RPhoto). La photosynthèse dépend de la quantité d'énergie interceptée (PARint) et de l'efficience d'utilisation de cette énergie (LUE). L'interception de l'énergie lumineuse est elle-même dépendante de l'indice foliaire (LAI). Selon cette approche, il est possible de calculer une production d'assimilats à partir de variables d'entrée que sont l'énergie reçue par le couvert (PAR), la température et les précipitations.

Il a été démontré depuis les années 1950 que l'atténuation du rayonnement dans les couverts végétaux, du fait de l'interception réalisée par les phytoéléments, peut être modélisée mathématiquement à partir de l'indice foliaire, selon des lois du type de celle de Beer-Lambert, sous la forme (Monsi et Saeki, 1953 ; Varlet-Grancher *et al.*, 1982 ; Hirose, 2005):

$$I=Io(e^{-kl})$$

Avec Io et I l'irradiance (Wm^{-2}_{sol}) au dessus et dans le couvert respectivement, pour l'indice foliaire cumulé l. k correspond au coefficient d'extinction (lequel dépend des propriétés structurales du couvert ; orientation des éléments, etc.).

Il ne s'agit dans ce cas que d'une approximation. Pour atteindre un degré de précision supérieur, la structuration spatiale de cette surface doit être prise en compte. En effet, les propriétés géométriques des phytoéléments vont conditionner l'efficience d'interception de la lumière, tel que souligné par Monteith (1965) lors de la publication de la loi qui porte son nom :

« The distribution of light in a crop canopy is described by the binomial expansion of an expression containing parameters for the area, geometry, and transmissivity of individual leaves. »

In fine, ces travaux de modélisation permettent de mettre en évidence, de traduire et de formaliser mathématiquement le fait que **la structure du couvert dicte les conditions de l'interception lumineuse (Monsi et Saeki, 1953). Il s'agit donc d'un régulateur fort de la production herbagère.**

Par ailleurs, il doit être souligné que la structure du couvert influe de manière plus indirecte sur d'autres dynamiques physiologiques intervenant dans le processus de production de biomasse. En effet, par son effet sur les conditions bioclimatologiques (p.ex. vitesse du vent, transferts thermiques) la structure du couvert influence l'évapotranspiration notamment (Levia, 2008). Ces variations du microclimat et du phylloclimat (Chelle *et al.*, 2005) sont également à même de faire

varier la distribution spatiale des éléments biochimiques important pour l'alimentation animale (azote par exemple).

Enfin, le couvert est l'arène dans laquelle se joue la compétition interinviduelle pour l'acquisition des ressources aériennes. A longue échéance, l'évolution dynamique de la structure du couvert influe sur le cadre dans lequel s'exerce cette compétition, et donc potentiellement sur la composition spécifique en orientant la sélection. Marriott et Zuazua (1996) par exemple, ont mis en évidence des modifications du rythme de tallage de plantes de ray-grass en réponse aux espèces avec lesquelles elles étaient mises en compétition (jusqu'au double du nombre de talles en culture avec le trèfle par rapport à la monoculture). Cet effet pourrait être du aux conditions d'exposition à la lumière plus ou moins favorables permises par ces voisins, et est en mesure de fortement influencer la capacité de survie de la plante, en particulier sous contrainte de défoliation. En conclusion, l'importance de la structure du couvert a ainsi été résumée par Monsi *et al*. (1973) :

"The morphological features as characterized by geometrical structure (or architecture) of plant canopies have a great influence upon the processes of action and reaction between plants and their environment through the modification and interception of fluxes of radiation, heat, carbon dioxide, etc. Consequently it is obvious that the canopy structure as well as the physiological properties of the leaves with respect to photosynthesis and respiration, therefore, can play an important role in the competition between plants".

La structure du couvert peut donc être considérée comme un déterminant de la productivité primaire (Sugiyama *et al*., 1985) en sa qualité de variable agronomique, au même titre que la texture ou la structure du sol par exemple.

<u>Phase 2 : prélèvement</u>

Au delà de l'influence de la structure du couvert sur la production de biomasse, phénomène général pour l'ensemble des cultures, il apparaît que les propriétés de la biomasse *récoltée*, dans le cas cette fois spécifique des prairies, répondent fortement à la structure du couvert. Ce phénomène résulte des techniques de récolte appliquées aux prairies.

En effet, **la sélectivité des modes de prélèvement mis en œuvre dans la prairie repose sur un critère spatial** (strictement pour la fauche, associé dans un premier temps à un choix subjectif des animaux dans le cas du pâturage puis strictement lors du prélèvement de la bouchée). **En conséquence, la distribution spatiale de la biomasse - i.e. la structure du couvert - va déterminer les propriétés quantitatives et qualitatives du prélèvement.** En effet, la distribution des éléments biochimiques assimilables par les animaux au sein du couvert est très hétérogène, dépendante des propriétés des organes aériens des plantes, comme leur teneur en azote ou en sucre, leur teneur en fibre, leur digestibilité. Les déterminants principaux des ces paramètres (hors variabilité génétique) sont la nature des organes (gaines, limbe, tige) et leur âge (Duru et Ducrocq, 2000 ; Groot et Lantinga, 2004 ; Wilman, 2004 ; Semmartin et Claudio, 2006). De nombreuses études démontrent ainsi l'influence de l'interaction entre la structure du couvert et les propriétés du prélèvement dans la détermination de sa valeur d'usage, qu'il s'agisse de fauche (Rhodes and Mee, 1980) ou de pâturage. Ainsi, des modifications quantitatives de la production laitière par des vaches (Smit *et al.*, 2005 ; Flores Lesama *et al*., 2006) ont été mises en évidence après pâturage de cultivars de ray-grass différents, alors même que la biomasse totale ingérée et les caractéristiques biochimiques des cultivars étaient comparables (teneur en azote, digestibilité). Selon les auteurs de ces études, la proportion des gaines dans la ration alimentaire

puisée par les animaux dans le couvert expliquerait cette différence. Cette proportion dépendrait de la hauteur du couvert ; plus le couvert est bas, plus les animaux collectent une proportion importante de gaines (situées dans les strates du couvert les plus proches du sol). La hauteur du couvert est également tenue responsable des différences de production et de qualité laitière mesurées lorsque des animaux pâturent des mélanges de ray-grass et de trèfle, par rapport à des cultures pures (Ribeiro Filho, 2005). Certains de ces résultats pourraient également être expliqués par des différences de préhensibilité du fourrage. La facilité de préhension des items végétaux est en effet un déterminant important de la capacité d'ingestion des animaux, *via* son impact sur les caractéristiques de la prise alimentaire (dimensions, masse des bouchées par exemple). Prache et Peyraud (1997) ont ainsi souligné que cette préhensibilité est sous la dépendance de caractéristiques structurales du couvert, comme sa masse volumique, sa hauteur ou la présence de « barrières » comme les pseudotiges. Enfin Barre *et al.* (2006) ont démontré que l'ingestion, chez les vaches laitières, est significativement influencée par la longueur des limbes foliaires.

Des efforts de sélection ont été déployés sur des paramètres morphologiques, en particulier la longueur des feuilles (Ghesquière *et al*., 1994), dans le but d'améliorer la valeur d'usage agricole des prairies. Des idéotypes peuvent ainsi être associées aux différentes méthodes de gestion : des morphotypes à longues feuilles sont plus productives en cas de coupes peu fréquentes alors que des plantes avec un grand nombre de petites talles et feuilles sont plus performantes en cas de coupes fréquentes (Horst *et al*., 1978 ; Hasard et Ghesquière, 1997). La structure du couvert doit donc correspondre au mode de conduite de la prairie, comme résumé par Duru *et al.* (2001) :

« *Gérer un pâturage c'est choisir entre une hauteur élevée qui maximise l'ingestion à court terme et une hauteur faible qui améliore la digestibilité mais risque de pénaliser la croissance* ».

Ces mêmes auteurs vont même plus loin en considérant que la modification de la structure du couvert par pâturage est un outils permettant de moduler sa valeur d'usage au sens large :

« Le pâturage […] est un moyen permettant de modifier la structure du couvert et les caractéristiques agronomiques correspondantes de façon à les adapter à différents usages ».

En conclusion partielle, il ressort que du fait de la spatialisation des modes de récolte appliqués aux prairies, la structure du couvert médie la valeur d'usage potentielle créée par la production primaire de biomasse. Il s'agit d'un caractère assez spécifique des prairies pour qu'il soit souligné, ceci n'étant pas le cas pour les cultures basées sur un mode de récolte fondamentalement différent, comme l'arrachage systématique (betteraves, pommes de terre).

En conclusion générale, les faits présentés dans cette section permettent d'établir que la structure du couvert prairial est un paramètre non négligeable dans l'établissement de la valeur d'usage des surfaces fourragères. Or, **la manière dont les phyto-éléments qui composent le couvert sont organisés dans l'espace est la résultante de la combinaison des déploiements des architectures individuelles** (Agnusdei, 1999 ; Casey *et al*., 1999). Un schéma synthétique des relations entre les traits morphologiques individuels et la structuration du couvert (fig. I.5) a ainsi été proposé par Lemaire, Chapman et Agnusdei (Lemaire et Chapman, 1996 ; Lemaire et Agnusdei, 2000), dans l'optique de mieux comprendre les relations entre les flux de tissus végétaux qui bouclent dans les prairies pâturées ; croissance, sénescence et consommation par les animaux.

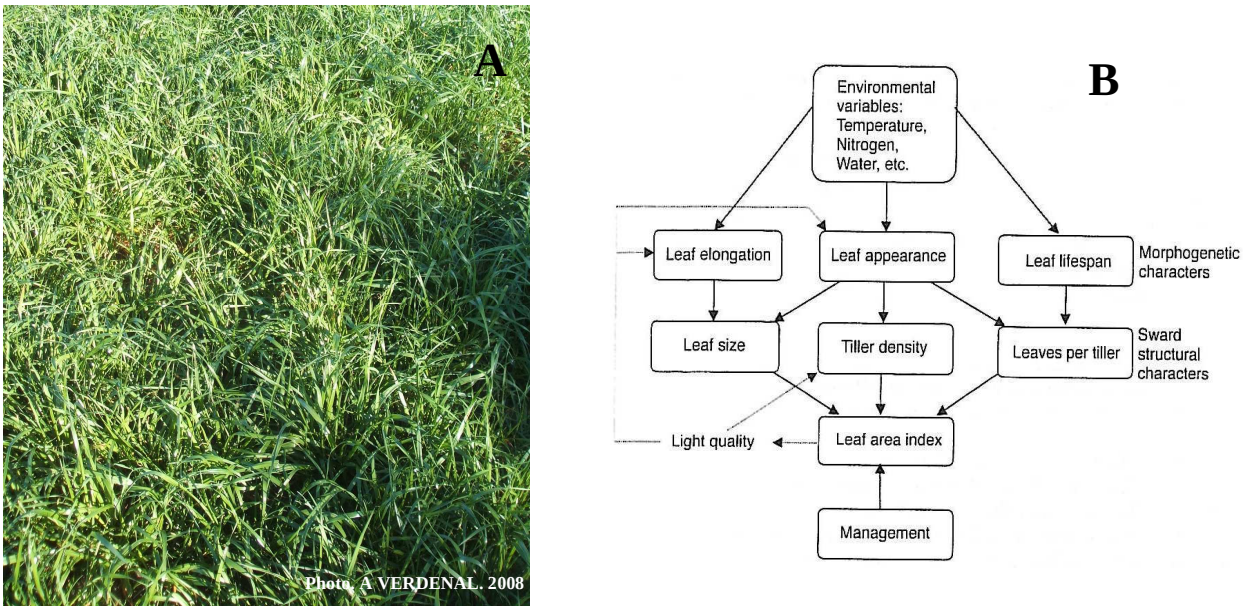


Figure I.5. A) Couvert végétal de prairie semée. B) Relations entretenues entre les variables morphogénétiques individuelles (élongation foliaire, rythme d'apparition des feuilles et durée de vie des feuilles) et les variables de structuration du couvert (nombre de feuilles par talle, densité de talles, longueur des feuilles). D'après Lemaire et Agnusdei (2000) et Lemaire et Chapman (1996).

La figure I.5 illustre le fait que **la compréhension du processus de structuration du couvert prairial, et donc de la valeur d'usage des prairies, passe par une appréhension des déterminismes de la morphogénèse aérienne des individus qui composent le peuplement.** Le ray-grass anglais étant l'espèce la plus commune dans les prairies en Europe occidentale, il apparaît comme une bonne plante modèle pour étudier la morphogénèse des graminées prairiales.

3) Morphologie et anatomie de l'appareil aérien végétatif du ray-grass anglais

Le ray-grass anglais (*Lolium perenne* L.) est la principale espèce cultivée dans les prairies des zones tempérées du fait sa facilité d'utilisation (implantation aisée, souplesse d'exploitation, bonne valeur alimentaire ; source GNIS). En France, selon le GNIS, s'agit de l'espèce la plus semée après le ray-grass d'Italie (environ 7000 t de semences par an) et très loin devant le dactyle (2700 t). Ceci fait du ray-grass anglais une plante modèle typique pour l'étude des graminées prairiales.

Le ray-grass anglais est classé dans la famille des Poacées. Il s'agit d'une plante monocotylédone pérenne, allogame, naturellement diploïde (2n=14), même si des polyploïdes ont pu être créés artificiellement par traitement à la colchicine.

Le ray-grass est une plante cespiteuse, c'est-à-dire qu'il forme des touffes végétatives formées d'agglomérats de tiges adventives ; les talles (fig. I.6). Chaque talle peut être divisée en unités fonctionnelles : à la base une couronne de racines adventives, surmontées par des entrenœuds séparés par des nœuds, portant bourgeons axillaires et feuilles. Les feuilles présentent une phyllotaxie distique. Elles-mêmes peuvent être décomposées en 3 organes ; la gaine (enroulée de manière quasi-cylindrique) dans la partie basale, le limbe dans la partie distale, séparés par le col - située environ au tiers de la longueur de la feuille - et sur lequel est insérée une membrane ; la ligule.

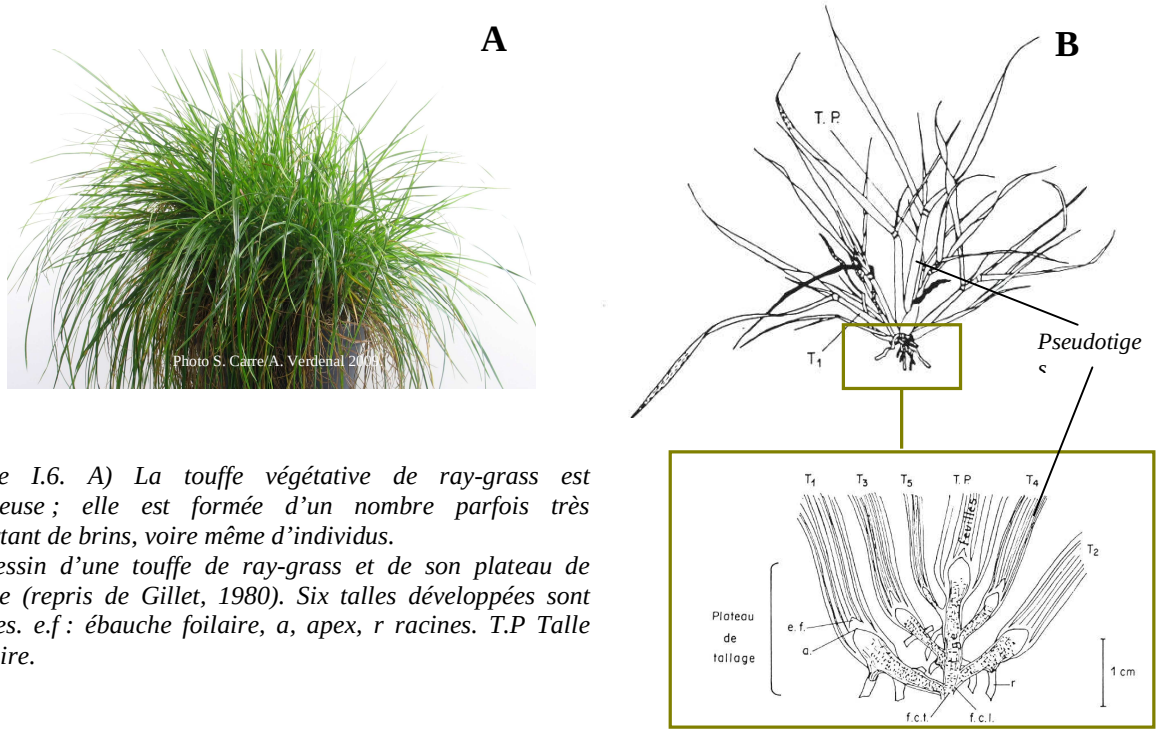


Figure I.6. A) La touffe végétative de ray-grass est cespiteuse ; elle est formée d'un nombre parfois très important de brins, voire même d'individus.
B) Dessin d'une touffe de ray-grass et de son plateau de tallage (repris de Gillet, 1980). Six talles développées sont visibles. e.f : ébauche foilaire, a, apex, r racines. T.P Talle primaire.

Les talles sont émises par des bourgeons axillaires dont un est présent à chaque nœud, à l'aisselle des feuilles. Elles peuvent être appréhendées d'un point de vue topologique comme des branches (McSteen *et al*., 2005 ; Doust, 2006). Cependant, d'un point de vue histologique les « brins » visibles et manipulables diffèrent de l'acception classique des branches puisqu'ils ne sont pas constitués à proprement parler de « tiges » (entrenoeuds portant feuilles et racines), mais de l'emboîtement gigogne des gaines des feuilles du brin. Le tube ainsi formé est qualifié de pseudotige. La tige, et donc la branche réelle, se trouve à l'extrême base du brin.

Cette configuration résulte du fait que, en phase végétative, les entrenoeuds ne s'allongent pratiquement pas, la tige reste alors très courte (<2 cm), et à la fois les bourgeons axillaires et le méristème apical sont peu déplacés de leur position initiale, restant confinés à la base des axes. Bien qu'émises de manière arborisée (fig. I.6), les talles semblent donc être solidaires, reliées par leurs bases, ce point de regroupement étant qualifié de plateau de tallage (fig. I.6).

La structure de la plante ne correspond pas à une organisation stable et permanente, il s'agit d'un équilibre dynamique résultant i) de la démographie des talles dans la touffe et ii) du turnover des feuilles dans chaque talle. En effet l'organisation de la touffe résulte de la formation, de la mortalité et du déplacement de talles qui ont la capacité à se séparer de leur talle

d'origine, dès lors qu'elles ne sont plus hétérotrophes, devenant ainsi autonomes et pouvant donner naissance à une nouvelle touffe.

Au sein de chaque talle les feuilles sont émises successivement par leur méristème apical (fig. I.7). De là elles croissent à l'intérieur du tube de la pseudotige, selon leur axe proximo-distal. Concomitamment au phénomène d'émission/sénescence des feuilles, le développement des talles à l'aisselle de chaque feuille les amène à se développer *au sein de la pseudotige*, entre la gaine de la feuille de leur rang et la gaine de la feuille de rang supérieur. De ce fait les feuilles sont constamment écartées de leurs talles mères, et souvent transpercées et détruites, lors de la croissance de la talle du nœud de rang supérieur (fig. I.7). Ce démembrement cyclique des talles, qui s'opère à un rythme similaire à celui de l'émission des feuilles, explique l'apparente stationnarité du nombre de feuille (2 à 3 matures en moyenne, 1 à 2 en croissance) observable à un instant donné sur une talle (Yang *et al*., 1998). Il n'existe donc pas de permanence structurale de la touffe, ni même des talles, ce qui n'est pas sans poser de problèmes quant à l'identification et donc au suivi « d'individus ». Seuls les méristèmes présentent une existence temporellement continue sur laquelle se reposer (De Reffye, 1988 ; Hallé, 1999).

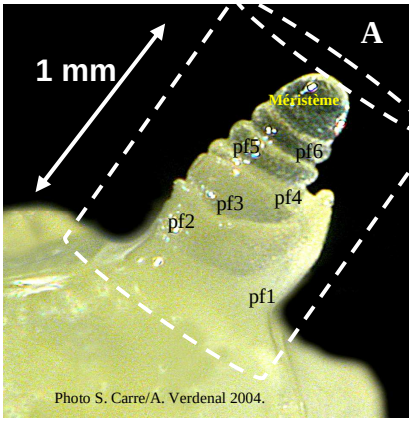


Figure I.7. A) Vue en microscopie optique d'un apex d'une talle de ray-grass. Le dôme apical (méristème), surmontant les primordia foliaires, peut être identifié. Six futures feuilles sont visibles (pf1 à pf6). Le trait en pointillés représente la position originale de la pseudotige engainante.

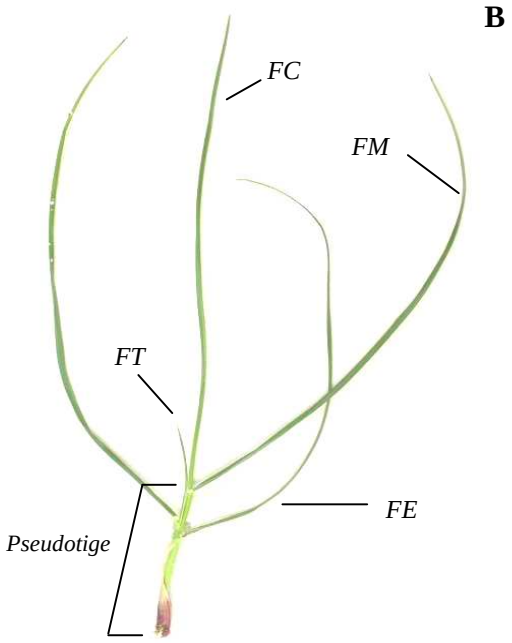


Photo S. Carre/A. Verdenal 2004.

B) Une talle de ray-grass. Sa dynamique d'évolution structurale résulte de l'émission successive des feuilles propres du brin (FC : feuille en croissance, FM : feuille mature) et de la croissance des talles (axilllaires, FT) qui écartent et détruisent les feuilles matures de rangs inferieurs. Par exemple, la feuille FE ici n'est pas une feuille propre mais la feuille engainante d'origine de la talle.

Il peut être conclu que la majeure partie de la biomasse aérienne du ray-grass au stade végétatif est d'origine foliaire. Différents niveaux d'organisation macroscopiques peuvent être distingués : les feuilles sont composées de deux organes principaux (gaine et limbe) et sont organisées en talles, lesquelles forment la touffe. A partir de ces observations, il s'agit désormais de tenter de comprendre les processus présidant à l'établissement de cet état de fait et leurs déterminismes, c'est-à-dire de comprendre la morphogénèse de la plante et son architecture.

4) Pourquoi l'architecture végétative du ray-grass, ou pourquoi et comment occuper l'espace aérien ?

Qu'est ce que l'architecture ?

Par analogie avec la l'art de la construction des édifices (dictionnaire de l'académie française) le terme « architecture » évoque communément le principe d'organisation structural d'un ensemble (source TLFI), physique ou non (*e.g*. architecture des réseaux, architecture d'un raisonnement). Dans le cadre de la biologie végétale « l'architecture des plantes » recouvre souvent la description de l'organisation tridimensionnelle de leur appareil aérien (Reinhardt et Kuhlemeier, 2002). La définition en reste cependant variable et laisse le champ libre à de multiples interprétations en fonction du contexte (Godin, 2000), le sens de ce terme en botanique ayant notamment beaucoup été influencé par les modèles architecturaux de Hallé et Oldeman (Hallé *et al*., 1978). **Pour les besoins de cette étude ce terme sera employé *lato sensu* pour désigner la manière dont la plante occupe l'espace, au sens de « combien d'espace» et de « comment l'espace» est occupé.** Toute approche des déterminismes du déploiement architectural du ray-grass passe donc d'abord par une analyse des relations spécifiques entretenues entre les plantes et l'espace.

Observation

L'architecture des être vivants résulte d'un processus de disposition de leur biomasse dans l'espace. En ce qui concerne les organismes que l'on désigne comme des végétaux, le caractère spécifiquement *animé* et surtout indéterminé (Tsukaya, 2006) de cette occupation spatiale a tellement frappé les observateurs que ce processus est à l'origine de leur nom : étymologiquement végétal dériverait de « végéter ; qui végète, qui pousse » (du latin vegetare ; croître). Dans le cas des plantes, lorsqu'il s'agit de tissus vivants végétatifs, cette biomasse présente la propriété d'occuper préférentiellement deux dimensions de l'espace à la fois, sur une faible épaisseur. Francis Hallé (1999) dans son « Eloge de la Plante », fut ainsi amené à qualifier les plantes de « grandes surfaces fixes », par opposition aux « petits volumes mobiles doués d'une grande surface interne » que seraient les animaux.

Interprétation

Interprété dans le cadre du paradigme néodarwinien, l'existence même de cet état de fait suggère que la configuration spatiale surfacique de la biomasse végétale est celle qui, parmi les variations ayant pu apparaître, a assuré avec le plus d'efficacité la perpétuation de ses déterminants (gènes et autres ; Dawkins, 1976 ; Pouteau *et al.*, 2007). Considérant la fixité des plantes, la nature autotrophique du métabolisme végétal et ses besoins en ressources aériennes, il est considéré que la sélection de **cette configuration résulte du surcroît de *valeur adaptative*** (fitness) **procuré par le façonnage évolutif de l'appareil aérien par des contraintes d'interface.** Ces contraintes porteraient principalement sur la régulation des transferts i) d'ordre énergétique (radiatif et thermique) et ii) des ressources minérales (dioxyde de carbone, oxygène, eau). Parmi ces éléments, la lumière est la ressource qui présente la disponibilité spatiale la plus déterminée. En effet le rayonnement solaire direct à un instant donné de la journée est un flux relativement homogène, constitué du déplacement de photons voyageant vers la Terre, en ligne droite et de manière isodirectionnelle. Ces propriétés font que : i) l'orientation d'un objet détermine son efficacité d'interception et que ii) tout obstacle non transparent au rayonnement à un pouvoir d'occultation ; par absorption il diminue la disponibilité locale en lumière, mais prive aussi de lumière tout le reste de la trajectoire que les photons interceptés auraient parcourus (ombre). De ce fait, la position relative des objets détermine un ordre de priorité. L'acquisition de l'énergie lumineuse directe nécessite donc des capteurs orientés, interceptant sur des lignes de trajectoires

différentes. La disposition la plus efficace dans ce cas est la surface plane. A l'inverse, l'efficacité d'échange des gaz, comme le CO_2, dont on peut considérer par approximation qu'ils sont uniformément repartis dans l'atmosphère, est relativement insensible à la configuration de la surface d'échange.

Selon cette interprétation, un des grands déterminismes de la colonisation de l'espace par l'appareil végétatif des plantes serait donc la nécessité – trophique - de générer une surface d'échange. La géométrie de cette surface, originellement, aurait plus particulièrement été conditionnée par la disponibilité spatiale de la ressource lumineuse.

La plante : surface plane, fine et orientable

La justification du besoin en une grande surface *plane* ne justifie pas nécessairement la *finesse* cette surface, sauf s'il s'agit maximiser la surface d'un volume donné. En effet, la création de surfaces fines permet de disposer de la plus grande surface possible à partir d'une quantité de biomasse minimale. Par ailleurs, les plantes ne pourraient assumer la création de tissus photosynthétiques d'épaisseur trop importante du fait de l'impossibilité des gaz comme le dioxyde de carbone de diffuser à une vitesse élevée sur de grandes distances en l'absence de moyens de convoiement (du type des érythrocytes chez les animaux). Ces lois de relations homothétiques et ce qu'elles impliquent du point de vue fonctionnel ont donné lieu à une littérature – parfois spéculative – abondante, depuis Galilée jusqu'à Gould (1977) ou Hallé (1999).

Par ailleurs, comme apporté en supplément de sa définition des plantes, Hallé (1999) souligne que si les plantes sont fixes elles ne sont pas pour autant immobiles. Il est effectivement notable que l'architecture est profondément *dynamique*, grâce aux processus de croissance et aux différents mécanismes de tropismes (photo- ; gravit- ; chemio- (racines principalement)). La surface d'échange plane que constitue l'appareil aérien des plantes est donc dynamiquement adaptable, de manière à optimiser les flux (captation en particulier) énergétiques et de matières.

Variations sur le thème de l'interface

Photo A. VERDENAL 2009

Figure I.8. Echantillon de la diversité observable des modalités d'occupation de l'espace par les végétaux.

Ces éléments pourraient expliquer les modalités primaires – communes pour les plantes – d'occupation de l'espace par la surface foliaire. **Il s'agirait d'une forme de déterminisme fondamental de l'occupation de l'espace aérien,** ayant notamment conditionné l'apparition des mégaphylles chez les végétaux supérieurs, formés selon la théorie des « télomes » de Zimmerman par la fusion d'excroissance (Piazza *et al.*, 2005). Depuis, cependant, l'architecture et en particulier la surface foliaire a constamment subit - et subit toujours - des restructurations qui ont abouti à la grande diversité des formes observables dans la nature, des aiguilles de pins aux

nénuphars (fig. I.8). La dimension fonctionnelle de l'architecture, au delà de sa nature d'interface à des fins trophiques, expliquerait cette diversité.

De la spatialisation à l'adaptation

Les modalités de l'occupation de l'espace déterminent les conditions de l'interaction avec l'environnement, et notamment l'exposition à une multitude de promoteurs ou de perturbateurs biotiques (maladie, ravageurs, compétiteurs) et abiotiques (p.ex. température, niveaux de rayonnement). Ces derniers représentent un coût ou un bénéfice pour l'individu et sont donc de nature à exercer une pression de sélection. C'est donc à dire que l'architecture d'un individu donné résulte d'un ajustement adaptatif par variation/sélection, réalisé sur le crible des conditions environnementales particulières rencontrées par ses ancêtres (Tsukaya, 2006). **Les particularités spécifiques des architectures seraient donc des déclinaisons dues à la conjugaison du déterminisme fondamental évoqué plus haut (interface/collecteur) et de la phylogénèse de l'espèce considérée.** Cette variation/sélection des caractères architecturaux peut par exemple permettre : une meilleure résistance à la dessiccation, le développement d'une stratégie reproductive particulière, la résistance à l'herbivorie ou la régulation des échanges thermiques. L'intrication est donc très forte entre la genèse évolutive de l'architecture d'une espèce de plante et sa(es) fonction(s) (*sensu* rôles). Comme l'énonçait Sullivan en 1896 :

> *"It is the pervading law of all things organic and inorganic,*
> *[…]That the life is recognizable in its expression,*
> ***That form ever follows function.*** *This is the law"*

Sullivan n'était pas biologiste mais architecte, la relation dialectique entre forme et fonction étant classique dans sa discipline (son « form follows function » a eu valeur de slogan pour toute une génération d'architectes fonctionnalistes), cette citation a donc surtout pour mérite d'illustrer le point de convergence entre architecture civile et végétale. Ce point de convergence serait la jonction de la spécification de la forme et de la fonction, selon Wang et Li. (2008). Cette analogie met en relief la nature programmatique de la dimension fonctionnelle, comme dans le cas des projets d'édifice (Woodward, 2008). Sans verser pour autant dans le finalisme, la morphogénèse individuelle apparaît donc comme étant loin de constituer un processus anodin, fortuit ou même neutre pour la physiologie de la plante. Au contraire, l'appareil aérien végétatif possède un caractère hautement téléonomique (*sensu* Monod, 1970) en cela qu'il sert – en particulier par sa fonction d'interface avec le monde extérieur (Godin et Sinoquet, 2005) – le « projet » de la plante. Si la forme sert la fonction alors elle peut être plus ou moins efficace dans l'accomplissement de cette tâche, et donc conditionner les performances du système qui l'exprime (Woodward, 2008). En tant que telle la structure de la plante va affecter :

-les performances métaboliques par la capacité d'échange. Les relations entre interception lumineuse et assimilation du carbone (donc gain pondéral) par exemple sont communément admises (pour le ray-grass, voir par exemple Akmal et Janssens, 2004.).

-l'adaptation aux contraintes biotiques et abiotiques du milieu

-et du fait des deux premiers points, la compétitivité de l'individu exprimant cette architecture.

La compétition *par* l'espace

Parmi l'ensemble des facteurs environnementaux auxquels l'architecture de la plante doit être adaptée, la compétition est un élément particulièrement prégnant. En effet, comme cela a été mentionné, les plantes doivent se spatialiser en fonction de la disponibilité des ressources dont l'appropriation est nécessaire à leur survie. Du fait de l'autotrophie des plantes, ces dernières sont en concurrence pour l'acquisition des mêmes ressources minérales et énergétiques,

essentielles : lumière, azote, eau principalement. Il ne leur est donc pas possible d'échapper à la compétition par la différentiation/substitution de leur niche écologique, comme cela est le cas dans le règne animal. Ce fait combiné à leur fixité fait de la compétition interindividuelle et entre communautés un phénomène essentiellement local (Stoll et Weiner, 2000), donc sous la dépendance de l'occupation spatiale :

> *"In no area of ecology is the role of space more fundamental than in the study of plant communities"* (Stoll et Weiner, 2000)

Du fait de l'importance de la dimension spatiale dans cette compétition, la structuration de la surface foliaire doit être non seulement efficace mais encore efficiente. Ces faits éclairent le constat d'après lequel les performances des individus sont souvent liées à leurs dimensions (Aarssen, 2005). Ces processus font par ailleurs de l'architecture un facteur d'exclusion compétitive fort. Selon ce principe, deux espèces présentant des architectures similaires devront subir et surmonter une compétition intense pour pouvoir coexister (Hardin, 1960). D'un point de vue de l'écologie des communautés, l'architecture d'une plante conditionne donc sa « sociabilité » par rapport aux autres espèces en présence et donc les associations possibles à un *régime architectural* donné. Warren et Topping (1999) ont ainsi réussi à reproduire les successions de communautés végétales sur un terrain, sur la base de la modélisation de l'occupation spatiale des individus.

Cet impact de l'architecture dans l'établissement des dynamiques populationnelles est de première importance dans le cadre de l'étude des prairies, qui ont pour caractéristique d'être composées de communautés végétales contrastées, dont l'importance relative peut affecter la valeur d'usage agricole. Les dérives de composition floristique sous l'effet de la compétition entre individus, exercée par l'intermédiaire de leurs architectures, sont un phénomène connu. Hasard et Ghesquière (1995) ont ainsi relaté une expérience tout à fait significative. Des micro-prairies ont été semées avec deux génotypes de ray-grass issu d'une sélection divergente sur la longueur de leurs feuilles, et donc caractérisées par des feuilles respectivement longues et courtes. La proportion relative des talles de ces deux génotypes a ensuite été mesurée sous différentes fréquences de fauche. Il est ressorti de cette expérimentation que les rapports de dominance entre morphotypes varient en fonction du rythme des défoliations appliquées. Ce fait est interprété comme suit : lorsque les plantes sont défoliées souvent les plantes à feuilles courtes, qui présentent un port plus prostré, conservent une surface résiduelle et des réserves importantes, ce qui leur permet une refoliation plus rapide et donc une compétitivité plus grande que les plantes à feuilles longues. En cas de défoliations moins fréquentes en revanche, les plantes à feuilles longues colonisent l'espace plus efficacement - en particulier les horizons supérieurs du couvert - et s'approprient la ressource lumineuse au détriment des plantes à feuilles courtes.

L'architecture des plantes est donc un déterminant fort de leur capacité compétitive et d'intégration dans les communautés végétales. Combinés à l'importance de l'architecture dans le processus d'adaptation aux conditions physiques du milieu (du fait de l'exposition), ces faits démontrent que le développement de tout régime architectural, s'il répond au « projet » (*sensu* Monod, 1970) de la plante, se fait en fonction des conditions caractéristiques de l'écosystème d'accueil.

Il ressort donc que **la compréhension de l'architecture d'une espèce végétale nécessite d'appréhender les compromis particuliers ayant présidé au développement évolutif de cette architecture. Ce compromis conjugue i) la nécessité de permettre les flux énergétiques et de**

matière avec le milieu, et ii) l'adaptation aux perturbations auxquelles expose la confrontation à l'espace aérien et aux compétiteurs présents dans l'écosystème.

Une pression sélective ayant pu contribuer à la genèse de l'architecture de l'appareil aérien végétatif des graminées prairiales

Dans le cas particulier des graminées prairiales, **l'interaction entre l'architecture de leur appareil aérien et les modalités d'herbivorie serait particulièrement structurante dans le processus de façonnement** (passif) **de leur morphologie**. Les spécificités de leur architecture, par comparaison à d'autres graminées telles que le blé ou le maïs, sont des caractéristiques hautement adaptatives. Ainsi, la contrainte de défoliation/piétinement par les animaux aurait évolutivement modelé la morphologie des graminées prairiales, caractérisée par un port prostré, des apex confinés à la base de la plante en phase végétative, une reproduction végétative par tallage importante, et, de manière complémentaire, un ancrage racinaire fasciculé puissant (Duru *et al.*, 2001). De nos jours l'architecture est encore un déterminant essentiel de la résistance au broutage puisque la distribution spatiale de la biomasse détermine la capacité de tolérance et/ou d'évitement du pâturage (Rotundo et Aguar, 2008). Une fois défoliée, les propriétés structurales de la plante vont conditionner la capacité de repousse. Rhodes (1971) invoque ainsi le caractère «indice foliaire résiduel après défoliation » comme un des déterminants de la capacité différentielle de refoliation - et donc du taux de croissance - entre différentes variétés de ray-grass. La sévérité du retrait des gaines influerait aussi sur la capacité de repousse du fait de leur rôle dans le stockage du carbone organique, majoritairement sous forme de fructanes (Morvan Bertrand *et al*., 1999, Lasseur *et al*., 2007). De même cet impact sur la hauteur des gaines jouerait sur les propriétés morphologiques des organes émis en repousse : longueur des feuilles, rythme d'apparition, etc. (Grant *et al*., 1981 ; Duru *et al*., 2001). La combinaison de ces réactions, de la capacité d'évitement et des réactions physiologiques de résistance (Richards, 1993 ; voir également par exemple la remobilisation d'éléments comme l'azote : Lestienne *et al*., 2006) conditionnent la survie de la plante.

En parallèle à une tentative de compréhension des processus de sélection naturelle responsables des architectures constatées aujourd'hui, **il doit également être signalé que les graminées ont fait l'objet d'une sélection « artificielle » forte de la part de l'Homme**, et ce depuis la domestication néolithique (Vaughan *et al*., 2007). Dans ce processus de sélection, l'architecture de la plante constitue un critère essentiel, bien que son importance semble plus marquée pour les espèces céréalières comme le maïs ou le blé (p. ex. facilité de récolte manuelle puis mécanique, réduction du nombre de talle et augmentation du nombre de grains par épis) que pour les espèces fourragères. L'influence de l'humain doit donc être prise en compte de façon à ne pas confondre le rôle de filtre non conscient exercé par l'environnement, de l'orientation imprimée par la sélection humaine en fonction de son intérêt propre, en particulier lorsqu'il s'agit d'analyser de manière comparative les différences interspécifiques constatées chez les graminées.

Conclusion

La question posée était : pourquoi et selon quels modalités le ray-grass occupe-t-il l'espace ?

A cette question, il peut être répondu que **le ray-grass occupe l'espace pour assurer des échanges avec son milieu. Les propriétés de la disponibilité spatiale de l'énergie lumineuse expliquent le fait que la quasi-totalité de son appareil aérien obéit à une configuration de type surfacique. La géométrie de cette surface répond à une optimisation évolutive de cette interface sous les contraintes environnementales habituellement rencontrées, la plus structurante étant la contrainte d'herbivorie.** Par ailleurs, l'architecture apparaît comme un

élément essentiel dans le fonctionnement et la compétitivité de la plante et constitue à ce titre un paramètre important dans la régulation de la composition des peuplements.

L'architecture des individus est donc **un véritable nœud** connectant les entrées (condition pédo-climatiques du milieu et actions de l'exploitant) et les sorties (valeur d'usage) de l'agrosystème prairial (fig. I.9). Cette état de fait résulte du rôle de l'espace dans les dynamiques i) d'acquisition des ressources et ii) de détermination des propriétés de la biomasse récoltée.

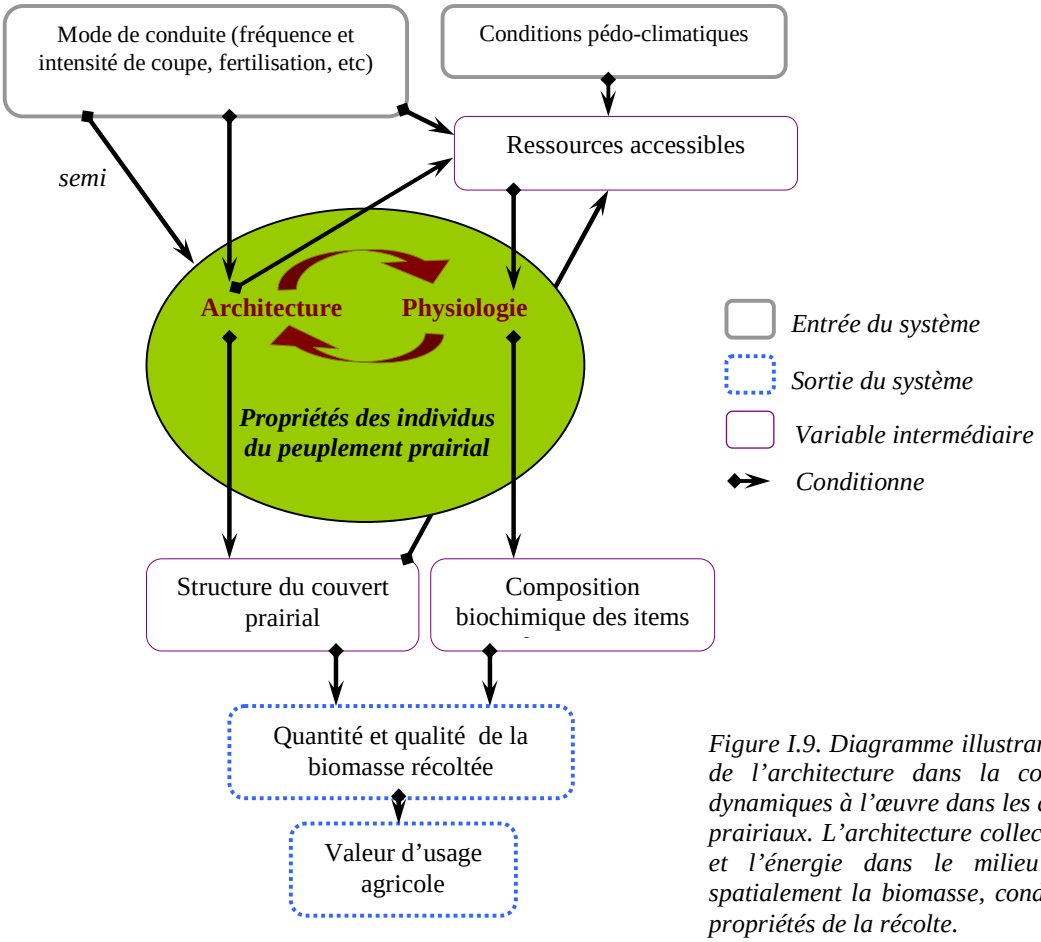


Figure I.9. Diagramme illustrant le rôle fort de l'architecture dans la connexion des dynamiques à l'œuvre dans les agrosystèmes prairiaux. L'architecture collecte la matière et l'énergie dans le milieu et dispose spatialement la biomasse, conditionnant les propriétés de la récolte.

Cette base théorique constitue un cadre de lecture et d'interprétation utile. Cependant, elle n'explique pas quels sont les processus physiques et biologiques qui pilotent effectivement le développement architectural. Leur identification est pourtant indispensable pour pouvoir envisager d'agir sur ces leviers de l'optimisation du fonctionnement des ecosystèmes prairiaux.

5) Quels sont les pilotes du déploiement architectural ?

Il a été mis en évidence que la compréhension de la création de la valeur d'usage des prairies passe par une étude des facteurs affectant le déploiement architectural. Ces derniers sont multiples et intriqués, il s'agit donc ici de faire la distinction entre ce qui pilote, qui possède donc une *orientation* (Monod, 1970), de ce qui conditionne ou régule simplement.

Morphogénèse et physique

Les études historiques des naturalistes sur la morphogénèse du vivant, et végétale en particulier, ont confronté les observateurs avec des homologies rapprochant les systèmes biologiques de la matière inanimée : arborescences de réseaux vasculaires et fluviaux, croissance dendritique, etc. (Fleury, 2007). La prévalence des certaines formes « standards » comme les jonctions triples à 120° ou le nombre limité de formes géométriques obtenables dans la nature seraient le résultat, dans une certaine mesure, de l'application de lois physiques (configuration minimale dans un champ de force, etc) à la matière, dans le cadre des propriétés intrinsèques de notre espace (Stevens, 1973 ; Wang *et al.*, 2001). Dans le même ordre d'idée, l'étude du phénomène d'auto-similarité a connu et connaît encore une résurgence forte suite aux travaux de Mandelbrot (1982) sur les fractales, notamment dans le domaine de la compréhension de l'architecture végétale (Ferraro *et al*., 2005).La morphogénèse des plantes, puisqu'elles ne sont en dernière analyse que des agrégats de matière, dépendrait donc en grande partie de lois physiques. Plus exactement, les phénomènes biologiques se reposeraient en grande partie contre les lois physiques qui définiraient le champ des possibles.

Par cette incursion la biophysique ne prétendait initialement décrire que les conditions universelles d'expression de la morphogénèse, agissant comme un modulateur, laissant la plus grande partie du contrôle de la morphogénèse à des phénomènes de nature biologique. **La physique occupe cependant une place de plus en plus explicative (Fleury, 2007) depuis l'avènement et l'application à la biologie du concept d'auto-organisation**, qui sera développé plus loin, ou de la notion d'ordre par fluctuation (Prigogine et Stengers, 1978). A ce stade, il s'agit de souligner que le développement architectural, même si cela peut paraître évident, est conditionné par le monde purement physique. Cependant, même si celui-ci conditionne la morphogénèse, il est universel et ne peut donc être considéré comme responsable de la création de *régimes* architecturaux contrastés.

Comment mesurer l'architecture ?

Pour comprendre les pilotes de l'architecture, comme il est d'usage dans le cadre de la démarche hypothético-déductive, l'action la plus logique consiste à étudier quels facteurs la font effectivement varier. Sur cette base il est théoriquement possible de progressivement circonscrire les déterminismes d'un phénomène. A cette fin il est cependant nécessaire de pouvoir constater une variation architecturale, afin de caractériser la réponse au facteur testé. Cette étape doit elle-même reposer sur des mesures. Il s'agit là d'une première difficulté à laquelle toute tentative de compréhension des pilotes de l'architecture est confrontée. En effet, passée la description globale de la forme de la plante, **l'architecture est en soit un état de fait, qui**, comme cela a été décrit précédemment, ne désigne qu'une vision subjective de l'occupation spatiale, laquelle **n'est pas mesurable objectivement de façon directe**.

L'architecture réduite

Une solution analytique peut être appliquée à ce problème. Cette dernière consiste à identifier des caractères dont on considère que la combinaison est responsable de l'organisation spatiale de la plante. **L'architecture, à un instant donné, est effectivement une propriété géométrique composite résultant de la combinaison d'une multitude de paramètres** comme la longueur des feuilles, le nombre de feuilles, le nombre de branches ou l'angle d'insertion des feuilles et des branches. Sur la base de cette décomposition réductionniste, une démarche de compréhension des pilotes du déploiement de l'architecture peut reposer sur la recherche des facteurs affectant ces caractères morphologiques, ou d'importance architecturale. Le choix des déterminants putatifs repose lui même souvent sur l'évaluation de l'effet des facteurs de manière subjective par la

détection d'une modification de la forme globale de la plante. Si cette démarche descriptive a une puissance explicative assez faible, elle est néanmoins opérante, en particulier dans le cas d'applications agronomiques (sélection, amélioration). De ce fait, la réaction de caractères comme le nombre de talles ou l'élongation foliaire pour les graminées, à des facteurs comme la fertilisation, l'état hydrique ou la température, a souvent été mesurée (Van Loo *et al*., 1992 ; Bahmani *et al*., 2000 ; Berone *et al*., 2007).

Une approche parallèle, ou souvent complémentaire, consiste à rechercher les contrôles des mécanismes sous jacents, considérés comme responsables des différences architecturales constatées : les processus les plus étudiés (Wang et Li, 2008) étant notamment la phyllotaxie (arrangement des feuilles), la régulation de l'apparition des branches, la formation des feuilles, l'initiation florale, et plus largement les déterminismes cellulaires de la morphogénèse (Reinhardt et Kuhlemeier, 2002). Ces recherches plus mécanistes ont conduit à progressivement se rapprocher de l'échelle méristèmatique comme étant le lieu et le moment (ontogénique) auquel les déterminants s'expriment (Wang et Li, 2008). De nombreuses recherches ont ainsi eu pour objectif de caractériser l'impact des variations génétiques, hormonales (Barbier *et al*., 2006 ; Smith *et al*., 2006 ; fig. I.10), ou plus récemment biomécaniques (Hamant *et al*., 2008) sur les propriétés des organes émis par les méristèmes.

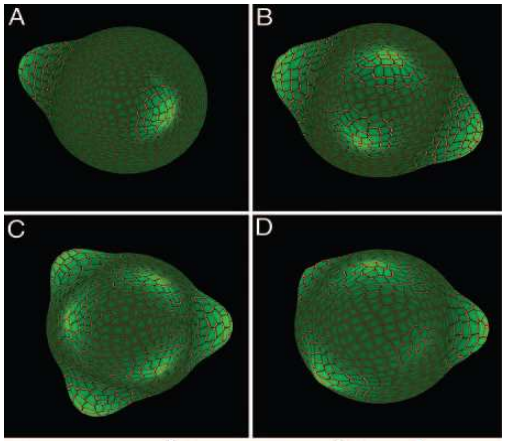


Figure I.10. Modélisation d'arrangements phyllotactiques contrastés obtenus par variation du comportement des transporteurs d'auxine dans le méristème apical, par Smith et al. (2006).

L'étude de ces mécanismes fondamentaux vise plutôt à la compréhension des variations des *régimes* architecturaux, au sens des différences interspécifiques en particulier, comme l'indique le fait que le choix de ces mécanismes correspond à des critères de différenciation et de classification taxonomique (arrangement des feuilles, topologie). A l'inverse la recherche des déterminants et régulateurs des « caractères » architecturaux consiste plutôt en une étude de la *plasticité*, ou alors de la variabilité intraspécifique. Cette réalité correspond à l'idée générale d'une détermination mécaniste de type génétique, et d'une modulation plastique de nature plus écophysiologique (mais pas uniquement ; Wang et Li, 2008), souvent résumée par la formule : « phenotype=genotype+envirronnement(+interactions)».

<u>Quels contrôles pour l'architecture ? La composante génétique</u>

Selon Rheinhardt et Kuhlemeier (2002) :

> *« Plant architecture is species specific, indicating that it is under strict genetic control ».*

L'argument peut paraitre quelque peu spécieux voire tautologique *a priori*, puisque comme les auteurs le soulignent eux même plus loin l'architecture a justement longtemps constitué le seul

critère sur lequel reposait la classification de type Linéenne (Wang et Li., 2008). Il est malgré tout indéniable que les progrès de la biologie moléculaire ont depuis souvent confirmé que les différences architecturales « spécifiques » sont en effet associées à des différences de séquences génomiques.

Cependant, **ce qui est véritablement remarquable et constitue le cœur de cette assertion**, **c'est** plutôt **la similitude et la constance de l'organisation structurale générale** - à la plasticité phénotypique prés - **d'individus**, même placés dans des conditions très différentes, **qui ne partagent *que* leur patrimoine génétique et leur état initial** (sous forme de graine, clone, bouture). Ce constat dépasse d'ailleurs le cadre de l'architecture végétale. Ainsi, cette stabilité organisationnelle spécifique, de même que la capacité des être vivants à entretenir cette organisation malgré les déséquilibres auxquels leur organisme est confronté, comme le renouvellement perpétuel de leurs constituants (Morin, 1993), a paru tellement fondamentale à Monod (1970) qu'il a été amené à percevoir cette « invariance reproductive » comme une des propriétés même du vivant. **Historiquement cette analyse a donc, l'étude de l'architecture n'y échappe pas, fait place à l'idée d'un déterminisme génétique absolu.** Le patrimoine génétique serait vecteur des déterminants d'une forme primordiale de l'architecture spécifique, qu'elle soit qualifié « d'essence » au sens antique du terme, rapprochée du concept d'archétype forgé par Goethe (Urpflanz ; voir à ce sujet Pouteau *et al*., 2007) ou à la « norme structurale » de Monod (1970). Cette perception, sous l'égide des principes d'inspiration mendélienne d'association gène-caractère (qu'elle qu'ait été la complication progressive de la notion même de gène mendélien ; portion d'ADN, réseau de portion, associé à l'épigénètique) a donc donné lieu à la recherche des déterminants génétiques des mécanismes de la morphogénèse.

Ces travaux, à base par exemple de recherches de QTL (Quantitative Traits Loci, *i.e*. zones du génome pouvant être statistiquement associées à des caractères ; fig. I.12) ou d'analyses de mutants, ont donné lieu à l'identification de nombreux réseaux de régulation génétiques pour les traits architecturaux, souvent associés à la biosynthèse des hormones (auxine, cytokinine, gibbérellines, acide abscissique, ethylène en particulier) qu'il s'agisse de plantes modèles comme arabidopsis ou de plantes plus proches du ray-grass comme le maïs (Langdale, 2005 ; McSteen et Leyser, 2005 ; Doust, 2006 ; Wang and Li, 2008, McSteen, 2009). Des gènes ont ainsi été associés à de nombreux caractères architecturaux comme les angles des branches et d'insertion des feuilles chez le riz par exemple (Wang et Li, 2008).

Dans le cas particulier des graminées prairiales, les caractères morphologiques critiques, comme la longueur des feuilles ou le nombre de talles par plante, répondent fortement à la variabilité génétique (Ghesquiere *et al*., 1994 ; Bahmani *et al*., 2000 ; Smit *et al*., 2002 ; Yamada *et al*., 2004 ; fig. I.11).

Figure I.11. Illustration de la variabilité génétique interspécifique de l'appareil aérien de graminées prairiales. De gauche à droite : ray-grass anglais gazonnant, ray-grass anglais, dactyle (Dactylis glomerata L.) et fétuque (Festuca arundinacea S.). Des caractères comme le nombre de talles, la longueur de feuilles et leur géométrie sont très variables.

A ce jour toutefois, les études génétiques portent encore plus sur l'ingénierie de méthodologies utiles à la sélection (comme les marqueurs), qu'à l'identification des facteurs génétiques déterminant ou régulant le développement architectural.

Un bon exemple cependant de recherche de déterminismes génétiques concerne la longueur foliaire, trait d'importance agronomique. La longueur foliaire chez le ray-grass anglais présente une héritabilité forte, comparée par exemple au phyllochrone ou à la durée d'élongation des feuilles (Ghesquière *et al*., 1994). La variabilité génétique générée par sélection divergente sur le critère « longueur de feuille » est corrélée à des différences sur la vitesse d'élongation des feuilles (LER) plutôt qu'à leur durée d'élongation (LED) (Ghesquiere *et al*., 1994 ; Bahmani *et al.*, 2000). Après croisement d'individus présentant des limbes foliaires de longueurs contrastées, Barre *et al.* (2002) ont détecté trois QTL pouvant « expliquer » près de 50% de la variabilité observée sur la longueur de ces limbes. Des gènes candidats relatif à l'intégration des signaux environnementaux sont également étudiés (Auzanneau, 2007), qu'ils soient relatifs aux dynamiques cellulaires, à la biosynthèse hormonale (gibbérellines), ou à la perception des signaux lumineux. Ceci illustre la complexité des relations génome-architecture. De la même manière, il apparaît que le nombre de talles par plante présente une héritabilité forte (Yamada *et al.*, 2004). Là encore cependant les analyses de type QTL (fig. I.12) sont rarement en mesure d'associer un nombre limité de *loci* (<5) à plus de 30% des variations observées.

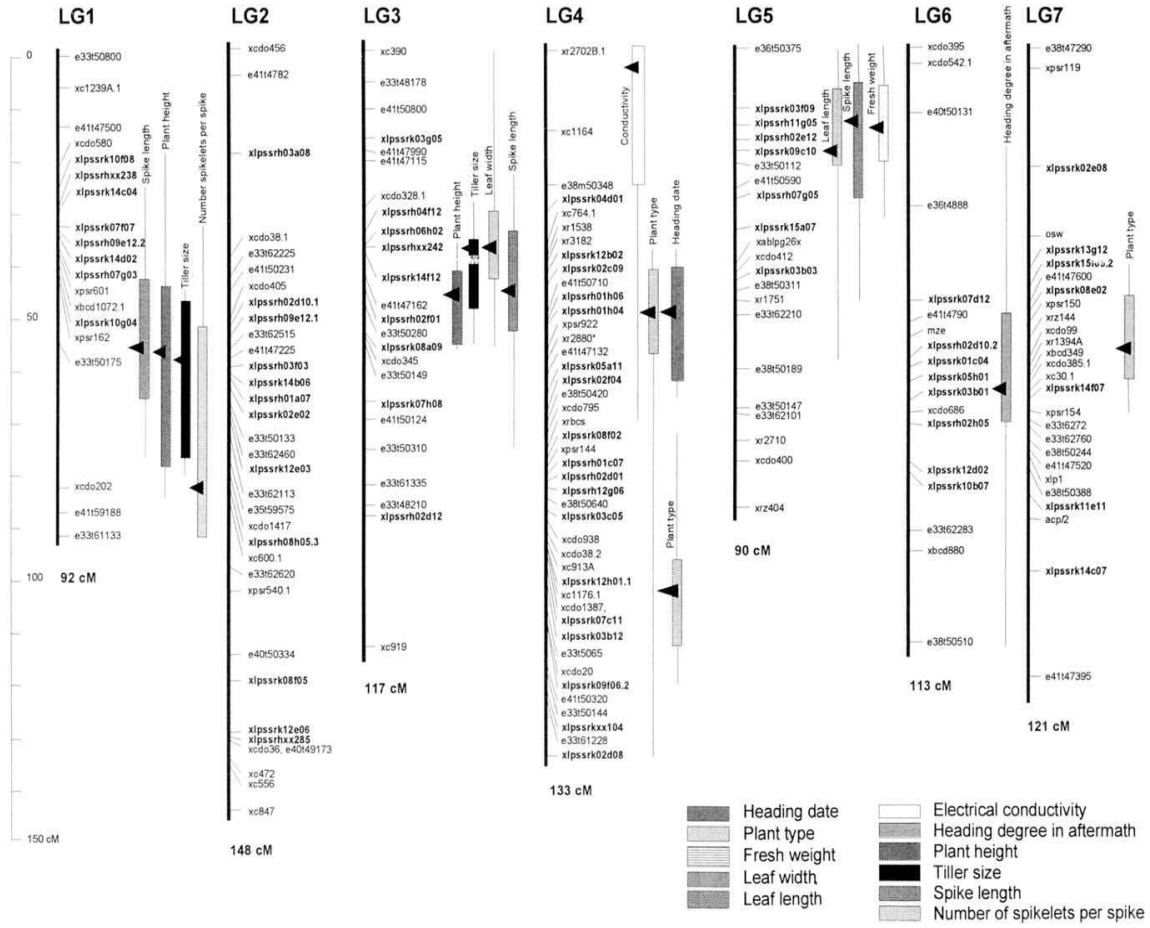


Figure I.12. Exemple de localisation, sur une carte génétique, de QTL pour des caractères morphologiques du ray-grass anglais (hauteur de plante, dimension des talles, etc.). D'après Yamada et al., 2004.

La sophistication des méthodes d'analyse (p.ex. étude d'associations entre polymorphisme phénotypique et génotypique dans les populations naturelles) permet l'obtention d'importantes masses de données destinées au calcul des corrélations entre traits et portions génomiques. Cependant, à l'heure actuelle, la composante génétique de la morphogénèse aérienne des graminées prairiales échappe encore à notre compréhension. En effet, la mise en relation massive de portions d'ADN et de caractères, si elle est un processus technologique pouvant être utile au développement de marqueurs, n'assure pas l'élucidation du processus de régulation puisque quand bien même un *locus* expliquerait 100% de la variation observée, il resterait encore à déterminer pour quelle protéine code cette portion, puis le mode d'action de cette protéine. Par ailleurs, une multitude de « gènes » est souvent associée aux variations d'un caractère, et lorsque cela n'est pas le cas, les quelques gènes identifiés sont pleïotropes. C'est ainsi qu'un nombre relativement restreint de gènes pleïotropes pourrait expliquer les différences phénotypiques dues à la domestication du maïs et du pois (Weeden, 2007), ce qui n'en fait pas pour autant un phénomène simple à appréhender.

Cette mise en doute de notre capacité technique à élucider - et même de l'intelligibilité - des bases moléculaires de la morphogénèse, rejoint des objections plus fondamentales sur la pertinence du modèle selon lequel la morphogénèse est sous contrôle direct des « gènes ». Il doit en effet être mentionné que la question de la signification des données résultant des analyses génétiques est remise en question. La mise en relation directe du génotype et du phénotype par la « génétique » fait ainsi l'objet depuis une dizaine d'année de critiques fortes (Atlan, 1999 ; Kupiec et Sonigo, 2000 ; Pouteau *et al.*, 2007), et tout particulièrement depuis le séquençage du génome humain. L'association statistique de portions d'ADN et de caractères quantitatifs est présentée par certains auteurs comme non pertinente quand il s'agit d'établir un lien explicatif :

« *L'imperturbable machine à connecter génotype et phénotype s'emploie à transformer les probabilités en causalités* » *(Kupiec et Sonigo, 2000).*

La véracité même des « caractères » identifiés, en tant qu'entités génétiquement contrôlables, est contestée :

« Par quelle magie y aurait-il une correspondance entre notre perception subjective sur laquelle repose un découpage arbitraire et l'existence objective des gènes ? » (Kupiec et Sonigo, 2000).

Ce type d'argument doit effectivement interpeller toute tentative de compréhension de l'architecture sur la base de sa réduction à une somme de paramètres. Par exemple l'angle d'insertion foliaire est bien un paramètre géométrique utile à la description logique de l'architecture. Il n'est pourtant pas évident qu'il existe un gène mendélien le contrôlant directement. En effet, si « l'angle d'insertion » correspond indéniablement à une disposition spatiale il est nécessaire de se poser la question de savoir dans quelle mesure il s'agit d'un caractère existant *per se*, au sens qu'il pourrait résulter en ligne directe de l'action d'une protéine codée par un gène, ou s'il est juste hypostasié par le fait même de la mesure. S'il n'est qu'une abstraction subjective, alors il n'y a effectivement aucune raison pour qu'un gène lui soit dédié. Ces éléments font que l'idée selon laquelle un inventaire de processus moléculaires peut permettre la compréhension du déploiement architectural tel que caractérisé selon *nos* critères d'analyses, semble illusoire.

Au final l'approche génétique a permis de réaliser de grands progrès dans l'identification des dynamiques (hormonales en particulier) jouant un rôle dans la détermination des propriétés

architecturales. Cependant**, les connaissances dont nous disposons ne permettent pas une compréhension étendue de la morphogénèse aérienne du ray-grass en tant que processus.**

Quels contrôles pour l'architecture ? La modulation écophysiologique

Parallèlement au constat de grande stabilité structurale, **il apparaît que les graminées fourragères et le ray-grass notamment, présentent une grande plasticité phénotypique d'un point de vue morphologique** (Duru *et al*., 2001). La plante présente donc la capacité à développer des architectures très contrastées en réponse au milieu (Bradshaw, 1965). La réponse phénotypique d'une plante à une variation environnementale donnée est qualifiée de norme de réaction (du génotype considérée). Recouvrant la mise en œuvre de mécanismes de tous ordres (métabolique, physiologique, etc.) cette norme de réaction ne résulte pas uniquement de l'activation de processus de nature écophysiologique, au sens où une régulation génétique peut également être mobilisée (voir par exemple à ce sujet le fameux exemple de l'opéron lactose de Monod, 1970). La plasticité ne peut donc pas être opposée à la génétique, mais dans la suite ne seront développés que les aspects purement écopysiologiques, ou supposés tels.

Ainsi le développement morphologique du ray-grass présente une forte sensibilité aux facteurs du milieu : température, qualité du rayonnement, disponibilité en azote, en eau, compétition, mode de gestion, etc (Forde, 1966 ; Smit, 2005 ; Duru *et al.*, 2001 ; Semmartin et Claudio, 2006). Le phénomène de photomorphogénèse est illustratif de ce fait : l'élongation foliaire et le tallage sont ainsi affectés par la qualité de la lumière, *i.e*. la plante développe des morphologies contrastées (fig. I.13) en réponse à des modifications de la composition spectrale du rayonnement incident (Casal *et al*., 1987, Casal et Alvarez, 1988 ; Gaultier *et al*., 1999 ; Verdenal, 2004).

Figure I.13. Illustration de la plasticité du développement morphologique du ray-grass anglais à l'environnement lumineux d'après Verdenal (2004). A gauche plante s'étant développée dans un environnement dans lequel la composante bleue de la lumière avait été supprimée. A droite, plante de même génotype s'étant développée sous lumière blanche. Toutes conditions égales par ailleurs.
La réaction morphogénétique au bleu est ici caractérisée par une modification du port de la plante et de la longueur des feuilles.

De même le déploiement architectural est modifié par la coupe. Apres une défoliation les organes foliaires produis sont en effet plus courts, apparaissent plus vite et le tallage augmente (Grant *et al*., 1981). Comme dans le cas des études génétiques, la caractérisation des normes de réaction aux variations du milieu est au cœur des processus d'amélioration variétale mais les mécanismes en jeu n'ont pas encore été élucidés. **La difficulté réside ici en la grande intrication des dynamiques en jeu, qui donne lieu à des réactions en cascade.** Cette cascade est d'autant plus importante que le rôle d'interface de l'appareil aérien fait que toute modification structurale a des répercutions fonctionnelles, en particulier sur la capacité de capture des éléments nécessaires à la croissance, et donc potentiellement sur la croissance. Soit un exemple théorique :

Une forte disponibilité en azote dans le sol permet une croissance rapide, donnant lieu à une expansion forte de la surface foliaire. De ce fait, la base de la plante est ombrée par cette surface et le déclenchement de la différentiation des bougeons axillaires est inhibée (McSteen, 2009), ce

qui fait que le nombre total de talles de la plante se stabilise. Pour un observateur extérieur constatant cette stabilisation, il sera difficile de reconstituer la chaîne des événements y ayant concouru. Le danger sera ici d'affirmer que la situation de surabondance en l'azote inhibe le tallage. En effet, dans les mêmes conditions de nutrition azotée, une plante présentant une morphologie différente, préservant l'exposition des bourgeons à la lumière, aurait vu son nombre de talles augmenter. Ce cas illustre la difficulté à identifier quels sont les effets intrinsèques des facteurs et leurs effets secondaires, et donc de les discriminer (Berone *et al*., 2007).

Ces difficultés de compréhension sont encore aggravées par le fait que les réactions plastiques sont souvent exprimées à un niveau sous-individuel (p.ex. la feuille) en fonction des conditions locales (Colasanti, 1997). **De ce fait la plasticité morphologique d'un individu pourrait être,** selon De Kroon *et al*. (2005), **non pas véritablement l'expression d'un comportement systémique mais le résultat de la combinaison de réponses locales :**

"We propose that the response of a plant to its environment is the sum of all modular responses to their local conditions plus all interaction effects that are due to integration. […] Following this notion, whole-plant reaction norms are an integrative by-product of modular plasticity, which has far-reaching methodological, ecological and evolutionary implications"

Envisagées d'un point de vue dynamique, ces hypothèses sur la plasticité, qui concourt fortement à la morphogénèse de la plante, font apparaître le déploiement architectural effectif comme un processus largement indéterminé, fluctuant et très réactif.

Complexité des contrôles de l'architecture

Les connaissances réunies dans le cadre d'études visant à appréhender les déterminismes du déploiement architectural, qu'il s'agisse de biologie moléculaire ou d'écophysiologie, nous confronte aux difficultés suivantes :

- L'architecture est un état de fait, difficile à caractériser.
- Elle résulte de déterminismes exprimés à différents échelles (Godin et Sinoquet, 2005)
- Les processus en jeu sont extrêmement intriqués (trophiques, génétiques, morphogénétiques, biomécaniques, etc.) et aucun ne suffit à lui seul à rendre compte du comportement du système.

En effet, cherchant à comprendre par exemple les déterminants de la longueur des feuilles chez le ray-grass, il a été démontré que des réseaux génétiques simples ne peuvent être identifiés, bien qu'il s'agisse d'un caractère fortement héritable (Ghesquière *et al*., 1994). Pour un génotype donné, de plus, l'élongation foliaire est très plastique, à une multitude de facteurs. L'état trophique de la plante entière est particulièrement important, dépendant des dynamiques d'assimilation et d'allocation du carbone, d'acquisition de l'azote ou de son état hydrique. *In fine*, la longueur d'une feuille est le résultat de l'intégration de l'ensemble de ces dynamiques. Il apparaît donc que l'établissement de l'architecture d'un individu pourrait être un système complexe.

La complexité est caractérisé par la non-linéarité, c'est-à-dire que le comportement du système d'étude ne peut pas être réduit à la somme des comportements des ses constituants. Au contraire il comporte une forte sensibilité aux interactions. Exprimé en formalisme mathématique (Bornhofen, 2008) la linéarité vérifie l'additivité c'est-à-dire que:

$$f(ax+by) = af(x) + bf(y)$$

Dans les systèmes complexes cette loi est violée du fait de l'apparition de nouvelles propriétés dues à la combinaison des mécanismes sous jacents, qualifiée alors de propriétés émergentes (Heylighen, 1989). C'est ici que l'approche théorique de la complexité peut apporter du sens : **l'architecture peut en effet être perçue comme une propriété qui émerge de l'interaction entre les multiples mécanismes en jeu.** La question centrale ne porte donc pas sur l'existence – indubitable - de déterminants (dont génétiques), mais sur la linéarité et sur le rôle central qui ont été prêtés à ces déterminismes. **Pour comprendre la morphogénèse de l'individu il s'agit donc de dégager la trame de la distribution du contrôle dans le système morphogénétique.** Par exemple il apparaît que le contexte local des cellules, leur voisinage, pourrait expliquer une grande partie de leurs comportements, et notamment leur différentiation (Kupiec et Sonigo, 2000), sans que les gènes n'aient à dicter ce comportement. Ces hypothèses sont communes en embryologie, le cas des larves de drosophile faisant référence, mais elles sont également employées dans d'autres cas. Par exemple, un contrôle de type positionnel associé à l'expression de facteurs génétiques est invoqué pour expliquer le processus de positionnement de la séparation gaine/limbe dans la feuille de maïs (Freeling *et al*., 1992 ; Osmont *et al*., 2006). Il faudrait donc accéder à la connaissance du niveau du schéma cybernétique du système morphogénétique auquel intervient chacun des déterminismes, en particulier la composante génétique (Kupiec et Sonigo, 2000). Il se pourrait bien finalement que la morphogénèse n'obéisse qu'à des contrôles très distribués.

La théorie d'une distribution totale du contrôle de la morphogénèse, c'est-à-dire d'un système dans lequel aucun composant ne dispose de toute l'information sur l'état du tout, **remet fondamentalement en cause l'idée même** de « plan » général de la forme, et donc **de *l'immanence* des déterminismes.** En arrière plan, ces questionnements sur une potentielle extériorisation des déterminismes, entrent en résonnance avec d'anciens (voire antiques) débats sur la répartition des rôles entre contingence et déterminisme (Luisi, 2003) dans l'apparition et l'entretien de la vie au sens large.

La focalisation sur les systèmes à contrôle distribué (systèmes multi-agents par exemple) a depuis une vingtaine d'année promu la considération des mécanismes d'auto-organisation (Morin, 1993 ; Pouteau *et al.*, 2007) comme pouvant être opérants pour la compréhension de certains phénomènes biologiques. L'auto-organisation est présentée comme la capacité d'un système à créer ses propres déterminants, parfois de manière récursive (Morin, 1993), après « instruction » par l'environnement. Edgar Morin qualifie ainsi les êtres vivants d'êtres « auto-eco-organisés ». La morphogénèse occupe une place pionnière dans ce type d'approche, au même titre que l'étude des phénomènes d'intelligence collective chez les insectes sociaux ou la robotique par exemple (Dorigo, 2009 ; Satoh, 2009). Le rôle putatif de processus d'auto-organisation dans le déploiement de l'architecture des graminées n'a cependant à ce jour pas fait l'objet de recherches approfondies.

Cependant, suite à la critique des approches réductionnistes reposant sur l'analogie animal machine héritée de Descartes (1637), l'étude de l'architecture végétale est devenue un sujet se prêtant particulièrement bien aux nouvelles approches paradigmatiques relatives à la complexité. Ces dernières, qualifiée de « biologie intégrative » ou de « System biology » (Katagiri, 2003), sont fondées sur une approche multi-échelles (Passioura, 1979), et peuvent préconiser de substituer l'approche holistique descendante « top-down » à l'approche conventionnelle réductionniste ascendante « bottom-up ». C'est à dire qu'il s'agit d'appréhender le comportement global du système pour ensuite interpréter les mécanismes sous jacents, au lieu de tenter de reconstruire le système comme un tout à partir de ses parties :

"The point is that broad and detailed information about a biological system obtained by systems biology enables us to start with a view of how the entire system model should behave. Then, we will define behaviors of parts of the system so that they are consistent with the expected behavior of the entire system." (Katagiri, 2003).

En conclusion l'aperçu brossé ici dépasse de très loin le cadre spécifique de l'étude de l'architecture du ray-grass, il s'agit de tendances de fond dans la biologie contemporaine et même au delà (théorie du chaos, attracteurs et ordre par fluctuation, etc. ; Prigogine et Stengers, 1978). **Toute tentative d'étude de l'architecture du ray-grass ne peut** cependant **s'affranchir du constat de la complexité cybernétique du déploiement architectural.** En effet, l'architecture du ray-grass répond bien à la définition d'un système complexe (Godin et Sinoquet, 2005): elle obéit à des déterminismes d'ordre génétiques, écophysiologiques, biophysiques, sans que l'on sache exactement comment ces dynamiques se combinent pour aboutir à l'émergence des architectures constatées.

S'il est donc illusoire d'espérer une compréhension totale du comportement du système à moyenne échéance, une manière d'approcher le problème est de chercher à hiérarchiser les dynamiques en jeu et les contrôles principaux. Dans cette optique une piste intéressante consiste en la simulation.

B) Vers un simulateur de la morphogénèse aérienne du ray-grass

1) Quel bénéfice heuristique pour la simulation ?

La simulation consiste à recréer artificiellement le fonctionnement d'un système, à l'aide par exemple de programmes informatiques (source TLFI). **Un de ses objectifs est de reproduire l'émergence de propriétés observées dans le système réel, par *le jeu* de la combinaison des comportements putatifs de ses éléments.** La simulation informatique en elle-même ne permet en aucun cas de *résoudre* la complexité. Il s'agit d'une technicisation de la capacité de déduction/projection de notre esprit, présentant cependant l'avantage d'être incommensurablement plus rapide et puissante. En effet, le développement des capacités de calcul des ordinateurs ces 30 dernière années, leur offrant la possibilité de traiter rapidement une très grande quantité de données, permet l'intégration d'un nombre de dynamiques suffisant pour qu'elles soient considérées comme représentatives du système authentique. L'usage d'ordinateur permet donc d'embrasser des objets d'une profondeur logique plus importante (par analogie à la profondeur logique *sensu* Bennett ; Delahaye, 2009) ; la simplification n'est plus limitante. Il s'agit au final de la conjonction d'une approche dialectique et instrumentale (les anglophones ayant conservé cette dimension dans le terme computer, soit littéralement calculateur). Par conséquent l'expression « simulation assistée par ordinateurs » paraît plus adéquate que « simulation informatique ».

La simulation est donc par essence un outil théorique *ad hoc* pour l'application de l'approche holistique descendante *top-down* évoquée précédemment, puisque c'est bien le comportement du tout qui est évalué, sur la base de l'implémentation d'hypothèses sur le fonctionnement des parties, conformément à la définition de Katagiri (2003). La simulation est tellement associée au principe d'émergence qu'une des définitions communément employée (Déguet *et al.*, 2005 ; Bornhofen, 2008) de l'émergence, celle de Darley (1994), en fait la condition même de son identification :

"a true emergent phenomenon is one for which the optimal means of prediction is simulation"

Bien que cette définition est assez peu applicable concrètement et présente un risque tautologique, elle illustre pour le moins la perception de la puissance de la simulation comme outils d'investigation de phénomènes dont l'apparition est tributaire de l'*actionnement* du système.

Dans notre cas, un simulateur informatique permettant de reproduire déploiement de l'architecture du ray-grass pourrait constituer une approche complémentaire visant à la compréhension de son système morphogénétique. Ce type de simulateur offre en effet la possibilité de tester des hypothèses et d'évaluer leur plausibilité sur la base du comportement du système global. Pour cela cependant, il est nécessaire d'émettre des hypothèses fortes sur la manière dont on imagine que le déploiement architectural est régulé et de les implémenter dans un système intégré. **Avant d'envisager la simulation, il est donc nécessaire de procéder à une étape de modélisation.**

Cette reconstruction du « tout » par modélisation nécessite l'intégration d'informations et de théories. Cette combinaison permet de vérifier leur compatibilité réelle, ou a contrario de détecter des incohérences du *corpus* théorique, comme signalé par Kurth (1994) :

« One important general reason for attempting to model nature is that we wish to detect gaps in our knowledge which come to perception only in the very moment when one tries to write down an algorithm for simulation."(Kurth, 1994)

Enfin, l'avantage de la création de modèle de type « réalité virtuelle » ou « vie artificielle » est leur contrôlabilité, et notamment la possibilité de pouvoir assurer la déconnexion de dynamiques qui sont indissociables expérimentalement *in vivo* (Kurth, 1994) pour pouvoir étudier leur contribution respective à un phénomène. Par exemple dans le cas de l'étude du ray-grass il s'agit de pouvoir déconnecter l'interception de l'énergie lumineuse et la croissance, normalement reliées par la photosynthèse.

Au final, les principaux avantages conférés par la méthode de modélisation-simulation sont donc (Vos *et al.*, 2007):
-de pouvoir reconstituer les propriétés émergentes
-de tester des hypothèses
-de vérifier la cohérence du *corpus* théorique employé
-de pouvoir déconnecter des processus indissociables dans la réalité
La démarche consiste donc à essayer de recréer le réel au lieu de l'analyser (*stricto sensu).*

2) Le modèle ?

Le modèle et la réalité
La diversité des méthodologies utilisées à des fins de modélisation nous confronte avec une grande variété d'objets se présentant comme des modèles, malgré leur évidente dissemblance, des équations mathématiques aux représentations schématiques ou encore aux programmes informatiques. Le terme modèle offre en lui-même une très grande richesse d'acceptions : objet à imiter, catégorie, représentation, etc. Legay (1996) milite pour donner au modèle, dans le cadre de la recherche scientifique, une définition « instrumentale », il s'agit avant tout d'un outil. **Nous considérerons ici le modèle comme une représentation simplifiée et communicable de la réalité, tendant à reproduire partiellement un phénomène, en vue de son étude** (Grimm, 1999).

Le modèle est donc avant tout une abstraction, confrontée du fait de sa subjectivité et de son incomplétude à l'opposition (classique depuis « La République » de Platon, Vième-IVième s. av. JC) entre représentation et réalité. L'analogie est forte avec l'opposition sémiotique signifiant-signifié, parfois trompeuse. Au même titre que la pipe de Magritte (fig. I.14), tout modèle de ray-grass n'est effectivement pas un ray-grass et il s'agit donc d'éviter le travers des effets de type Pygmalion, selon lequel toute propriété du modèle tend à être interprétée et projetée comme une propriété du réelle par son utilisateur.

Pour toute démarche de modélisation il semble donc nécessaire - afin de liquider ce type d'incompréhension - de clarifier si possible a priori le rapport que le modèle se prétend entretenir à la réalité. Est-il purement illustratif ou descriptif à des fins pédagogique, est-il une reproduction mécaniste - que l'on veut fidèle - de phénomènes à visée prédictive, est-il d'ordre plus spéculatif, destiné au test de théories prospectives ? Cet effort de clarté sera entretenu autant que faire se peut dans la suite de ce document.

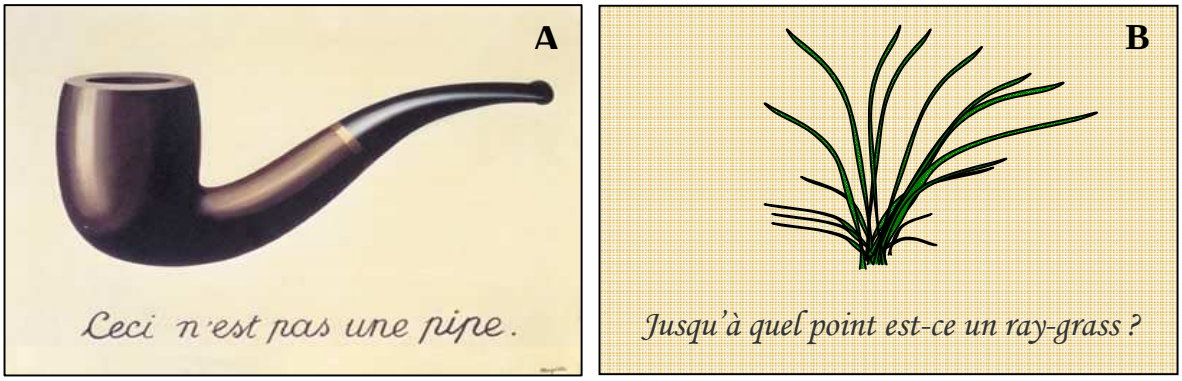


Figure I.14. A) « La trahison des images » de René Magritte (1929). B) Toute démarche de modélisation impose de s'interroger sur l'objectif du modèle créé et sur son rapport à la réalité.

Quelle modélisation ?

Pour mieux comprendre la structuration du couvert prairial, il faut simuler l'évolution de la structure physique des individus en fonction des déterminants qui nous semblent pertinents. Il existe une grande variété d'approches conceptuelles et méthodologiques permettant la modélisation des systèmes biologiques (p.ex. équations différentielles et compartiments, automates cellulaires). Dans notre cas cependant il s'agit d'obtenir une simulation dynamique explicite de la structure spatiale du système d'étude. D'un point de vue typologique il faut donc aboutir à une modélisation morphologique. Comme énoncé plus haut, considérant le rôle de l'architecture dans la capture des ressources, il est nécessaire de décrire cette morphologie telle qu'affectée par - et affectant son - fonctionnement. **Ce type spécifique de modélisation associant les dynamiques fonctionnelles et structurales est qualifié de modélisation structure-fonction.** Par rapport aux autres méthodes existantes, elle est caractérisée par la prise en compte de la structure spatiale du système d'étude comme étant une propriété fondamentale de son comportement, tel qu'énoncé par Vos *et al.* (2007) :

> "*Functional-Structural Plant Model are particularly suited to analyse problems in which the spatial structure of the system is an essential factor contributing to the explanation of the behaviour of the system of study*" (Vos *et al*., 2007)

Afin de cerner en quoi cette démarche de modélisation structure-fonction est spécifique et pertinente il semble judicieux de prendre connaissance du contexte historique et théorique de sa genèse.

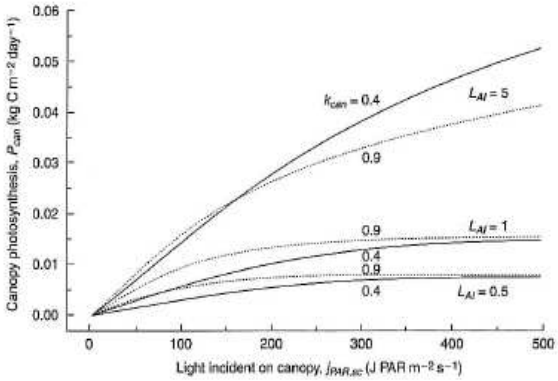
3) Genèse de la modélisation structure-fonction

Dans le domaine de l'agronomie, le terme « modèle » a longtemps signifié « modèle de culture », soit un jeu d'équations, à but prédictif. Il s'agissait alors de reproduire les processus responsables de l'accumulation de la biomasse.

« Process-based models »

En effet, d'un point de vue historique, l'intérêt – notamment économique – prioritaire en agronomie des productions végétales résidait en la maximisation de la production exportable (Vos et Heuvelink, 2006 ; Vos *et al*., 2007). Les premiers modèles, ou modèles de culture,

visaient donc à comprendre les flux de matières et d'énergie au sein des unités agronomiques de référence, sur lesquels s'opèrent les décisions, c'est à dire les parcelles. Ces modèles avaient pour objectif de capturer les grands processus physiologiques (souvent grâce à des modèles mathématiques, utilisant parfois le formalisme des équations différentielles) réalisés à l'échelle du couvert végétal (p. ex. photosynthèse, évapotranspiration), d'où leur nom de « process based models ». Dans ce domaine les travaux de De Wit sont considérés comme pionniers, ainsi que ceux de Thornley. La figure I.15 présente par exemple un modèle de la photosynthèse réalisée par un couvert de prairie, établi par Thornley (1998) :



$$P_{can} = \frac{86{,}400*12}{2*44\xi k_{can}} \int_{p0e^{-k_{can}LAI}}^{p0} \frac{x + P_{\max} - \sqrt{\left[(x + P\max)^2 - 4\xi x P_{\max}\right]}}{x} dx$$

Figure I.15. Modélisation mathématique de la photosynthèse d'un couvert prairial en fonction du rayonnement lumineux. Avec Pcan la photosynthèse réalisée par le couvert (kg C m^{-2}jour^{-1}), ξ un paramètre de courbure de l'hyperbole utilisée, kcan le coefficient d'extinction dans le couvert, LAI l'indice foliaire cumulé et Pmax la photosynthèse à saturation lumineuse.

Pour obtenir plus de précision dans leur fonctionnement ces modèles ont souvent fait appel à la modélisation compartimentale de la biomasse et de l'allocation des flux de carbone. C'est-à-dire que le couvert est décomposé en groupes d'entités (compartiments) ayant des fonctions différentes. La croissance est alors déterminée par l'économie du carbone entre les organes sources et puits, ou encore entre les compartiments ayant des comportements physiologiques différents dans le processus de la croissance. Ainsi Sheehy *et al*. (1978) ou encore Herrman et Schachtel (2001), dans leurs modèles de croissance des prairies de ray-grass, ont-ils divisé la biomasse totale entre les feuilles, les tiges, les racines et la litière (fig. I.16).

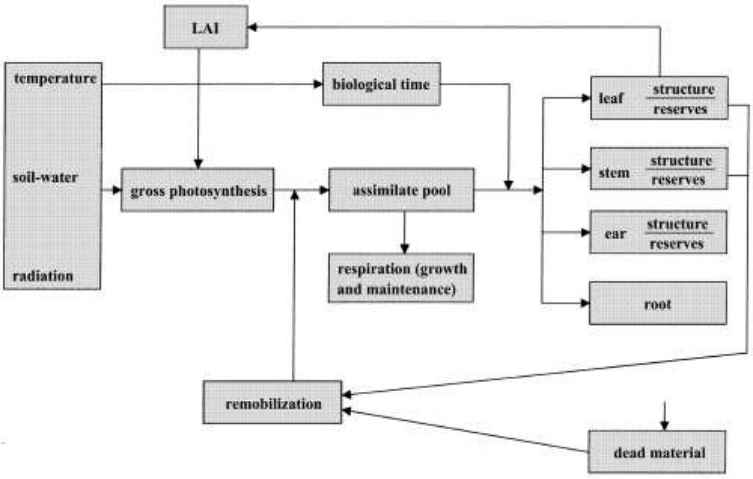


Figure I.16. Structuration typique d'une modélisation compartimentale d'un peuplement prairial. Le couvert est décomposé en compartiments correspondant à des entités physiologiquement distinctes (feuille, tige, épi, racines). D'après le modèle OSYAQ de Herrman et Schachtel (2001).

Les jeux d'équations (Kurth, 1995) des « process-based models », visant à décrire et prévoir la croissance et les rendements des cultures, s'expriment souvent en unité de masse/surface (*e.g.*

$t_{MS}.ha^{-1}$). Cette approche a donné naissance à des modèles de simulation utilisés notamment comme des outils d'aide à la décision, et à des modèles institutionnels. Des exemples particulièrement représentatifs aux Etats-Unis et en France sont respectivement les modèles CERES (Ritchie et Otter, 1985) et STICS (Brisson *et al*., 1998). Cette approche s'est révélée très efficace mais a rencontré certaines limites, du fait notamment de l'incapacité de ces modèles à prendre en compte les hétérogénéités et les phénomènes de plasticité par exemple. Pour répondre à cette problématique, une voie explorée à été de considérer le problème de façon mécaniste en discrétisant l'environnement au lieu de le considérer comme homogène, et en émettant comme postulat que les cultures - des peuplements - étaient une agrégation d'individus dont les réactions en façonnaient les propriétés. **L'état de la culture est alors perçu non plus comme la résultante de l'activité d'une entité théorique unique, mais comme une propriété émergeant des comportements individuels en fonction des conditions environnementales locales** (Grimm, 1999).

<u>« Individual-based models » et modèles architecturés</u>

Depuis une vingtaine d'année se développe la modélisation individu-centrée (« individual based »), cette tendance dépassant le cadre de l'agronomie et embrassant l'ensemble des disciplines liées à l'écologie (Grimm, 1999). Du fait de l'échelle d'étude, ces modèles ont naturellement migré vers une analogie de plus en plus complète entre compartiments physiologiques et organes. Il devint alors nécessaire de spécifier les propriétés géométriques de ces organes, même si le simulateur employé ne procède pas à une restitution graphique de la structure tridimensionnelle du système étudié. D'un point de vue formel ces modèles reposent beaucoup sur une programmation de type orienté-objet, c'est à dire en utilisant des classes, comme dans le cas par exemple du modèle de Groot et Lantinga (2004). Dans ce modèle (fig. I.17), les auteurs ont cherché à reproduire l'évolution de la digestibilité du ray-grass. La typologie des organes (gaine, limbe) étant essentielle dans la détermination de la digestibilité, l'approche individu-centré, avec prise en compte explicite des propriétés des organes, était donc indispensable. Il s'agit d'un exemple représentatif de l'apport de la discrétisation permise par ce type de modélisation, par rapport aux modèles de culture.

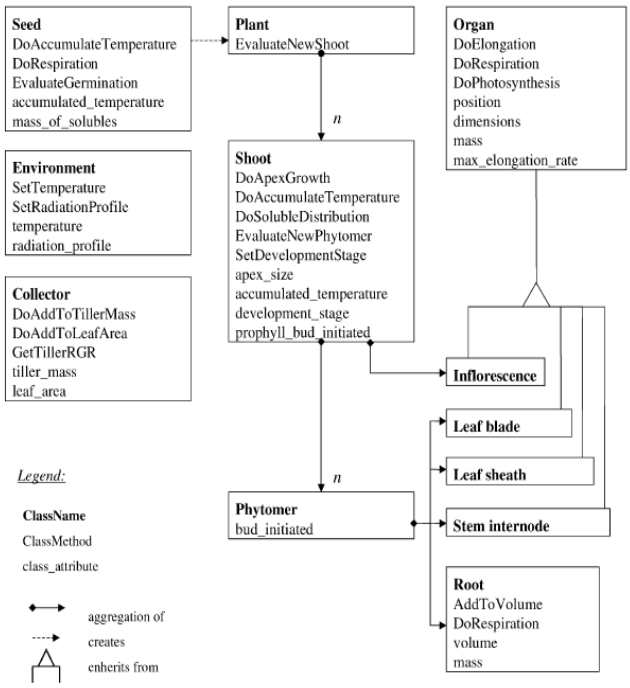


Figure I.17. Digramme de classe du modèle de simulation de la croissance et de la digestibilité des prairies de Groot et Lantinga (2004). La modélisation est centrée sur l'individu et ne représente donc plus la culture comme une entité indifférenciée. A chaque organe de chaque plante sont associées des propriétés géométriques (dimension, position).

En parallèle de cette approche prenant en compte l'hétérogénéité de la structure botanique des plantes, **des démarches de modélisation reposant sur l'hypothèse selon laquelle l'hétérogénéité de la distribution spatiale des ressources est un élément structurant du développement des plantes ont été confronté à la nécessité de décrire leur organisation** de plus en plus explicitement. A ce titre le modèle de Colasanti et Hunt (1997) est particulièrement illustratif. Il est basé sur la visualisation de l'occupation de l'espace par la plante en fonction de la disponibilité locale des ressources, en deux dimensions (fig. I.18). Dans ce modèle les auteurs ont exploré l'idée selon laquelle le développement structural de la plante ne doit pas seulement être dicté par des pilotes internes, en d'autres termes que le contrôle est distribué. La plante est représentée comme une collection de « modules », lesquels réagissent à leur environnement immédiat. La morphologie de la plante émerge du comportement des ces modules élémentaires.

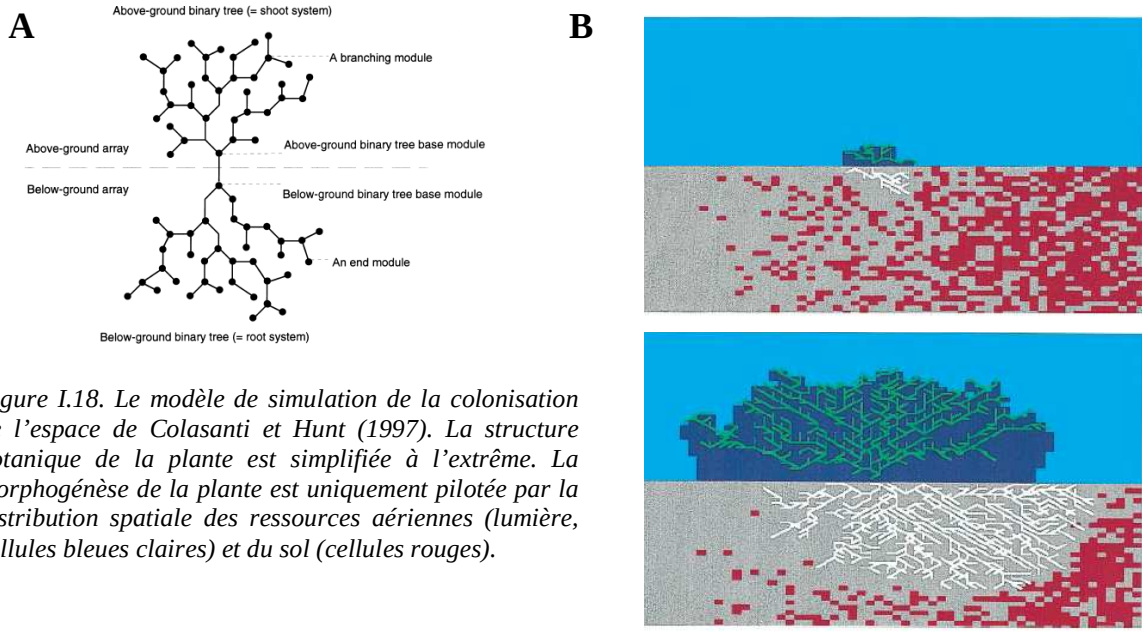


Figure I.18. Le modèle de simulation de la colonisation de l'espace de Colasanti et Hunt (1997). La structure botanique de la plante est simplifiée à l'extrême. La morphogénèse de la plante est uniquement pilotée par la distribution spatiale des ressources aériennes (lumière, cellules bleues claires) et du sol (cellules rouges).

A ce stade historique, il est remarquable que l'évolution des modèles vers la description de la morphologie s'est également accompagnée d'une tendance à la visualisation des sorties des simulations. Cette visualisation sous forme de rendus graphiques, tributaire du développement des capacités informatiques et infographiques, a orienté certains travaux de modélisation vers une amélioration de la description géométrique des plantes considérées. Du fait de l'importance de la spatialisation dans l'interaction entre les organes et leur environnement immédiat, les modèles individu-centrés ont donc été amenés à considérer de manière de plus en plus explicite la morphologie de la plante. La volonté ici étant la prise en compte des conditions de croissance locales comme déterminantes du fonctionnement de la plante (Birch *et al.*, 2003), ce type de modèle a particulièrement été adopté par des écophysiologistes. Cependant, pour parvenir à créer des modèles architecturés réalistes, il a été nécessaire de trouver un moyen de représenter explicitement l'architecture. Autrement dit, il a fallut imaginer des abstractions conceptuelles et des formalismes permettant de véhiculer les informations portées par une structure physique tridimensionnelle, pour les transformer en informations communicables et traitables.

Les modèles architecturés

Comme signalé dans la partie I.A.5, l'architecture émerge de la combinaison d'une multitude de dynamiques et est donc multi-dimensionnelle par essence. En conséquence, la modélisation de l'architecture pose la question des modes de représentation possibles, à la fois :

-des **modes de représentation conceptuels** ; quelles propriétés pertinentes pour décrire l'objet doivent être extraites (Typologie botanique ? Composition biochimique ? Couleur ?)
-des **modes de représentation formels** ; sous quelle forme d'entité l'information extraite doit elle être véhiculée pour être traitable et communicable (p. ex. graphique, dessin, vecteurs).
Ainsi, comme signalé par Godin (2000), jusqu'aux années 1970 la seule manière de représenter formellement l'architecture était le dessin, sur lequel se sont beaucoup reposés Hallé et Olderman pour cataloguer leurs modèles architecturaux des arbres (Hallé *et al.*, 1978).

A cette fin ont été développées différentes approches comme des modèles dits topologiques ou encore allométriques. Toutefois les modèles qualifiés de modulaires sont ceux qui ont été le plus utilisés pour les modélisations à rendu réaliste (Boudon, 2004). Cette démarche repose sur le constat du fait que la structure des plantes peut être vue comme le résultat de l'accumulation d'unités de base, soit donc de leur modularité (McMaster, 2005).

L'approche modulaire se nourrit du paradigme selon lequel l'architecture d'un système peut être capturée sur la base de (Godin, 2000):

- **l'inventaire des composants du système**
- **l'identification des relations topologiques entre ces constituants**
- **la description de leurs propriétés géométriques**

Ce paradigme peut être résumé par la formule :

Architecture = Composants + Topologie + Géométrie

Formellement, la mise en relation topologique des constituants (que nous appellerons désormais modules) se fait par des arbres, au sens de la théorie des graphes (Boudon, 2004). L'évolution dynamique de ces arbres obéit à des grammaires qui définissent les règles de combinaison des éléments lors de la croissance par exemple. L'amélioration connexe de la puissance de calcul des ordinateurs et des techniques infographiques a permis le développement de méthodes d'interprétation graphique de ces arbres. Des représentations réalistes tridimensionnelles (fig. I.19) ont ainsi pu être réalisées, en particulier pour les ligneux (Kurth, 1994), par exemple par l'approche Amap et L-System. Les deux principales « écoles » ayant émergées (Birch *et al.*, 2003) dans ce domaine furent celles initiées par les équipes de P. Prunsinkiewicz (Université de Calgary, Canada) et P. De Reffye (INRIA-CIRAD, Montpellier, France).

Figure I.19. Rendu infographique de la morphologie d'une plante virtuelle de trèfle générée à l'aide de l'approche L-System. D'après Gautier et al. (2000).

Structure-fonction

Les travaux évoqués ci-dessous ont permis de jeter les bases formelles et techniques de la simulation 3D-réaliste de l'architecture, mais restèrent dans un premier temps cantonnés i) soit au domaine statique, purement descriptif ii) soit dans le domaine probabiliste. En un autre

terme cette modélisation était déterministe. Pour rendre ces outils véritablement opérants pour la compréhension des systèmes biologiques réels (croissance et développement en priorité), il a donc été nécessaire d'intégrer des fonctionnalités permettant la prise en compte des déterminismes physiologiques sous-jacents aux dynamiques d'évolution structurales (De Reffye *et al*., 1988 ; Vos *et al*., 2007), c'est-à-dire de procéder à la fusion de modèles architecturaux et physiologiques (fig . I.20 ; Kurth, 1994 ; Le Roux *et al*., 2001). Cette unification a abouti à ce qui a dès lors été qualifié de modélisation structure-fonction (fig. I.20).

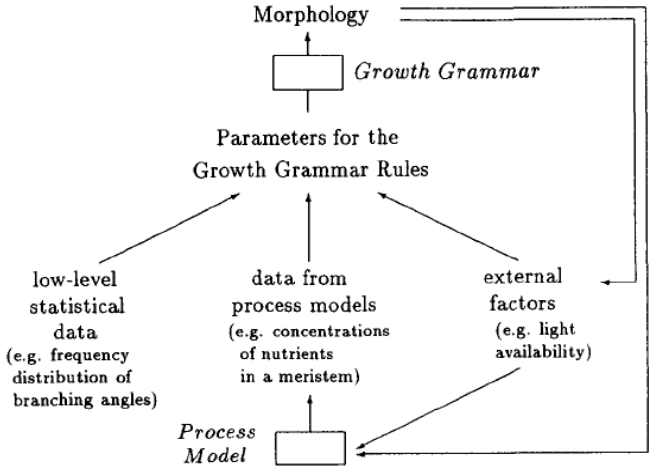


Figure I.20. Structure d'un modèle intégré architecture-proccessus (Kurth, 1994), ou structure-fonction. Les modèles basés sur les processus permettent la détermination des paramètres numériques de modules mis en relation par des grammaires fidèles aux caractéristiques du développement.

Intrinsèquement, ces modèles présentent l'intérêt, tout en prenant en charge la représentation explicite de l'occupation de l'espace par un objet, d'avoir une capacité d'intégration élevée pour la prise en compte des processus impliqués. Pour cette raison ils se présentent comme plus mécanistes et réalistes que leurs divers prédécesseurs et leurs produits sont qualifiés de « plantes virtuelles ». Ajoutant la dimension spatiale à la modélisation (Vos *et al*., 2007) ces modèles se prêtent à la simulation de phénomènes de compétitions interindividuelles qu'elles soient intra ou inter spécifiques. Ils semblent donc adaptés à la compréhension de dynamiques populationnelles.

Conclusion

L'évolution des approches et des techniques de modélisation s'est faite en correspondance, voire en résonnance, avec l'évolution de la perception des niveaux auxquels s'exercent les déterminismes biologiques (physiologique / génétique / écophysiologique / émergence). Par « évolution des techniques» est entendu ici « sophistication » plutôt qu'augmentation de la « justesse » ou de la « validité » des modèles. Ainsi toutes ces approches coexistent et le choix dans cet éventail doit être guidé par les finalités du travail de modélisation. Cherchant ici à utiliser la modélisation pour mieux comprendre un système complexe comme l'architecture tridimensionnelle du ray-grass, **à ce stade l'approche modulaire structure-fonction apparait comme particulièrement appropriée, puisque en phase avec les partis-pris théoriques sous-tendant les objectifs de modélisation** (émergence de l'architecture du fait des comportements locaux).

D'un point de vue technique, à l'heure actuelle plusieurs écoles offrent la possibilité de créer ou manipuler des modèles structure-fonctions grâce à la mise à disposition de plateformes de modélisation: l'approche L-system (plateforme L-Studio), l'approche AMAP (étendue avec le modèle/plateforme GreenLab), l'approche XL (plateforme GroImp ; Hemmerling *et al*., 2008) ou encore l'approche ALEA (plateforme Openalea ; Pradal *et al.*, 2008). L'approche L-system

consiste à modéliser la plante comme une chaine de caractères interprétée graphiquement. Dans le cas de AMAP l'approche conceptuelle est de représenter la « trajectoire » des méristèmes (Kurth, 1994 ; De Reffye *et al.*, 1988). GroIMP, développée en Allemagne, reprend le principe des L-systems mais l'étend aux graphes 3D. Les deux premières « écoles » sont bien implantées en France et ont toutes deux des communautés d'utilisateurs, notamment au sein de l'Institut National de la Recherche Agronomique. Elles ont été plus utilisées que GroIMP dans le domaine de l'agronomie des grandes cultures, ce qui justifie de s'y intéresser plus avant pour des travaux sur les prairies. Enfin, considérant la masse des travaux d'ors et déjà effectués sur les graminées (blé, maïs) et la proximité des thématiques théoriques abordées dans la communauté « L-System », il a été décidé de s'orienter vers cette plateforme pour l'implémentation d'un modèle de simulation de la morphogénèse aérienne du ray-grass.

4) Les systèmes de Lindenmayer (L-Systems) ou l'analogie linguistique

Les L-sytems formels ont initialement été développés par Aristid Lindenmayer (1968) pour décrire l'évolution de files de cellules. Ils ont par la suite été étendus à la représentation de l'architecture des plantes, dans un cadre initialement restreint aux sciences informatiques, et en particulier infographiques.

Base théorique

Les L-systems reposent sur la théorie des grammaires formelles développée en linguistique par Noam Chomsky dans les années 1950 (Prunsinkiewicz et Lindenmayer, 1990 ; Colasanti, 1997). Dans son article de 1956 intitulé "Three models for the description of language", N. Chomsky présente des tentatives d'identification de structures grammaticales fondamentales, la grammaire étant définie par :

"If A is an alphabet, we shall say that anything formed by concatenating the symbols of A is a string in A. By a grammar of the language L we mean a device of some sort that produces all of the strings that are sentences of L and only these."

La grammaire est donc une règle fondamentale dictant les modalités d'arrangement des composants de base du langage formel, pour qu'ils fassent sens lorsqu'ils sont associés. Différentes structures linguistiques sont détaillées. A l'approche consistant à concevoir les phrases comme des groupes d'expressions (groupe nominal, groupe verbal, etc.) il associe une grammaire qualifiée de « phrase-structure ». Cette dernière est fondée sur le principe selon lequel les phrases d'une langue peuvent être obtenues par dérivation l'une de l'autre, sur la base du concept de réécriture :

"A phrase-structure grammar is defined by a vocabulary (alphabet) V_p, a finite set Σ of initial strings in V_p, and a finite set F of rules of the form: X -> Y where X and Y are strings in V_p. Each such rule is interpreted as the instruction: rewrite X as Y."

Les L-systems reprennent ces concepts fondamentaux d'alphabet, de chaîne, de dérivation et de règle de réécriture.

Migration

Le *corpus* théorique des L-systems repose sur la migration de cette théorie linguistique vers la description de la structure d'objets biologiques en y appliquant le même formalisme et principe grammatical:

- *Formalisme*

Un formalisme spécifique est utilisé. Dans le cadre des systèmes de Lindenmayer, la structure des objets est assimilée à une phrase. Les objets sont décris par une chaîne de caractères. La chaîne résulte de la décomposition de l'objet en sous-unités typologiques (unités isomorphiques, isofonctionnelles, etc.) ; chaque caractère représente ainsi un des modules constitutifs de l'objet.

- *Grammaire*

L'analogie étant faite entre phrase et état de l'objet, pour décrire les formes structurées que peut revêtir cet objet, il s'agit donc ensuite, s'il on prolonge l'analogie, de déterminer quelle est la grammaire présidant aux transformations de cette phrase. Dans cette optique, le concept central des L-system est celui de réécriture (Prusinkiewicz et Lindenmayer, 1990). Si un objet est décrit par une chaîne de caractères, son évolution pourra être transcrite par une réécriture de la chaîne. Cette réécriture doit être soumise à une grammaire générative ; un jeu fini de règles simples, appelées les règles de production. La différence ici avec les grammaires formelles de Chomsky est que la réécriture se fait de manière parallèle, et non pas séquentielle, c'est-à-dire que plusieurs composants de la chaine peuvent être remplacés au cours d'une seule étape de réécriture.

Au final un L-System est un objet mathématique constitué d'un triplet (σ, P, ω).

- σ est un alphabet inventoriant les différentes sous-unités identifiées.
- ω est l'état initial du système, soit donc la chaîne de caractère d'origine à partir de laquelle sera dérivée son évolution.
- P est l'ensemble des règles de production, qui correspondent en fait la spécification du devenir de chacun des modules à chacun des événements de réécriture.

Du fait de sa nature analytique, cette approche théorique convient donc particulièrement à la création et la représentation de modèles modulaires d'architectures végétales. Dans ses travaux, P. Prunsinkiewicz s'est notamment attelé à cette application dans le cadre des sciences informatiques en créant des plateformes permettant : i) la spécification sous forme de programme, ii) la réalisation et iii) la représentation infographique des L-systems. L'ensemble de la démarche mise en œuvre s'inscrit dans le paradigme énoncé plus haut (I.B.3) décomposant l'architecture en trois domaines : les composants de la plante, la topologie, la géométrie.

Composant

La plante est représentée comme une collection de modules empilés, écrite sous la forme d'une chaîne de caractères. Le déroulement d'un L-system consiste à parcourir la chaîne d'une extrémité à une autre (équivalent à un parcours de bas en haut de la plante) et à remplacer chacun des caractères successivement rencontrés selon des règles de production. La chaîne est donc orientée ; le fait pour un caractère d'être placé en bout de chaîne, par exemple, est significatif (apex des axes ou base de la plante). C'est cette polarité de la chaîne, ainsi que l'utilisation de caractères spécifiques signifiant le branchement des modules entre eux, qui véhiculent l'information topologique.

Topologie

Comme nous l'avons souligné, topologiquement la représentation la plus adoptée pour l'architecture des plantes (3 dimensions) est l'arbre. Les L-System étant initialement consacrés à la description d'objets unidimensionnels, la chaîne était suffisante. Pour pouvoir conserver la forme de chaîne (qui est une entité aisément manipulable par des ordinateurs) pour la description d'objets tridimensionnels, des caractères spéciaux ont été employés pour signifier le début et la

fin d'une branche ; respectivement les caractères «[» et «] », remplacés ensuite par les instructions « SB() » et « EB() ».

Au final, s'il on considère la succession de deux états d'une plante (exemple théorique) à deux branches constituée d'entrenœuds (E), chacune d'entre elles terminée par un méristème apical (A) possédant la capacité d'émettre de nouveaux entrenœuds, telle que schématisée ci-dessous :

Alors, si cette décomposition de la plante est lue de bas en haut, en incluant un caractère [à chaque fois qu'une bifurcation est rencontrée, et le caractère] à la fin de chaque branche, ces deux états peuvent être représentés par les chaînes :

Etat intial (a) : E[EA]EA
Etape 1 (b) : E[EEA]EEA

Ultimement, la réduction d'un objet en un L-system consiste donc à l'assimiler à un arbre de sous-unités (Mech et Prusinkiewicz, 1996).

Géométrie

Au départ, la puissance de l'approche des systèmes de Lindenmayer se limitait à la réduction des propriétés d'un objet en une chaîne de caractères. Les progrès concomitant du secteur de l'infographie ont par la suite permis de dépasser ce réductionnisme pour en faire la base d'une représentation de l'objet en 3D par reconstruction. **La transformation d'une chaîne de caractères – conceptuellement d'un arbre - en une simulation de l'architecture de la plante repose sur une étape d'interprétation.** L'interprétation consiste à construire une maquette dans un environnement informatique 3D en associant un item tridimensionnel à chacun des modules (caractères) de la chaîne et de les tracer (*in silico*) à la suite les uns des autres. Pour ce faire la chaîne est lue d'une extrémité à l'autre (en respectant les caractères de branchement), ce qui fait que la topologie de l'objet, véhiculée par la chaîne, est restituée.

Matériel utilisé

La mise en œuvre automatisée des L-Systems, *i.e.* la réalisation des étapes de génération/réécriture de la chaîne et d'interprétation, a été rendue possible grâce à une plateforme de modélisation informatique spécifiquement dédiée : L-Studio, développée au sein du département des sciences informatiques de l'université de Calgary (Canada). Celle-ci fonctionne sur la base d'instructions codées dans un langage de programmation spécifique ; L+C (Karkowski et Prusinkiewicz, 2003). Le langage L+C résulte de l'intégration de fonctionnalités du langage de programmation orienté-objet C++ dans un environnement L-system.

Le programme L-system (fig. I.21) au sens strict contient la déclaration des composants de la plante appelés modules (feuille, tige, apex, etc.). L'étape suivante consiste à spécifier l'état initial du système par la déclaration d'une chaîne de caractères appelée axiome, ainsi que le nombre de dérivations de cette chaine, à savoir le nombre d'étapes de lecture/réécriture de cette chaîne par

l'ordinateur. Dans la suite du corps du programme (fig. I.21) sont spécifiées les règles de production, soit donc la manière dont chacun des caractères doit être réécrit à chaque relecture de la chaîne. Enfin dans une dernière phase sont spécifiées les instructions d'interprétation géométrique de chacun des modules, c'est-à-dire la manière dont ils doivent être tracés à l'écran par le moteur de rendu infographique du programme Plant Fractal Generator – lpfg (fig. I.21).

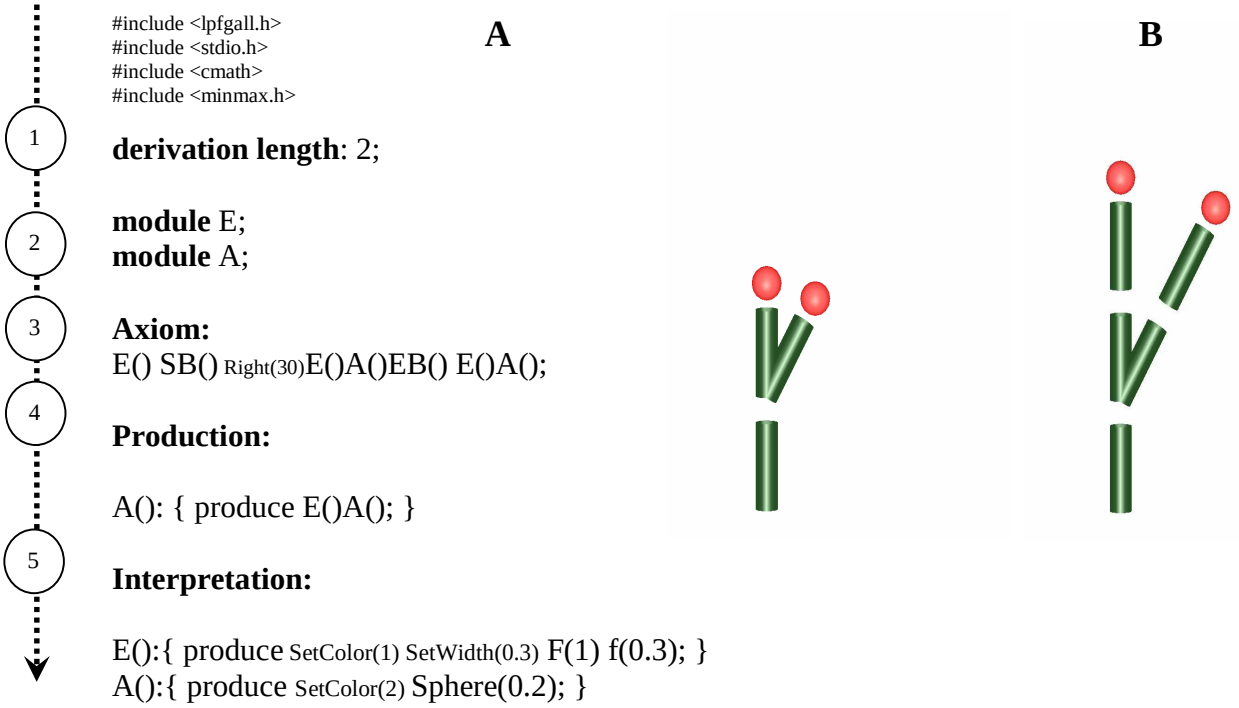


Figure I.21. A) Exemple de programme-type dans le langage L+C. Chaque programme est structuré autour de jalons spécifiques : 1) nombre d'itération 2) déclaration des composants 3) état initial du système, c'est-à-dire de la chaîne (axiome) 4) règles de réécriture de la chaîne 5) règles d'interprétation graphique de la chaîne. Ici conformément à l'exemple décrit plus haut, une plante est représentée par deux modules ; E et A (entrenoeud et apex). Au départ la chaîne prend la forme E[EA]EA. Lors des deux itérations du programme, la règle de production remplace chaque A présent dans la chaine par [EA]. Ensuite la chaîne est interprétée en traçant chaque E sous la forme d'un cylindre et chaque A comme une sphère.
B) Rendu graphique tridimensionnel obtenu à chacune des deux itérations. Il correspond bien à l'évolution de la plante telle qu'elle devait être reproduite.

Open L-systems

Dans un premier temps les L-systems en tant qu'objets informatiques étaient conçus comme des objets cybernétiquement clos. Ils permettaient la création de modèles architecturés et donc spatialisés, mais étaient incapables d'interagir avec des simulateurs de leur environnement physique (Mech et Prusinkiewicz, 1996). Pour pallier à cette limitation, des modules de communication permettant l'échange d'informations (variables) entre le L-system et d'autres programmes ont été introduits (intégrés dans la chaîne sous la forme ?E()). Un programme L-system interagissant ainsi avec son environnement virtuel est alors qualifié de « ouvert » (fig. I.22). Des études sur la modélisation des réactions physiologiques ou morphogénétiques aux modifications de l'environnement lumineux en particulier ont été fructueuses grâce aux L-system ouverts (par exemple Gautier *et al*., 2000 ; Evers *et al*., 2005).

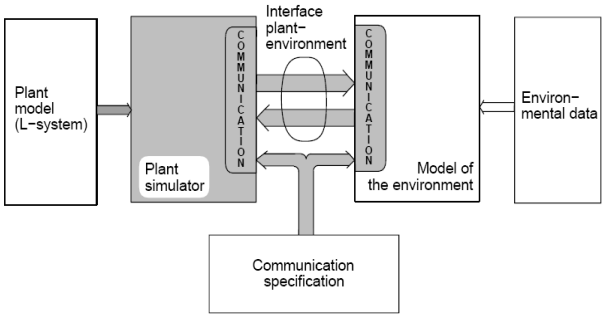


Figure I.22. L system ouvert. Organisation logicielle de la modélisation des interactions plante-environnement. Les rectangles grisés indique les composants faisant partie intégrante de la plateforme de modélisation L-Studio et les rectangles blancs les données et programmes devant être créées par l'utilisateur. Les flèches grises représentent l'échange d'informations standardisées. Selon Mech et Prusinkiewicz (1996).

5) Quelle trame d'hypothèses pour réduire le ray-grass en un L-System ?

Comme décrit plus haut, une simulation de la cinématique du déploiement spatial de la plante nécessite l'intégration de la description i) de sa structure et ii) de son fonctionnement par l'utilisation de procédures gérant l'évolution de cette structure.

Antécédents

Si des simulateurs structure-fonction de la morphogénèse aérienne du ray-grass ne sont pas disponibles, des travaux similaires ont été menés sur d'autres graminées et peuvent servir de base de réflexion. Il s'agit principalement des modèles ADEL (blé et maïs ; Fournier et Andrieu, 1998 ; fig. I.23) sous le formalisme L-system, du modèle de riz de Watanabe *et al*. (2005 ; fig. I.23) également sous L-system, du modèle TILLERTREE de Tomlinson *et al.* (2007 ; assimilé orienté-objet). Par ailleurs des auteurs ont publié des descriptions des protocoles ou des fondamentaux à mobiliser pour réaliser des modèles structure-fonction, en général (Vos *et al*., 2007) et des graminées en particulier (Fournier *et al*., 2007).

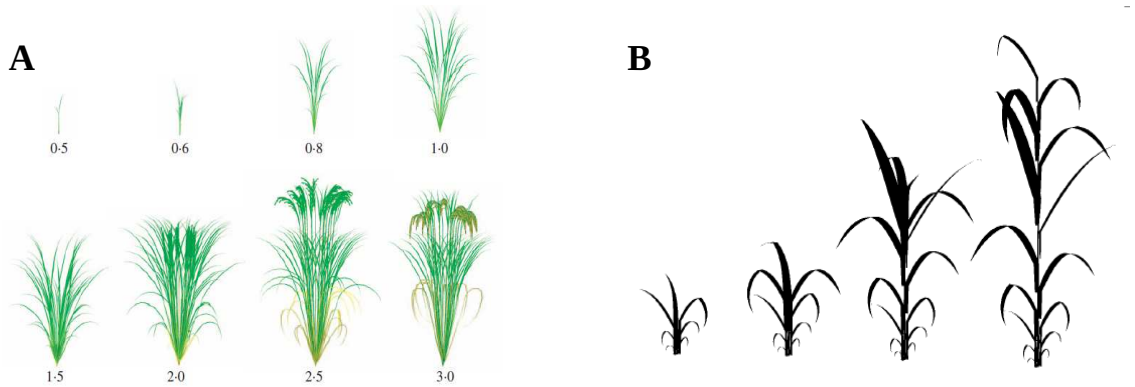


Figure I.23. Des bases théoriques et techniques pour la création d'un simulateur de la morphogénèse aérienne du ray-grass : le riz (A) et le maïs (B) virtuels de respectivement Watanabe et al. (2005) et Fournier (2000).

Dans tous les cas le développement d'un simulateur de la morphogénèse aérienne du ray-grass selon l'approche L-system nécessite de réduire:
-la structure de la plante en un arbre de sous-unités.
-le fonctionnement morphogénétique de la plante en règles de réécriture modifiant cet arbre

Structure

La première étape en vue d'une modélisation modulaire structure-fonction est de déterminer l'unité de base du processus de modélisation ; organes, cellules etc. L'architecture des plantes et des graminées en particulier est par nature modulaire : il s'agit d'un système constitué de l'agrégation d'un grand nombre d'éléments semblables (feuilles, entrenoeuds, bourgeons, etc.). **Le développement des plantes est par ailleurs ordonné et prédictible** (McMaster, 2005), **de nature incrémentale**, certains organes étant indissociables.

Cette recherche du niveau d'analyse - au sens strict - le plus pertinent fait donc écho aux théories botaniques sur la modularité des plantes, remontant au début du XIXième siècle pour certaines, et appréhendant la plante comme une « méta-population » (White, 1979) faite d'une collection de sous-unités structurales, briques de construction dont le rôle est comparé à celui des cellules pour les organes (McMaster, 2005). Dans cette lignée, Asa Gray (1879) aurait forgé le terme de phytomère (à partir des phytons de Gaudichaud), ainsi explicité :

« plant parts, the structures which produced in a series make up a plant of higher grade »

La morphologie de la plantes résulterait ainsi de l'accumulation de ces sous-unités élémentaires (Mac Master, 2005 ; fig. I.24). Souvent ces phytomères ont été identifiés à la structure constituée :

-d'un **entrenoeud** associé à
-un **bourgeon axillaire** et
-d'un **nœud** portant
-un **primordium foliaire**

Ces phytomères seraient émis séquentiellement par les méristèmes apicaux au sein de chaque branche. Chaque bourgeon axillaire a par ailleurs la capacité de se différencier en méristème apical, pouvant ainsi potentiellement devenir un nouvel émetteur de phytomères, donnant naissance à une nouvelle branche. Bien que l'existence des phytomères en tant « qu'unités » (surtout fonctionnelles), voire en tant « qu'individus », réels fasse fondamentalement question, **le concept reste** néanmoins **très opérant pour la description structurale des plantes, et des graminées en particulier** (White, 1979 ; MacMaster, 2005). De ce fait l'utilisation du concept de phytomère fait largement consensus et il est employé dans la très grande majorité des tentatives de compréhension de l'architecture végétale (Yang *et al.*, 1998 ; Lafarge *et al*., 2005 ; Tsukaya, 2006) et de construction de modèles structure-fonctions (Fournier et Andrieu, 1998 ; Evers *et al.*, 2005 ; Watanabe *et al.*, 2005 ; Fournier *et al.*, 2007 ; Tomlinson *et al*., 2007 ; Vos *et al*., 2007).

Une manière de réduire le ray-grass en un arbre de sous-unités est donc de le décrire comme un réseau de phytomères. Ces phytomères sont empilés au sein de leur axe propre, chaque axe étant branché sur l'axe d'appartenance du bourgeon qui leur a donné naissance. Cette organisation conditionne les relations topologiques entretenues entre les composants. Si les phytomères sont identiques pour ce qui de leur structure, les propriétés des organes (longueurs des feuilles, etc.) qu'ils portent sont très variables. En décomposant l'appareil aérien du ray-grass en phytomères, il apparaît ainsi qu'une talle compte en moyenne une vingtaine de phytomères actifs, parmi lesquels en moyenne deux à trois portent des feuilles matures, et deux des feuilles en croissance (Yang *et al*., 1998 ; fig. I.24).

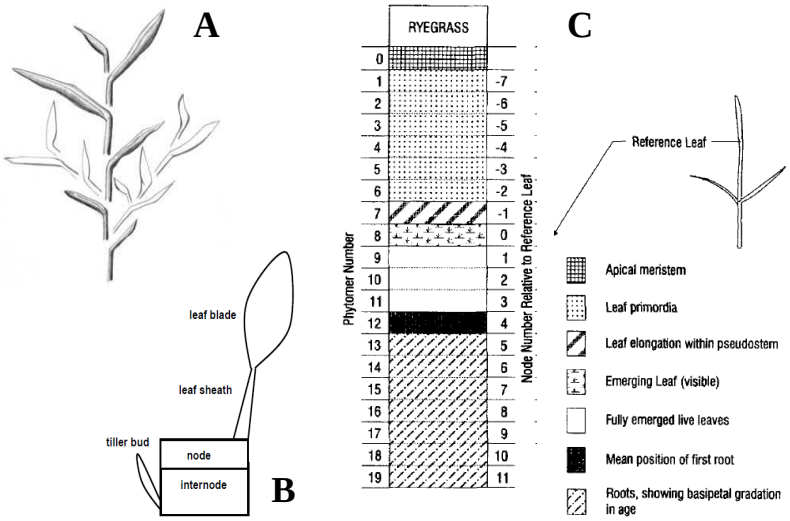


Figure I.24. A) La plante comme un assemblage de phytomères, selon McMaster (2005)
B) Représentation schématique d'un phytomère typique de graminée selon Vos et al. (2007).
C) Décomposition d'une talle de ray-grass en phytomères par Yang et al. (1998). Les propriétés des feuilles portées par chacun de ces phytomères sont différentes. Par exemple, à un instant donné, sur une talle, trois phytomères portent des feuilles matures, et six portent des feuilles encore au stade primordium.

Les contrastes entre les propriétés des organes portés par chacun de ces phytomères résultent du fonctionnement de la plante.

Fonctionnement

La décomposition de la structure permet au mieux d'obtenir des simulations statiques, décrivant la morphologie de la plante à un instant donné. Pour comprendre la structuration dynamique du couvert végétal prairial il s'agit d'une étape indispensable, mais il est également nécessaire de décrire l'évolution temporelle de cette morphologie. Il faut donc reproduire le développement et la croissance de la plante. Dans le cadre du paradigme des L-systems, il s'agit de traduire le fonctionnement morphogénétique en règles procédurales de réécriture.

Comme décrit plus haut (I.A.3) la morphologie du ray-grass résulte essentiellement du développement foliaire. **Capturer l'occupation de l'espace aérien par le ray-grass nécessite donc de capturer ce qui détermine i) l'évolution du nombre total de feuilles et ii) leurs propriétés géométriques à tout instant (*p.ex.* longueur, largeur, position, orientation).** La longueur foliaire est le paramètre le plus important à reproduire à ce niveau du fait que leur élongation est quasiment unidirectionnelle (selon l'axe proximo-distal). Leur largeur semble plutôt être un paramètre allométrique, relativement stable (Verdenal, 2004). Aussi la surface foliaire dépend directement de la longueur des feuilles. De plus la longueur foliaire est un caractère d'importance agronomique (voir I.A.2).

Il s'agit en conséquence de déterminer les régulateurs (Evers *et al*., 2005) :

- du nombre et donc de la démographie des phytomères (rythme d'apparition en particulier).
- de la morphogénèse foliaire pour chacun de ces phytomères, en y incluant les cinétiques de son développement (délai d'initiation, coordination des transitions de croissance du limbe vers la gaine, etc.).

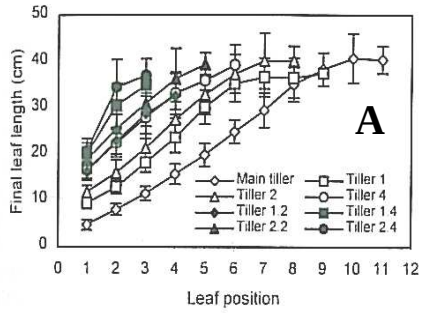
Etant illusoire d'espérer aboutir à une intégration mécaniste absolue de tous les processus rendant compte de ces phénomènes, il est nécessaire d'opérer un choix dans la multitude des systèmes de

contrôles candidats. Le choix de ces systèmes de régulation est essentiellement conditionné par les objectifs de la modélisation et donc par l'angle sous lequel est envisagé le problème : niveau d'organisation de référence (cellulaire, foliaire, etc.), problématiques centrales (p.ex. aspects trophiques). **Dans tous les cas, la nécessité est de déterminer un moyen de reproduire les invariants du développement architectural, c'est à dire de dégager les grandes tendances régulatrices, au-delà du bruit que constituent la plasticité phénotypique ou les limitations trophiques.**

La solution descriptive du rang relatif des phytomères

N.B. Dans ce paragraphe, le terme de « rang » d'un organe fera référence à la position occupée par le phytomère portant l'organe en question dans son axe d'appartenance, en partant de la base. Le rang 1 fait donc référence au premier phytomère, le plus ancien de l'axe.

Le développement des graminées suit une séquence prédictible (McMacster , 2005). En effet, il apparaît que les feuilles occupant les rangs successifs d'un axe présentent des caractéristiques géométriques et dynamiques (vitesse et durée d'allongement, délai d'initiation) qui ne suivent pas des tendances aléatoires ou indéterminées. Au contraire - hors stress - **chaque génotype présente un gradient morphogénétique caractéristique et hautement conservatif le long de chaque axe** (Tivet *et al*., 2001 ; Lafarge et Tardieu, 2002 ; Evers *et al.*, 2005 ; Fournier *et al.*, 2005 ; Andrieu *et al*., 2006 ; Fournier *et al*., 2007 ; fig. I.25).



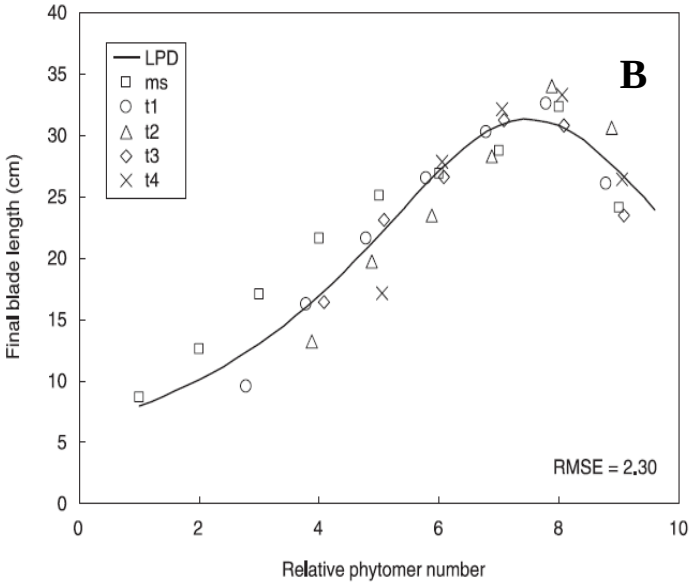


Figure I.25. Les dimensions des organes présentent des profils conservatifs et prévisibles sur les différentes talles.
A) Longueur finale des feuilles successives du brin maître et des talles chez le ray-grass anglais (Lestienne et al., 2002)
B) Longueur finale des limbes foliaires du brin maître et de quatre talles chez le blé (Evers et al., 2005). Les différents axes exhibent un profil identique pour les séries foliaires, lorsqu'elles sont exprimées en fonction du rang relatif du phytomère.

Sur la base de ces gradients, il est possible de prédire les caractéristiques foliaires en fonction du rang d'insertion. Ce motif, en conditions non-limitantes, semble de plus se reproduire de manière identique sur chaque branche, à indices généalogiques égaux (somme des rangs des feuilles et des talles) : par exemple la feuille 2 de la talle 2 (émergeant de la feuille 2 du brin maitre) aura une longueur similaire à la feuille 4 du brin maître ou à la feuille 1 de la talle 3 (Bos et Neuteboom, 1998 ; Tivet *et al*., 2001).

L'association propriétés-rang et l'utilisation de ces gradients morphogénétiques empiriquement déterminés en fonction de ce que Evers *et al.* (2005) qualifient de « relative phytomer number » (fig. I.25), permet la création de maquettes réalistes de la morphologie des graminées (p.ex. España *et al*. 1999 ; Evers *et al.*, 2005 ; Watanabe *et al.*, 2005 ; Fournier *et al.*, 2007). Il s'agit cependant d'une démarche uniquement descriptive. Pour atteindre une compréhension plus mécaniste des déterminants de ces gradients morphogénétiques, certains auteurs ont tenté d'apporter des explications se basant sur des observations faites à des niveaux d'organisation biologiques inférieurs, en particulier cellulaires. Ces travaux seront décris plus loin.

Dans tous les cas, si le recours à ces gradients morphogénétiques permet de reproduire la morphologie des brins, il reste nécessaire de caractériser le rythme d'apparition des phytomères pour décrire la dynamique de la morphogénèse.

Coordination

Un point fondamental dans la compréhension de la démographie des phytomères concerne les cinétiques d'initiation et d'apparition des feuilles, qui reflète le rythme de recrutement de nouveaux phytomères (inaccessible expérimentalement sans destruction de la plante et de toute manière très difficile à évaluer). Il apparaît chez certaines espèces comme le blé que le rythme d'apparition des feuilles (phyllochrone) présente une grande stabilité lorsqu'il est exprimé en fonction des degré-jours de croissance (Hay et Kemp, 1990 ; fig. I.26).

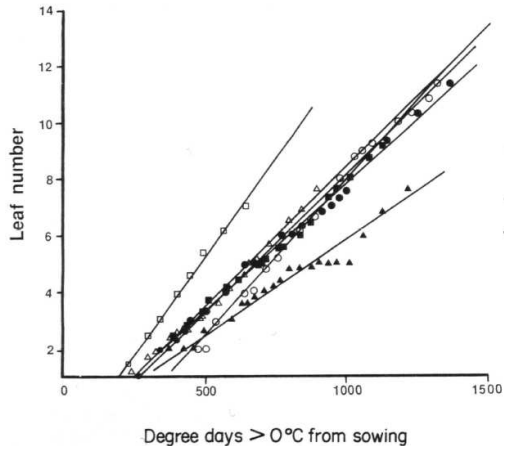


Figure I.26. Evolution du nombre de feuilles sur le brin maître, chez le blé, en fonction du cumul des températures depuis le semis, par Hay et Kemp (1990). Les séries correspondent à des dates de semis différentes, pour les années 1983/1984 et 1984/1985, en plein champ. Malgré l'effet « année » le phyllochrone apparaît comme étant relativement stable.

Pour expliquer cette constance du rythme d'apparition des feuilles, Hay et Kemp (1990) en ont fait appel au rythme d'initiation des feuilles au niveau du méristème apical (plastochrone). Le rythme d'apparition (visible) des feuilles pourrait être contrôlé par le plastochrone puisqu'il existe une relation linéaire entre le nombre de feuilles visibles et le nombre de feuilles initiées. Le même type de modèle de coordination à été présenté par Padilla et Otegui (2005) pour le maïs. Le plastochrone lui-même pourrait être sous la dépendance d'une horloge interne ou correspondre au temps nécessaire à l'accumulation d'un nombre critique de cellules au niveau du primordium (Skinner et Nelson, 1995). Kirby (1990) pour sa part invoque un possible rétro-contrôle des feuilles en croissance sur le plastochrone, médié par des processus de nature mécanique ou hormonale.

Ce type d'hypothèse correspond à une autre voie explorée, cherchant à établir des relations de coordination entre les croissances des organes de rangs différents, fondée sur l'observation d'une certaine synchronisation des phases de croissance des feuilles et des talles (Tesarova *et al.*, 1992 ;

Skinner et Nelson, 1994.). Ainsi, chez l'orge, le début de l'élongation d'une feuille à un rang *n* serait concomitant de l'apparition de la séparation gaine/limbe au rang immédiatement supérieur (Tesarova *et al*., 1992). **Skinner et Nelson (1994, 1995 ; fig. I.27) pour leur part ont constaté la synchronie d'événements sur trois nœuds adjacents :** apparition de la ligule au rang *n*, début de la division cellulaire et de l'élongation du limbe au rang *n+1*, début de la division cellulaire et élongation du limbe dans le bourgeon axillaire au rang *n-1*.

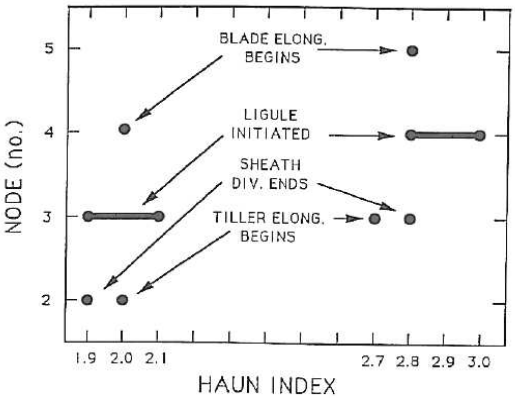


Figure I.27. Coordination d'événements relatifs à l'ontogénèse foliaire à des nœuds adjacents, chez la fétuque (Skinner et Nelson, 1995). Les événements sont datés en fonction de l'indice développemental de Haun. L'initiation de la ligue de rang n, le début de l'allongement de la feuille de rang n+1 et de la talle de rang n-1 semblent synchrones.

Ces auteurs soulignent l'importance de la régulation du processus de division cellulaire à la base des feuilles, en particulier de son arrêt, dans le contrôle de cette synchronisation. Wilson et Laidlaw (1985) ont suggéré que l'arrêt de la division cellulaire pourrait être déclenché par l'apparition de la pointe de la feuille à la lumière, lorsqu'elle émerge du tube de la pseudotige. En effet, d'après leurs expérimentations, la longueur de la pseudotige affecte le nombre total des cellules épidermiques du limbe foliaire chez le ray-grass ; plus le tube d'émergence est long, et plus le nombre de cellules est grand. Casey *et al*. (1999) ont également soutenu cette hypothèse à partir des résultats de leurs manipulations de la pseudotige. Andrieu *et al*. (2006) associent pour leur part la différenciation de la ligule à la base des feuilles (de maïs) à l'émergence de la pointe de la feuille sur la base de leurs observations et des travaux de Freeling (1992). Les résultats expérimentaux de Casey *et al*. (1999) ne sont pas contradictoires avec cette hypothèse, puisque la réduction de la longueur de la pseudotige par incision induit une différenciation plus précoce de la gaine.

Associés aux travaux de Skinner et Nelson (1994) **ces hypothèses pourraient laisser penser que les trois événements décris plus haut seraient concomitants de l'apparition de la pointe de la feuille de rang *n*,** bien que Skinner et Nelson (1994) n'aient pas constaté ce fait. Enfin, la détection de l'émergence du col des feuilles (jointure gaine-limbe sur laquelle est insérée la ligule) a pour sa part également été avancée comme un signal putatif déclenchant l'arrêt de l'allongement de la gaine (Fournier *et al.*, 2004). **La question de la coordination de la croissance des feuilles, on le constate donc, migre progressivement vers la question des relations entre les phénomènes d'émergence (pointes des feuilles et cols) et les rythmes d'émission foliaire.**

<u>Interprétation biologique</u>

Comme cela a été suggéré, les déterminismes biologiques des ces phénomènes de coordinations sont encore à explorer. **L'hypothèse d'une régulation de la coordination par des phénomènes d'émergence – à plus forte raison - repose actuellement encore sur des spéculations**, les preuves expérimentales permettant de les étayer faisant défaut. **L'explication la plus intuitive**

consiste à considérer que l'émergence (pointe et col) pourrait être un stimulus menant à la production de régulateurs (p.ex. facteur de transcription, hormone) qui déclencheraient des événements développementaux comme le démarrage de la croissance d'un *primordium* à l'apex.

L'invocation de signaux n'est cependant pas indispensable, d'autres pistes résidant en la possibilité d'une influence des flux phloémiens (Lafarge *et al*., 2005). En effet, d'après Brégard et Allard (1999) les feuilles de fétuque en croissance sont exclusivement importatrices ou exportatrices d'assimilats. D'abord importatrices, la transition vers le statut d'exportatrice (vers sa gaine propre et les autres feuilles en croissance) s'opère au moment auquel le limbe atteint 80% de sa longueur finale. Selon ces auteurs, cette transition pourrait correspondre au temps nécessaire à l'inversion des flux phloémien dans les vaisseaux conducteurs. Cette transition correspond au moment auquel les cellules de la gaine cessent leur division, et à l'entrée de la gaine en phase d'allongement rapide d'après Skinner et Nelson (1994 ; 1995), c'est-à-dire au moment auquel la croissance des *primordia* au rang *n+1* commence. **La coordination observée pourrait donc résulter de la réorientation des flux d'allocation des assimilats.** Il s'agit d'une approche légèrement nuancée par rapport à l'idée d'une régulation du débourrement des bourgeons axillaires par une *limitation* des disponibilités absolues en Carbone (*sensu* assimilats). Cette idée d'une régulation purement trophique est d'ailleurs critiquée par Skinner et Nelson (1995), qui auraient constaté au contraire une capacité des talles de fétuque à mobiliser un grand nombre de bourgeons, même après retrait d'une partie substantielle de leur surface photosynthétique.

Implémentation

Quoiqu'il en soit de leur véracité, du fait de leur aspect pratique (Fournier *et al.*, 2007) et de la possibilité qu'elles offrent de construire des modèles autonomes, ces lois de coordination/émergence ont beaucoup été utilisées dans le cadre de la modélisation des graminées, en particulier structure-fonction (tableau I.1 ; Durand *et al*., 1999 ; Fournier *et al*., 2004 ; Lafarge *et al*., 2005 ; Watanabe *et al.*, 2005 ; Fournier *et al*., 2007 ; Tomlinson *et al*., 2007).

Ainsi, comme résumé dans le tableau I.1, les trois modèles morphologiques structure-fonction de graminées les plus aboutis à ce jour associent les propriétés foliaires (notamment leur longueur) à leur rang, et gèrent la question de la démographie des phytomères soit de manière descriptive, soit par des règles de coordination.

Tableau I.1. Principes de définition des propriétés géométriques des feuilles et de la démographie des phytomères dans trois des principaux modèles structure-fonction de graminées.

		Riz (Watanabe *et al., 2005*)	Bunchgrass (Tomlinson *et al*., 2007)	ADEL Blé (Evers et al., 2005)
Géométrie foliaire	Détermination des propriétés foliaires	Rang	Rang et ressources (carbone organique assimilé)	Rang (relative phytomer number)
Démographie des phytomères.	Rythme de recrutement de nouveaux phytomeres – Rythme d'apparition des feuilles (phyllochrone)	Photopériode et somme des températures	Coordination	Coordination et spécification utilisateur
	Rythme de recrutement de nouvelles talles	Coordination	Disponibilité en ressources (carbone organique assimilé)	Environnement lumineux et coordination sur la base du calcul de délais.

La grande limitation de ces modèles réside en l'utilisation de lois empiriques d'association rang-propriétés et de spécifications utilisateur. Ce défaut, leur nature déterministe, les rend très rigides et incapables de capturer des phénomènes de plasticité phénotypique à l'environnement, comme conclu par Fournier *et al.* en 2007 :

"Currently, SPMs of Gramineae are mainly based on empirical parameterization of the emergent properties of morphogenesis: to a large extent, they capture with mathematical relationships the conservative patterns of architectural development, instead of simulating the local processes by which these patterns are built. This is already a valuable step […]. However, this makes it more difficult to predict correctly how a plant responds to a change in the environmental conditions, and will be a key issue to think correctly about how morphogenesis interacts with plant functioning."

6) Rôle morphogénétique de la pseudotige

Nécessité d'une approche d'un certain degré mécaniste

Dans l'optique du développement d'un simulateur de la morphogénèse aérienne du ray-grass, **il semble nécessaire de procéder à l'implémentation de règles plus mécanistes, en particulier parce que la simulation de la réaction morphogénétique de la plante à la défoliation est un élément essentiel de la compréhension de la structuration des couverts prairiaux.** Il n'est donc pas possible de maintenir une association rang-caractère alors même que la structure de la plante est ajustée en fonction des conditions de défoliation : réduction de la tailles des feuilles, du phyllochrone et augmentation transitoire du tallage (Gant *et al*., 1981 ; Yang *et al*., 1998 ; Gautier *et al*. 1999 ; Hernandez Garay *et al*., 1999).

Dans ce cadre, les hypothèses de coordination évoquées (par des événements d'émergence) pourraient constituer une explication plausible à la diminution du délai d'apparition des feuilles et à l'augmentation du tallage. En effet, bien que des preuves expérimentales solides manquent sur l'impact de l'émergence des pointes foliaires sur le développement des feuilles suivantes, s'il est considéré que la pointe d'une feuille déclenche à son émergence la croissance de la feuille suivante et de la talle du rang inferieur (voir ci dessus), alors **la longueur de la pseudotige apparaît comme un régulateur important des dynamiques d'émission foliaire et de tallage**. De fait, dans ce cadre théorique, une défoliation qui réduit la longueur de la pseudotige accélérera le rythme d'apparition des feuilles et donc diminuera le phyllochrone et augmentera le tallage, tel que cela est constaté.

L'implémentation de règles de coordination pour la gestion de la démographie des phytomères apparaît donc comme un moyen de capturer les dynamiques d'émission foliaire et de recrutement de nouvelles talles : i) en condition non perturbée et ii) sous contrainte de défoliation. Sur cette base, il s'agit d'établir des règles permettant de capturer les gradients morphogénétiques foliaires (en particulier de longueur) sans faire appel au rang d'insertion des feuilles. **Ici encore il apparaît que la pseudotige joue un rôle déterminant, du fait de son influence sur l'ontogénèse des zones de croissance foliaires** (Fournier *et al.*, 2004). Ce rôle sera décrit plus loin. La question ici est tout d'abord celle de la compréhension des processus expliquant la croissance foliaire et l'établissement de la longueur finale des organes. Des études multi-échelles visant cet objectif ont été entreprises à cette fin, notamment pour élucider les dynamiques cellulaires sous-tendant l'élongation foliaire (Borrill, 1961).

Principes généraux de l'élongation foliaire chez les graminées prairiales

La croissance des feuilles est limitée à leur extrémité proximale, confinée dans le tube formé par les gaines des feuilles précédentes, les tissus foliaires étant émis par le méristème basal, au moins pour ce qui concerne le limbe. **La cinétique d'allongement foliaire des graminées présente un profil sigmoïdal.** Après la formation du *primordium* la croissance est relativement lente puis subit une phase de forte accélération (vitesse de croissance maximale) avant de finalement ralentir et s'arrêter totalement (fig. I.28).

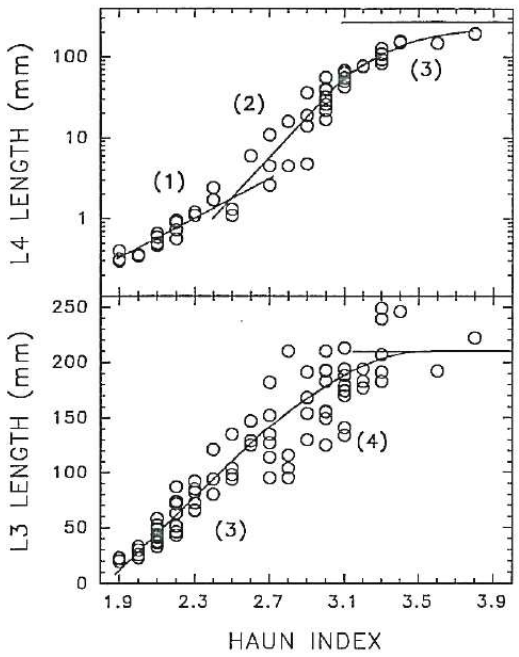


Figure I.28. Croissance foliaire exprimée en fonction de l'indice développemental de Haun (nombre de feuille sur le brin maître). Quatre stades sont visibles : (1) établissement de la zone de division cellulaire, (2) établissement de la zone d'élongation cellulaire, (3) croissance à rythme stable, et (4) fin de la division cellulaire et diminution de la LER jusqu'à l'arrêt complet de la croissance de la feuille.
Les lignes horizontales indiquent la longueur finale des feuilles.
D'après Skinner et Nelson (1995).

Durant la période de croissance maximale qui débute approximativement au moment de l'apparition de la pointe de la feuille au dessus de la pseudotige, la croissance suit une évolution quasiment linéaire dans le temps, qui est qualifiée de phase stationnaire du développement (vitesse d'allongement constante ; Schnyder *et al.*, 1990). Cette cinétique de croissance de la feuille résulte en fait de la succession de la croissance de ses deux organes majeurs, le limbe puis la gaine. Leur croissance respective suit une discrimination quasi-exclusive dans le temps : le limbe est produit en premier. Lorsqu'il mesure environ 20% de sa longueur finale la ligule devient visible mais la gaine n'entre en phase rapide de croissance que lorsque le limbe à déjà atteint 80 à 90% de sa longueur finale (Skinner et Nelson, 1994).

Du fait des difficultés de mesure de la croissance dans sa phase cachée (avant l'apparition de la pointe au dessus de la pseudotige), la caractérisation dynamique de la croissance foliaire peut être obtenue, par approximation, par la mesure de la durée d'allongement et de la vitesse maximale d'allongement, toutes deux mesurées pendant la phase pseudo-linéaire de croissance (respectivement LED et LER ; Durand *et al.*, 1999 ; Lestienne *et al.*, 2002). La phase linéaire de l'allongement explique en effet une grande partie de l'établissement de la longueur finale de la feuille.

Pour élucider les déterminants des phases de croissance décrites plus haut, les dynamiques cellulaires épidermiques (l'épiderme limitant l'expansion de tissus sous-jacents ; Van Volkenburgh, 1999) associées ont été étudiées. Il est apparu que les phases de croissance foliaire répondent elles même à des phases de l'élongation cellulaire. Les cellules épidermiques sont émises par le méristème basal, sous formes de files parallèles (Schnyder *et al*., 1990 ; fig. I.29). La croissance subséquente de ces cellules est principalement unidirectionnelle ; chez la fétuque, elle se fait à 85% selon l'axe proximo-distal de la feuille (Nelson et MacAdam, 1989). Du fait de l'émission et de l'élongation des cellules plus jeunes, une cellule donnée est progressivement éloignée de la base de la feuille.

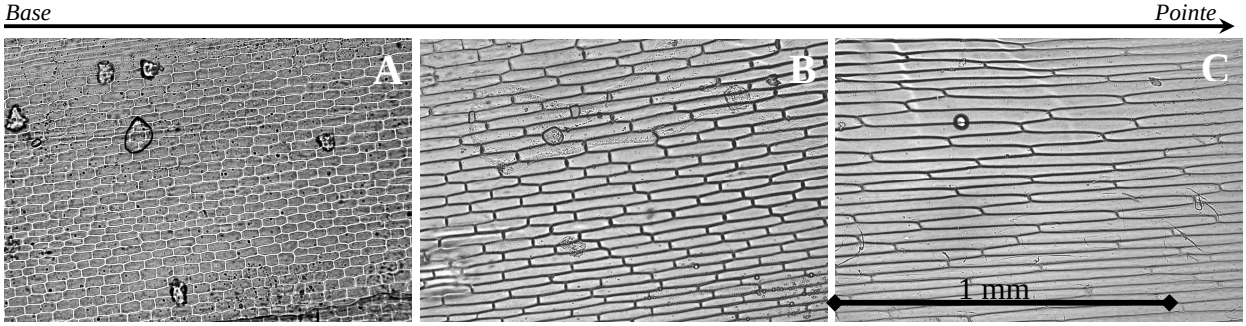


Figure I.29. Empreintes de l'épiderme (abaxial) de feuilles de ray-grass anglais en microscopie optique à resp. 3, 6 et 9 mm de la base de la feuille. Les cellules épidermiques sont émises en files parallèles et entrent en élongation lorsqu'elles sortent de la zone de division (grossissement x10 ; Verdenal, 2004).

Les différents processus de division/élongation/maturation, qui peuvent être discriminés dans le temps, le sont également dans l'espace (fig. I.30) :

-Les divisions cellulaires ont lieu dans les 1,5 à 2 premiers mm de la feuille en croissance (Skinner et Nelson, 1995).

-Entre environ 2 et 30 mm de la base pour *Lolium perenne* (Schaüfele et Schnyder, 2000) les cellules sont en phase d'allongement.

-Au-delà, après la fin de leur allongement, les cellules sont en phase de maturation, pendant laquelle elles poursuivent leur différenciation et où elles acquièrent notamment le matériel cellulaire nécessaire à la photosynthèse. Durant cette phase les parois cellulaires secondaires sont également synthétisées.

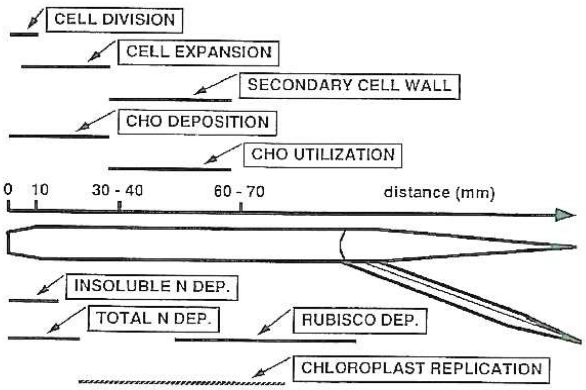
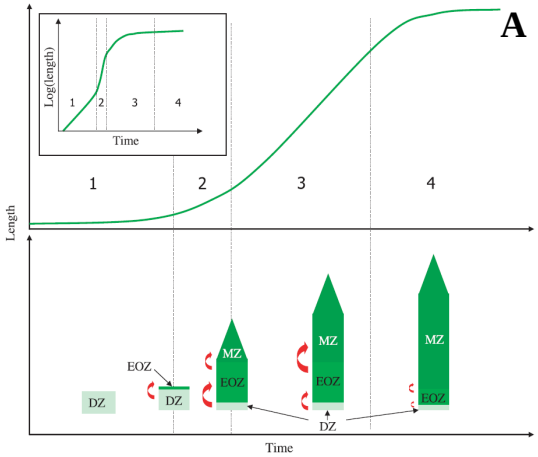


Figure I.30. Zones de croissance et processus physiologiques associés durant l'élongation d'une feuille de fétuque (Skinner et Nelson, 1995).

Ces comportements cellulaires contrastés dans la feuille en croissance ont été appréhendés et formalisés comme différentes zones. Trois zones distinctes aux dynamiques cellulaires propres

ont été proposées : la zone de division (DZ) à la base, la zone d'élongation stricte (Elongation-Only Zone, E-OZ) au-delà (elles forment à elles deux la zone d'élongation, ZE) et enfin la zone de maturation (MZ ; Schnyder *et al.*, 1990 ; Schaüfele et Schnyder, 2000). **L'ensemble de ces dynamiques cellulaires, du processus d'émission des cellules par division à leur croissance/maturation lors de leur transit à travers les différentes zones, peut être perçu comme un flux.** Durand *et al.*, (1999) puis Fournier *et al.* (2005) l'ont modélisé et formalisé avec un certain succès par des jeux d'équations différentielles. Ces équations décrivent les flux de transfert de cellules entre les différentes zones (fig. I.31). Sur cette base il est possible de reproduire de façon réaliste la croissance des feuilles.



B

$$\begin{cases} \dfrac{dD_z}{dt} = k_1(1-a)D_z \\ \dfrac{dE_{oz}}{dt} = k_2(1-b)E_{oz} + ak_1D_z \\ \dfrac{dM_z}{dt} = k_2bE_{oz} \end{cases}$$

Figure I.31. A) Représentation schématique de la croissance foliaire et de l'ontogénèse parallèle des zones de division, croissance et maturation. B) Les dynamiques cellulaires relatives à la croissance foliaire peuvent être modélisée sous la forme d'un jeu d'équations différentielles décrivant les flux de cellules entre les différentes zones de la feuille. D_z, E_{oz} et M_z représentent la longueur des zones de division, d'élongation stricte et de maturation. k_1 et k_2 (T^{-1}) sont les taux d'allongement relatifs des tissus dans la zone de division (DZ) et d'élongation stricte (E-OZ), respectivement. a et b (sans unités) correspondent à la proportion de tissu passant respectivement de la zone de division vers la zone d'élongation stricte, et de la zone d'élongation stricte vers la zone de maturation (Durand et al., 1999 ; Fournier et al., 2005).

***In fine*, la croissance foliaire correspond à l'expansion du tissu épidermique, elle-même due à un flux de cellules qui s'allongent quasi-uniquement dans leur axe proximo-distal.** La dimension finale des feuilles est fonction du nombre et de la longueur des cellules. Les propriétés de la cinétique de croissance d'une feuille sont déterminées par le taux de production cellulaire, ainsi que par la vitesse d'allongement, la durée d'allongement et la longueur finale des cellules (MacAdam, 1989). La vitesse d'élongation foliaire (LER) dépend du nombre de cellules en élongation et de leur vitesse individuelle d'élongation.

A partir de ces éléments et de l'utilisation du concept de zone d'élongation, la LER peut être modélisée comme une résultante de l'interaction de (Arredondo et Schnyder, 2003 ; Kavanova *et al.*, 2006):

1- la longueur de la Zone d'Elongation (LGZ, mm)

2- la vitesse d'allongement relative élémentaire des tissus dans la zone d'élongation (Relative Elemental Growth Rate, $mm.mm^{-1}.h^{-1}$; REGR).

Cette décomposition correspond bien à l'expression de la LER sous forme mathématique à partir du jeu d'équations différentielles de Durand *et al.* (fig. I.31 ; 1999) :

$$LER = \frac{dD_z}{dt} + \frac{dE_{oz}}{dt} + \frac{dM}{dt} = k_1D_z + k_2E_{oz}$$

Toute modification constatée de la LER, peut donc être expliquée par une variation de la longueur de la zone d'élongation, de la REGR, ou par une combinaison de ces deux paramètres. Selon Arredondo et Schnyder (2003) la longueur de la zone d'élongation (LGZ) serait plus plastique que le profil des REGR. Il semblerait que l'établissement de la longueur de la zone d'élongation soit ainsi sensible à la longueur de la pseudotige engainante.

Rôle morphogénétique de la gaine

Comme cela a été évoqué, **un faisceau de données soutient l'hypothèse d'une influence de la longueur de la pseudotige sur la morphogénèse foliaire, en particulier sur la détermination de la longueur des feuilles.** D'un point de vue empirique, la défoliation – y compris au champ par les animaux - entraine invariablement une réduction de la longueur des feuilles (Grant *et al*., 1981 ; Duru et Ducrocq, 2000). De ce fait, de nombreux auteurs on cherché et mis en évidence des corrélations fortes entre la longueur finale des feuilles et la longueur de leur gaine d'émergence, même chez des espèces non prairiales (sur ray-grass pour Grant *et al*., 1981 ; sur orge pour Tesarova *et al.*, 1992 ; sur blé Kemp, 1980 ; Duru et Ducrocq, 2000). Afin de s'assurer que cette relation corrélative est bien de nature causale**,** des études expérimentales ont visé à modifier artificiellement la longueur du tube de la pseudotige, par sa réduction pour Casey *et al*. (1999 ; incision dans la pseudotige laissée intacte) et Wilson et Laidlaw (1984 ; excision de la partie supérieur de la pseudotige à différentes hauteurs) ou son extension artificielle (avec des tubes en papier d'aluminium placés sur des talles coupées ; Wilson et Laidlaw, 1984 ; fig. I.32).

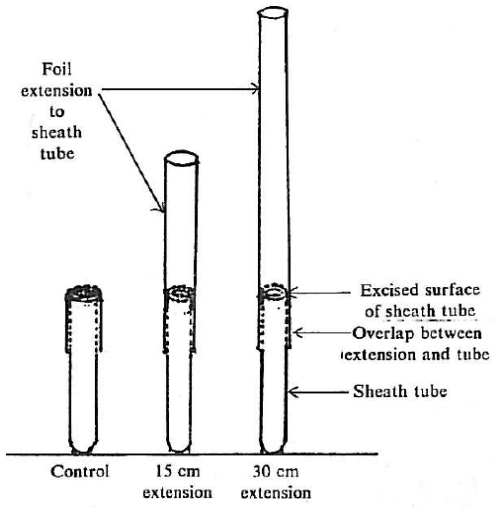
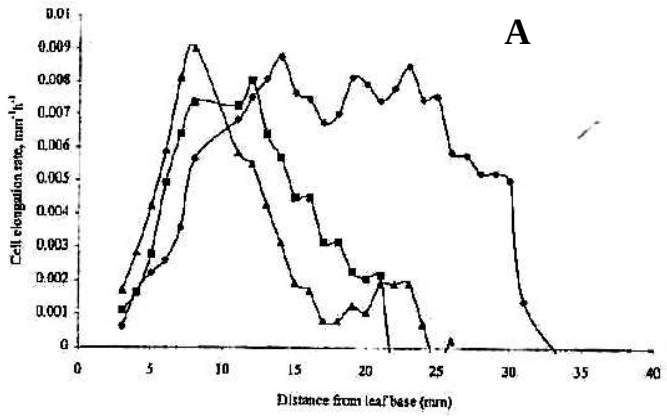


Figure I.32. Vérification expérimentale de l'influence morphogénétique de la pseudotige par Wilson et Laidlaw (1984). Des talles sont coupées et des extensions artificielles en papier d'aluminium rajoutées. Les talles ayant subit ce traitement produisent des feuilles plus longues que les talles témoins.

Ces manipulations ont abouti à une modification de l'élongation foliaire dans le sens de la modification de la pseudotige : **plus la pseudotige est longue et plus la feuille produite est longue.** Cette modification macroscopique est accompagnée d'une modification à la fois du nombre et de la longueur des cellules épidermiques pour les deux études citées. La variation du nombre total de cellules est imputée à la modification du délai d'apparition de la pointe des feuilles, laquelle influerait sur la durée de la division cellulaire (voir ci-dessus) et donc sur la dimension du stock cellulaire produit.

La différence de longueur des cellules serait due à la modification de la position et de la longueur de la zone de croissance des cellules selon Casey *et al*. (1999), qui en ont observé une réduction proportionnelle à la sévérité des incisions réalisées dans la pseudotige (fig. I.33).



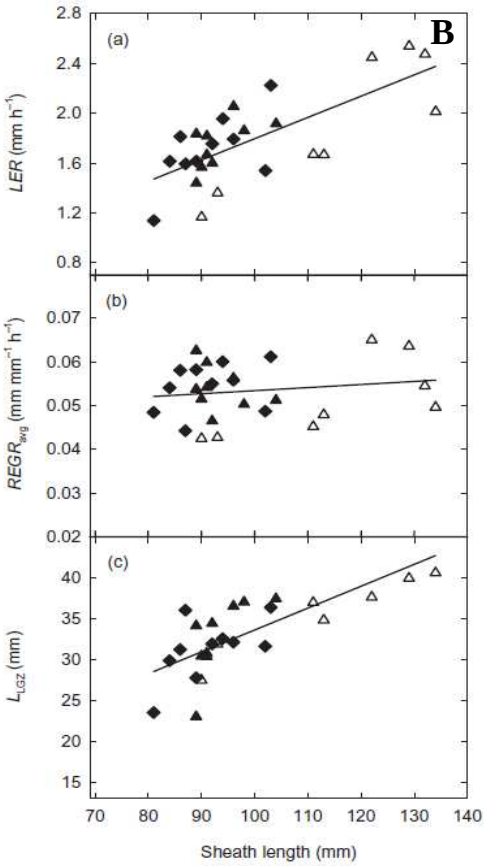


Figure I.33. A) Impact de l'incision de la pseudotige sur le profil des vitesses d'élongation cellulaire dans les 40 mm de la base de feuilles de ray-grass en croissance selon Casey et al. (1999). La longueur de la zone d'élongation des cellules répond à la sévérité de l'incision : 15 mm pour une incision que les auteurs qualifient de sévère (▲) et 25 mm pour une incision modérée (■) , alors que les plantes témoins (●) présentent une zone d'élongation des cellules de 33 mm.
B) Relation entre la longueur de la pseudotige engainante de feuilles de ray-grass anglais en croissance et leur LER, ainsi qu'avec les composantes de la LER (longueur de la zone d'élongation et taux relatif d'élongation élémentaire). Les différents jeux de données correspondent à des traitements phosphorés (Kavanova et al., 2006). Le même type de résultats est présenté par Arredondo et Schnyder (2003).

L'influence de la pseudotige sur la longueur finale des feuilles pourrait donc être médiée par le nombre de cellule et par la LER, elle-même sous le « contrôle » de la pseudotige par son impact sur la longueur de la zone d'élongation des cellules. Ce type de sensibilité de la zone d'élongation foliaire/LER, à la longueur de la pseudotige a effectivement été observée par d'autres auteurs (fig. I.33 ; Arredondo et Schnyder, 2003 ; Kavanova *et al.*, 2006).

<u>Explication : le facteur « lumière » considéré comme majeur</u>

Concernant l'arrêt putatif de la division cellulaire au moment de l'apparition de la pointe des feuilles au dessus de la gaine, Wilson et Laidlaw (1985) avancent un effet médié par la lumière. Cependant, Skinner et Nelson (1994) dans leur étude sur la coordination de la croissance des feuilles et des talles, mentionnent le fait que l'arrêt de la division cellulaire (et les événements associés) s'est faite bien avant (2 jours) l'émergence de la pointe des feuilles. Malgré tout, pour eux ce constat n'invalide pas l'hypothèse de l'influence de la lumière, invoquant notamment les travaux de Vogelmann et Bjorn (1986) sur les propriétés de fibre optique des tissus végétaux, qui mettent en évidence la pénétration de la lumière à l'intérieur des pseudotiges.

Le facteur environnemental lumineux est également apporté comme explication par Casey *et al.* (1999) pour ce qui est de l'influence sur la longueur de la zone d'élongation. Ils suivent en cela Begg et Wright (1962) selon lesquels l'apparition à la lumière pourrait déclencher l'arrêt de l'élongation. Les expérimentations de Skinner et Simmons (1993), consistant à modifier le photoéquilibre des phytochromes en apportant de la lumière rouge sombre avec des fibres optiques sur des feuilles d'orge, ont conduit à la production de feuilles plus longues parce

qu'elles se sont s'allongées plus vite pendant une durée inchangée. Ces éléments pourraient également aller dans le sens d'une possible « inhibition » de l'élongation cellulaire par la lumière, éventuellement médiée par les phytochromes.

Néanmoins, dans les travaux principaux de manipulation artificielle de la longueur des gaines par Casey *et al.* (1999) et Wilson et Laidlaw (1984), il doit être relevé que d'autres paramètres physiques que la lumière ont pu être affectés par les traitements d'incision et d'ajout de tubes d'aluminium, comme le déficit de pression de vapeur (Vapour Pressure Deficit, VPD) ou la concentration en éthylène dans l'environnement immédiat des feuilles en croissance (Fiorani *et al.*, 2002). Le dépôt de composés chimiques (Chaffey, 2000) par la dernière ligule de la pseudotige (à son extrémité) sur les feuilles en croissance n'est également pas à exclure en tant que régulateur, en puissance, de l'élongation foliaire (Fournier *et al.*, 2004).

Pouvoir explicatif de l'hypothèse d'une influence morphogénétique de la pseudotige

Selon les éléments présentés dans cette section, il apparaît que la longueur de la pseudotige pourrait déterminer la longueur finale des feuilles. **Ce rôle morphogénétique de la pseudotige constitue une hypothèse forte,** permettant potentiellement de rendre compte :

1) du gradient morphologique (longueurs des feuilles) observé le long des axes
2) de la similitude des gradients morphologiques sur des axes différents.
3) des effets qualifiés de « médiés par la taille », dont la diminution de la longueur des feuilles suite à des défoliations
4) de l'augmentation de la proportion de la gaine dans les feuilles de rangs élevés
5) de la transition de la phase exponentielle à la phase quasi-linéaire de croissance des feuilles
6) de la stabilisation de la longueur foliaire au delà d'un certain rang

1- *Gradient des longueurs foliaires*

La longueur de la pseudotige correspond à la longueur de la gaine de la dernière feuille émergée. La longueur des gaines dépend en partie de la longueur totale de leur feuille d'appartenance (la gaine représente 20 à 30% de la feuille chez le ray-grass ; Lestienne *et al.*, 2002 ; fig. I.34). Aussi, s'il est considéré que la longueur de la pseudotige participe à la détermination de la longueur finale des feuilles qui en émergent, alors au sein d'une série foliaire (suite des feuilles d'une talle donnée) **l'augmentation de la longueur des feuilles entre le premier et le 10ième rang environ pourrait être expliquée par un système auto-régulé de type récursif** (Fournier *et al.*, 2004): la longueur de la gaine de la première feuille va déterminer la longueur de la seconde feuille, qui va déterminer à son tour la longueur de la troisième, et ainsi de suite. Si le système est amorcé par la production d'une gaine plus grande que la précédente alors il tend naturellement vers une augmentation graduelle de la longueur des feuilles, tel qu'observé jusqu'au rang 8 ou 9.

2- *Similitude des gradients morphologiques sur des axes différents*

Par ailleurs, la régulation de l'allongement foliaire par la hauteur de la pseudotige d'émergence, constitue également une hypothèse pouvant permettre d'expliquer pourquoi les talles d'une plante présentent le même gradient morphologique à un décalage d'indice près. En effet, **si la longueur de la gaine d'émergence détermine la longueur finale des feuilles, alors lorsque la talle *n* émerge de la gaine de la feuille *n* il paraît logique** que sa première feuille ait la même longueur finale que la feuille *n+1* - ayant émergé de la même gaine – et **qu'elle présente ensuite la même**

série foliaire que sa talle mère au décalage *n* près. Ce type d'hypothèse est corroboré par les observations décrite au II.B.5 (Tivet *et al.*, 2001 ; Evers *et al.*, 2005).

3- *Effets qualifiés de « médiés par la taille »*

Poursuivant dans ce cadre théorique, **toute modification contingente de la longueur de la pseudotige** (p.ex. réduction de la croissance des gaines par stress ou défoliation) **serait en mesure d'entraîner une modulation de l'élongation des feuilles suivantes**. Dans le cas de la fauche, toute réduction de la longueur des pseudotiges entrainerait la production de feuilles plus courtes, l'effet se propageant à l'ensemble des feuilles apparaissant après l'événement de coupe. Ce phénomène a effectivement été observé (Grant *et al.*, 1981 ; Duru et Ducrocq, 2000 ; Lestienne, non publié). Ce rôle de régulateur de l'allongement foliaire conférerait la capacité à la pseudotige de médier les effets de facteurs externes, cette hypothèse ayant été formulée notamment par Duru et Ducrocq (2000) au sujet de l'effet de la fertilisation sur la structure des talles. Ce phénomène a également été identifié et discriminé par Kavanova *et al.* (2006) lors de leur étude sur l'effet de la concentration en phosphore dans la zone de croissance de feuilles de ray-grass anglais. Il en ressort que toute modification de la longueur de la pseudotige en réponse à un facteur serait de nature à générer des effets indirects. Comme cela a été souligné par Berone *et al.* (2007), l'appréciation de ces effets médiés par la taille est capitale puisqu'ils peuvent amener l'observateur à confondre des effets intrinsèques d'un facteur avec ces conséquences indirectes de son application.

4- *Augmentation de la proportion de la gaine*

Dans une série foliaire, chez le ray-grass (Lestienne *et al.*, 2002), on peut observer que la contribution de la gaine à la longueur finale de la feuille augmente de manière linéaire à partir du rang 2 au rang 10, passant de 20 à 30% (ce qui semble être le cas également chez le blé d'après Evers *et al.*, 2005 ; fig. I.34).

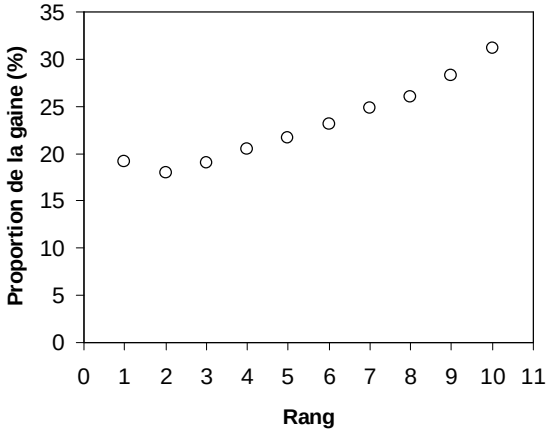


Figure I.34. Contribution de la gaine à la longueur finale de feuilles aux rangs d'insertion successifs d'un brin maître de ray-grass anglais. Calculs et graphique réalisés à partir des données de Lestienne et al. (2002).

La longueur relative de la gaine dans une feuille dépend du placement du col/ligule dans la feuille, qui reflète la partition du stock cellulaire (formé par division) entre les deux organes de la feuille et l'élongation cellulaire qui s'ensuit. Les cellules des gaines sont généralement plus courtes que celles du limbe (respectivement 400 contre 600 µm dans une feuille 6 de brin maitre de ray-grass anglais ; Verdenal, 2004).

Pour Freeling (1992), chez le maïs, la différenciation en ces deux types cellulaires (identité « gaine » ou « limbe ») dépendrait d'un agenda de maturation. Le stade de maturation des cellules au moment où un signal inductif parcourant la feuille les atteint fixerait leur identité

cellulaire. **Les cellules de gaines seraient donc des cellules de limbes immatures**, **dont la différenciation obéit à un contrôle positionnel** (Langdale, 2005) **dans une sorte de champ morphogénétique.** Comme cela a été évoqué plus haut, ce signal pourrait être relâché au moment de l'émergence de la pointe de la feuille (Andrieu *et al.*, 2006). Cette hypothèse est par ailleurs soutenue par le fait que la réduction de la longueur de la pseudotige induit une différentiation plus précoce de la gaine d'après Casey *et al.* (1999).

En conséquence la longueur de la pseudotige pourrait conditionner le moment – et donc l'endroit – du placement de la frontière gaine/limbe. Le nombre de cellule de part et d'autre du col dépend du nombre total de cellules produites au moment où la frontière est créée et de l'endroit où cette frontière est créée. C'est la tension entre ces deux processus ; division et progression du front de maturation, qui conditionne donc réellement la longueur relative des organes de la feuille. Dans le cadre théorique développé ici, toute augmentation de longueur de la pseudotige induit une augmentation du nombre de cellules produites dans la feuille qui se développe dans cette pseudotige. En parallèle, la frontière gaine/limbe est déplacée, puisque générée plus tard. Au final, si jamais la division cellulaire s'effectue à un rythme plus rapide que la maturation nécessaire aux cellules pour pouvoir acquérir l'identité « limbe » au moment de l'émergence de la pointe de la feuille, ce qui ne semble pas impossible, alors la proportion de cellules attribuée à la gaine augmente, et donc sa contribution à la longueur totale de la feuille augmente. Ces phénomènes pourraient expliquer les observations.

5- *Transition de la phase exponentielle à la phase quasi-linéaire de croissance*
L'allongement foliaire suit une croissance de type exponentielle avant apparition de la pointe des feuilles au dessus de la pseudostige, après quoi la phase pseudo-linéaire (stable) de croissance est atteinte (Verdenal, 2004). Ainsi toutes les feuilles dont la pointe est visible sont généralement en phase linéaire de croissance (ou en phase finale d'élongation bien entendu). Cette transition pourrait trouver une explication dans l'hypothèse du contrôle positionnel de la longueur de la zone d'élongation par la pseudotige. En effet avant que la feuille n'émerge la zone d'élongation est en formation, augmentant au même rythme que la croissance foliaire, participant ainsi à l'accroissement exponentiel de la longueur de la feuille. **A partir du moment où la feuille émerge en revanche, la zone d'élongation foliaire atteint sa longueur maximale puisqu'elle est limitée par la longueur de la pseudotige engainante.** Concrètement, la zone d'élongation ne peut pas « déborder » de la pseudotige. Ceci pourrait contribuer à créer la croissance régulière observée.

6- *Stabilisation de la longueur foliaire au delà d'un certain rang*
Au delà du rang 8 ou 9 chez le ray-grass une stabilisation de la longueur des feuilles peut-être constatée (voir ci-dessus, Lestienne *et al*., 2002 ; pour le blé Evers *et al*., 2005). Les arguments présentés au point 1- pourraient mener à croire que la longueur des feuilles devrait indéfiniment augmenter. Ils ne permettent donc pas d'expliquer ce phénomène, et encore moins la diminution de la longueur des feuilles observée chez le maïs (profil en cloche ; Andrieu *et al.*, 2006). L'initiation de la panicule a été avancée comme un processus pouvant expliquer cette stabilisation. Fort puit pour les assimilats, la panicule pourrait capter une partie importante de ces ressources et donc limiter la croissance foliaire, aussi bien chez le raygrass (Borrill, 1961) que chez le maïs (Andrieu *et al*., 2006). Cependant cette stabilisation peut être observée chez le ray-grass (Lestienne *et al.*, 2002) même lorsque les conditions nécessaires à la transition florale n'ont pas été réunies (vernalisation et période d'induction à jour longs ; Jensen *et al*., 2001).

La stabilisation de la longueur des feuilles pourrait être partiellement expliquée par l'atteinte d'une limite maximale pour la longueur de la zone d'élongation. En effet, il est rare de constater des zones d'élongation de plus de 50-60 mm (McAdam *et al*., 1989 ; Verdenal, 2004). De ce fait il semble normal qu'une pseudotige de 100 mm ne puisse induire une LER plus importante qu'une pseudotige de 90 mm, puisque la zone d'élongation se fixera à 60 mm dans les deux cas. Bien sûr la zone d'élongation n'existe pas nécessairement en tant que telle, elle peut très bien correspondre simplement à la zone constituée des cellules en élongation. Et justement, une explication à la limitation de la longueur de la zone d'élongation pourrait très bien être de nature cellulaire puisqu'il semble vraisemblable que les cellules épidermiques ne puissent s'allonger sans limites, pour des raisons purement biologiques. Ainsi il est rare que des cellules épidermiques s'allongent au-delà de 1 à 1,2 mm chez le ray-grass (Verdenal, 2004). Cependant cette interprétation, si elle peut expliquer partiellement une stabilisation de la longueur des feuilles aux rangs d'insertion élevés par l'atteinte d'un seuil maximal pour les longueurs cellulaires, ne peut rendre compte du comportement du nombre de cellules par feuille, qui lui devrait continuer à augmenter dans les rangs supérieurs.

Une autre interprétation pourrait être celle de l'augmentation de la proportion des cellules attribuées aux gaines dans les feuilles aux rangs d'insertion élevés (voir 4-). En effet, à mesure que la longueur de la pseudotige augmente, il se peut qu'une proportion de plus en plus importante des cellules produites par division soit attribuée aux gaines. De ce fait la réduction graduelle du nombre de cellules attribuées au limbe pourrait participer à la réduction de la longueur totale de la feuille, et ce d'autant plus que les cellules du limbe sont plus longues que celles de la gaine. En conséquence, toute cellule attribuée à la gaine participe plus à la diminution de la longueur du limbe qu'à l'augmentation de celle de la gaine.

Une autre explication partielle pourrait résider en la nature exponentielle de la phase de croissance cachée. De ce fait même, il existe une relation de type logarithmique entre le surcroît de temps nécessaire au parcours d'un surcroit de trajet pour la feuille. En d'autres termes, lorsque la longueur de la pseudotige augmente (rangs d'insertion successifs), le temps passé en phase cachée de croissance augmente moins rapidement (fig. I.35). S'il est considéré que le temps passé en phase cachée de croissance détermine le nombre de cellules dans une feuille, alors ce phénomène pourrait concourir à la décélération de l'augmentation de la longueur des feuilles aux rangs d'insertion élevés.

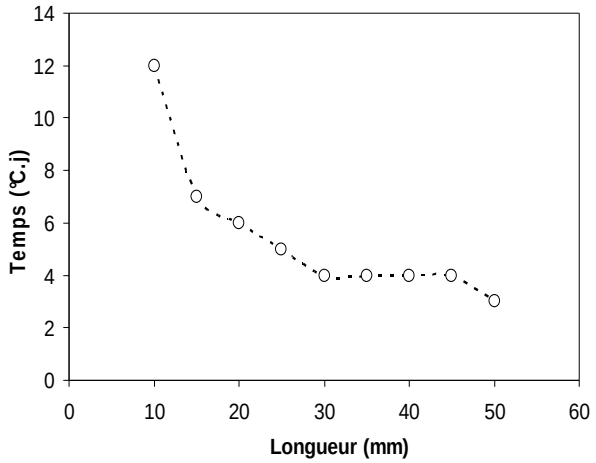


Figure I.35. Illustration par simulation du temps nécessaire à une pointe de feuille en croissance (phase cachée) pour parcourir les cinq derniers millimètres couverts. Graphiques et calculs réalisés à partir des données de Verdenal (2004). Du fait de la nature exponentielle de la croissance en phase cachée, cette feuille mettra 3°C.j pour passer de 45 à 50 mm, contre 7°C.j pour passer de 10 à 15 mm.

Toutefois, ces éléments ne sauraient rendre compte du fait qu'après une défoliation réalisée au moment de la stabilisation des longueurs des feuilles de la série foliaire, les feuilles subséquemment produites (Lestienne, 2002 : non publiée) semblent poursuivre la stabilisation (fig. I.36). Dans la figure ci-dessous la longueur de la pseudotige a été réduite par défoliation (coupe à 25 mm). Si la longueur de la pseudotige était le seul déterminant de la longueur finale des feuilles, ce traitement aurait du engendrer un décalage du profil des longueurs finales. Typiquement la feuille 9 aurait du avoir une longueur comparable à la feuille 7 de la plante non défoliée puisqu'elles ont supposément émergé d'une pseudotige de longueur comparable. Il s'agit donc de données qui incitent à la prudence, étayant les théories favorables par exemple au contrôle temporel, ou en tout cas d'un autre type que celui purement imputable à un effet morphogénétique de la pseudotige, de la stabilisation du gradient morphologique.

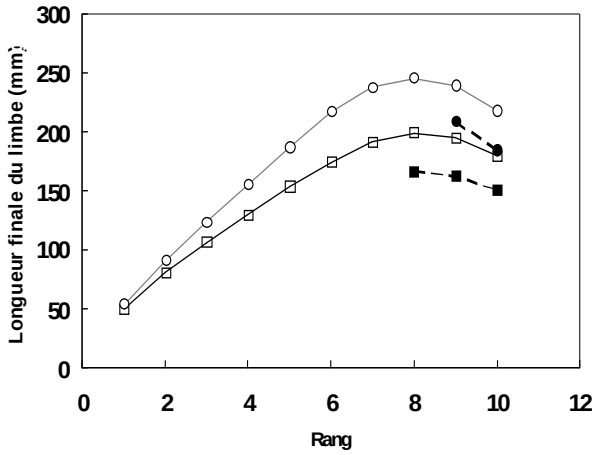


Figure I.36. Profil des longueurs finales des limbes des feuilles successives de brins maîtres de ray-grass non perturbés ou défoliés à 25 mm (□/■ : génotype à feuilles courtes resp. non défolié et défolié, ○/● : génotype à feuilles longues resp. non défolié et défolié). Graphique réalisé d'après les données de Lestienne (2002 ; non publiées).

<u>Résumé : schéma théorique du rôle de la gaine dans la morphogénèse aérienne du ray-grass</u>

Une formalisation schématique de l'élongation foliaire selon le *corpus* théorique présenté dans cette section pourrait être :

La division cellulaire créé un stock de cellules qui s'allongent progressivement, générant la croissance foliaire. Quand la pointe de cette feuille immature atteint l'extrémité distale du tube de la pseudotige la division cellulaire est stoppée, et le stock de cellules immatures est partagé entre gaine et limbe. La feuille continue à s'allonger concomitamment à une vitesse déterminée par la longueur de la zone d'élongation établie, qui est elle-même sous le contrôle (positionnel) de la pseudotige. La durée d'élongation foliaire correspondrait au temps nécessaire à l'élongation de l'ensemble des cellules du stock dans ces conditions. La création du stock cellulaire, sa partition et l'établissement de la zone d'élongation peuvent être appréhendés comme la genèse d'un potentiel de croissance. Sa réalisation correspondrait alors à l'allongement des cellules au sens strict.

Si ces éléments sont recoupés avec les hypothèses relatives à la coordination de l'émission des phytomères, qui pourraient laisser penser que la longueur des pseudotiges pourrait affecter la dynamique de l'émission foliaire sur chaque axe ainsi que le tallage, il apparaît que **la pseudotige pourrait tenir un rôle de régulation tout à fait central dans la morphogénèse aérienne des graminées prairiales.** La figure 37 résume les déclinaisons putatives de ce rôle.

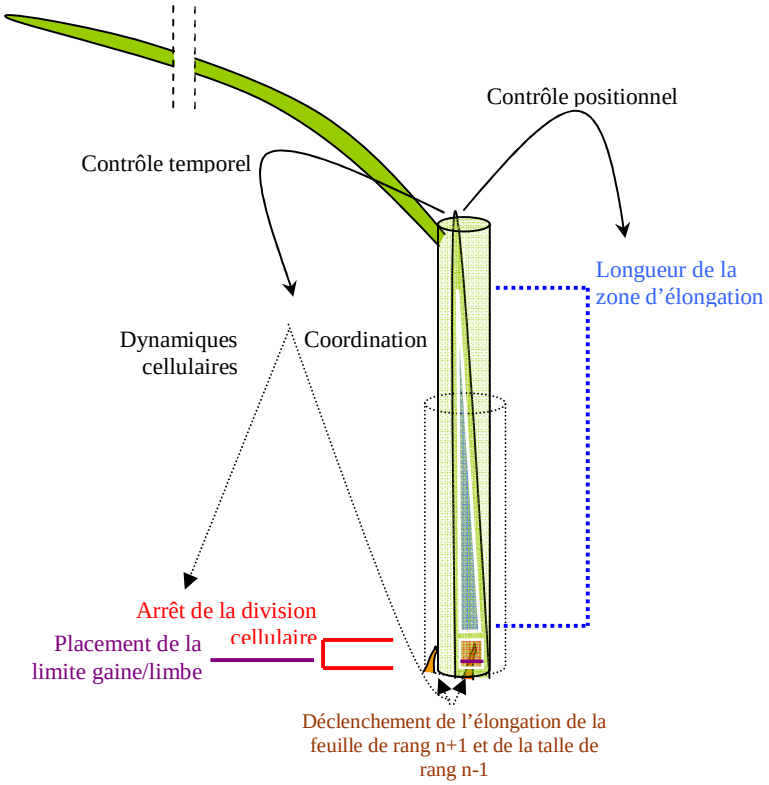


Figure I.37. Schéma synoptique résumant l'ensemble des influences putatives de la longueur de la pseudotige sur la morphogénèse aérienne du ray-grass.
La longueur de la pseudotige pourrait affecter la longueur de la zone d'élongation des feuilles par un contrôle positionnel. En parallèle, en affectant le délai d'apparition des pointes des feuilles, la pseudotige pourrait affecter, cette fois par un contrôle temporel :
-l'arrêt de la division cellulaire à la base de la feuille concernée et donc le nombre total de cellules produites
-la partition du stock cellulaire créé entre la gaine et le limbe
-le déclenchement de la croissance de la feuille suivante et de la talle du nœud précédent.

7) Conclusion : l'architecture auto-organisée ?

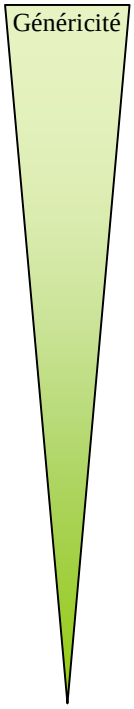
La démographie des phytomères et les gradients morphologiques observés sur l'ensemble des axes pourraient être expliqués par les effets morphogénétiques directs et indirects de la gaine. Par exemple, Fournier *et al.* (2005), à partir du modèle de Durand *et al*. (1999) ont réussi à reconstituer des séries foliaires réalistes de blé et de fétuque sur la base d'hypothèses de régulation de l'ontogénèse foliaire par des événements d'émergence.

La pseudotige peut apparaître comme la pierre angulaire de la construction de l'architecture aérienne, sur un mode récursif : en dehors de toute limitation trophique **l'architecture devient son propre déterminant**, **ce qui correspond à la genèse d'un système auto-organisé** (Morin, 1993). En poursuivant dans ce paradigme, les feuilles peuvent apparaître comme les agents d'un système à contrôle distribué (aucun des agents ne dispose de la totalité des informations sur l'état du système), dont les comportements locaux façonnent l'émergence des propriétés globales.

Au final, dans l'optique de l'ingénierie d'un simulateur du déploiement de l'architecture du ray-grass, l'implémentation de ces hypothèses dans un système intégré semble pertinente afin de tester i) leur capacité à effectivement capturer la morphogénèse aérienne de la plante ainsi que ii) leur plausibilité. **Il semble donc judicieux d'articuler le schéma cybernétique d'un tel simulateur autour de ce principe d'auto-organisation.**

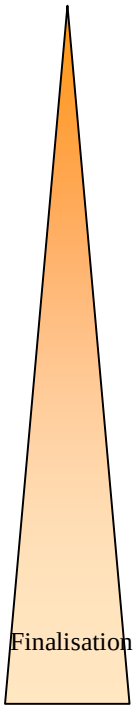
C) Objectifs de l'étude

L'analyse du contexte et des problématiques associées à la compréhension et à l'optimisation des prairies en tant qu'agrosystème permet d'établir que :



- La valeur d'usage agricole des prairies réside en la quantité et la qualité de la biomasse récoltée.
- La composition du peuplement prairial et la structure de son couvert sont des déterminants critiques de ces propriétés.
- La structuration du couvert résulte de la morphogénèse des individus et de leurs influences réciproques, en particulier compétitives.
- Les tentatives de compréhension de la morphogénèse du ray-grass (graminée prairiale la plus importante) par des approches génétiques et/ou écophysiologiques mettent en évidence la complexité du système morphogénétique de l'individu. L'architecture peut être perçue comme une propriété émergente.
- Les simulateurs sont recommandés pour l'étude des phénomènes d'émergence liés à la complexité.
- Une méthodologie de modélisation permettant la création d'un simulateur morphologique du ray-grass est l'approche L-System.
- L'application de cette approche nécessite une posture relative à la définition du schéma cybernétique envisagé pour la régulation : du nombre des composants du système (évolution démographique du réseau de phytomères) et de leurs propriétés géométriques (longueur des feuilles principalement).
- Ces deux processus semblent sous la dépendance d'un contrôle de niveau supérieur à celui des dynamiques purement physiologiques (trophiques en particulier) via le rôle morphogénétique de la pseudotige, ce qui pourrait faire correspondre le déploiement architectural du ray-grass à un processus de type auto-organisé.

Face à ces constats les objectifs de cette thèse sont, par ordre de priorité :



1) **Procéder au développement d'un modèle structure-fonction (à l'aide l'approche L-System) du ray-grass permettant de simuler le déploiement de son architecture aérienne.** Ce modèle doit permettre l'intégration ultérieure de processus physiologiques permettant la plasticité de la plante virtuelle ainsi créée.

2) **Tester la capacité technique de lois d'auto-régulation – en tant que règles de décision algorithmiques - à capturer efficacement le développement morphologique de l'appareil aérien du ray-grass.**

3) **Tester la plausibilité des ces règles sur la base i) de données expérimentales originales et ii) de la conformité des propriétés émergentes exprimées par le modèle avec les données empiriques et bibliographiques.**

4) **Développer des applications ouvrant la voie à l'analyse des dynamiques de variation de la structure du couvert, sous les contraintes spécifiques des prairies, en particulier la combinaison défoliation / compétition pour la lumière.**

II. EXPERIMENTATION

L'effet morphogénétique de la gaine est au cœur de l'hypothèse de l'intervention de dynamiques auto-régulées dans le déploiement de l'architecture aérienne du ray-grass anglais. Ce chapitre présente une expérimentation mise en place afin de vérifier et d'approfondir notre compréhension de cet effet morphogénétique. Les résultats de cette expérimentation ont également été employés pour construire le modèle décrit dans le chapitre III.

A) Introduction

1) Vérification de l'effet morphogénétique de la pseudotige

La section I.B.6 évoque les deux principales expérimentations démontrant que l'allongement foliaire peut être modulé par modification de la longueur de la pseudotige engainante : celle de Wilson et Laidlaw (1985 ; extension artificielle) et celle de Casey *et al*. (1999 ; réduction). Ces expérimentations ont abouti à la production de feuilles plus longues par l'extension artificielle (ajout de tubes en aluminium) des pseudotiges, et plus courtes par leur incision. Dans les deux cas les feuilles mesurées ont été soumises aux traitements pendant l'ensemble de leur croissance, à partir du stade *primordium*. Les processus de division cellulaire et d'allongement cellulaire ont été affectés, résultant en une modification du nombre et de la longueur finale des cellules. Dans ces expérimentations à la fois ce qui a été ici formalisé comme la création d'un potentiel de croissance (division cellulaire, établissement de la zone d'élongation) et la réalisation de ce potentiel ont donc été influencés.

Pour créer un schéma intégré de la régulation de la croissance foliaire par la pseudotige il est nécessaire de disposer d'informations complémentaires. Il faut tout d'abord déterminer dans quelle mesure la réalisation du potentiel (élongation) seule peut être affectée par une modification de la structure de la talle. En d'autres termes il s'agit de déterminer si l'élongation foliaire peut encore être modifiée par une influence morphogénétique de la pseudotige après que la pointe de la feuille concernée a émergé. Il faudrait donc répondre aux interrogations suivantes ; une fois établie, la longueur de la zone d'élongation est elle déterminée une fois pour toute ? ou bien est elle continument et dynamiquement sous l'influence d'un contrôle exercé par la pseudotige ? Il s'agit d'un point critique dans le cas de l'élongation de la gaine, puisque cette dernière affecte en cascade l'élongation des feuilles suivantes. Si la gaine est capable d'ajuster son élongation, alors cela signifie – par exemple - qu'une défoliation imposée entre l'émergence de la pointe d'une feuille et de sa ligule peut mener à la production d'une gaine de longueur finale inférieure, alors que le potentiel de croissance est resté inchangé.

De plus, dans le cas de l'expérimentation d'extension de la longueur de la gaine de Wilson et Laidlaw (1985), **la plante testée avait préalablement fait l'objet d'une coupe.** La question de la possibilité de l'accroissement de la longueur finale des feuilles par l'extension de la pseudotige se pose donc en conditions non perturbées.

Par ailleurs, dans les deux expérimentations il n'est pas précisé à quelle combinaison de variations des composantes dynamiques de l'élongation foliaire (vitesse et durée d'élongation) est associée la différence constatée sur la longueur finale. La vitesse d'élongation foliaire semble plus plastique (Verdenal, 2004) que la durée mais cela reste à démontrer.

Enfin, l'effet morphogénétique de la gaine a été présenté comme étant médié par la lumière. Cependant, à la fois l'incision des gaines et l'application de tubes en papier d'aluminium sont des

traitements de nature à modifier d'autre paramètres de l'environnement physique de la feuille comme le déficit de pression de vapeur d'eau (VPD) ou bien encore la concentration en ethylène, dont on sait qu'elle peut modifier l'élongation foliaire (Fiorani *et al.*, 2002).

2) Objectifs

Une expérimentation a donc été menée, visant à élucider les points suivants :

-Est-ce que l'extension artificielle de la pseudotige de talles non coupées, avec des tubes présentant des propriétés optiques contrastées, engendre la production de feuilles de longueurs différentes ?
-Le cas échéant, est ce que la différence de longueur finale résulte de variations de la vitesse ou de la durée d'élongation (ou des deux à la fois) des feuilles ?
-Est il possible de modifier l'élongation des feuilles (et des gaines en particulier) bien après son déclenchement, et en tout cas bien après l'apparition de la pointe desdites feuilles ?

B) Matériels et méthodes

1) Matériel végétal et conditions de croissance

Une centaine de boutures de fétuque (*Festuca arundinacea* S.) ont été produites par séparation des talles de touffes, excision de leurs racines et coupe de leur pseudotige à 8 cm (soit à un niveau inferieur à la plus vieille ligule). Ces boutures ont été plantées dans du sable et placées dans un phytotron à une température constante de 17°C, recevant périodiquement une solution nutritive, afin qu'elles reprennent leur développement. Parmi ces plants, 60 ont été sélectionnés après la fin de la croissance de la première feuille coupée, de manière à créer un lot aussi homogène que possible du point de vue de la longueur de la gaine de la plus jeune feuille mature. Les plants sélectionnés ont été replantés dans des pots individuels (10 x 10 x 10 cm) remplis de sable et placés dans une chambre de culture (Strader, France) avec une température de consigne de 20°C et une photopériode de 12h. Le système d'éclairage intégré au plafond de la chambre était composé d'un mélange équilibré de lampe à halogénure métallique et de lampes à vapeur de sodium produisant un flux radiatif moyen (dans le domaine PAR ; Photosynthetically Active Radiations) compris entre 400 et 500 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ au niveau des plantes. Le plafond en polycarbonate transparent placé devant les sources de lumière a permis de supprimer les radiations des domaines UV dans la lumière incidente. Les pots ont reçu un apport automatique et fractionné de solution nutritive, suivant la composition minérale suivante : Macroéléments ; 1.9 mM KNO_3, 0.55 mM $Ca(NO_3)_2$, 2.5 mM NH_4NO_3, 0.5 mM $CaCl_2$, 0.1 mM NaCl, 0.5 mM $MgSO_4$, 0.4 mM KH_2PO_4 , 0.3 mM K_2HPO_4. Oligoéléments ; 25 µM H_3BO_3, 2 µM $MnSO_4$, 2 µM $ZnSO_4$, 0.5 µM $CuSO_4$, 0.5 µM H_2MoO_4, 20 µM Fe-HEDTA.

2) Traitement

Après 11 jours de croissance dans les conditions décrites ci-dessus, la première feuille complète (non affectée par la coupe) produite par les plantes avait terminé sa croissance. **Le traitement a été appliqué. Ce dernier a consisté à modifier artificiellement et de manière non destructive la longueur de la pseudotige, selon six modalités** (n=10).

1) **Témoin** (C)**:** Les plantes n'ont pas reçu de traitement.
2) **Réduction de la longueur de la pseudotige** (GC): plantes « désagrégées ». Pour ce, au début de l'expérimentation, les gaines des feuilles matures ont été écartées de la talle d'étude de façon à exposer la première feuille encore en croissance, au moment auquel sa gaine propre était en phase d'élongation. Cette opération a été répétée après la fin de la croissance de chaque feuille, lorsque leurs gaines mesuraient de 2 à 2,5 cm, pour exposer successivement chacune des feuilles de la plante. Lors de leur exposition, les feuilles en croissance mesuraient environ 12 cm.

Mise en place d'extensions artificielles : quatre types de tubes (longueur 5,5 cm, diamètre 1 à 1.5 cm, fig. II.1) ont été confectionnés à partir de matériaux leur conférant des propriétés optiques spécifiques et placés sur la gaine de la feuille mature la plus jeune (fig. II.1). Trois types de tubes ont été préparés à partir de filtres (ATOHAAS France S.A., Argenteuil) :

3) **Filtre Transparent Neutre** (T) pour la transmission du spectre lumineux dans le domaine du rayonnement actif pour la photosynthèse (PAR 400-700 nm ; Ref. HT 130).
4) **Filtre Rouge** (R), diminuant la transmission dans le domaine bleu du spectre lumineux (Ref. HT 164).
5) **Filtre Vert** (V), diminuant la transmission dans le domaine rouge clair du spectre et diminuant donc le rapport Rouge Clair/Rouge Sombre (Ref. HT 124).

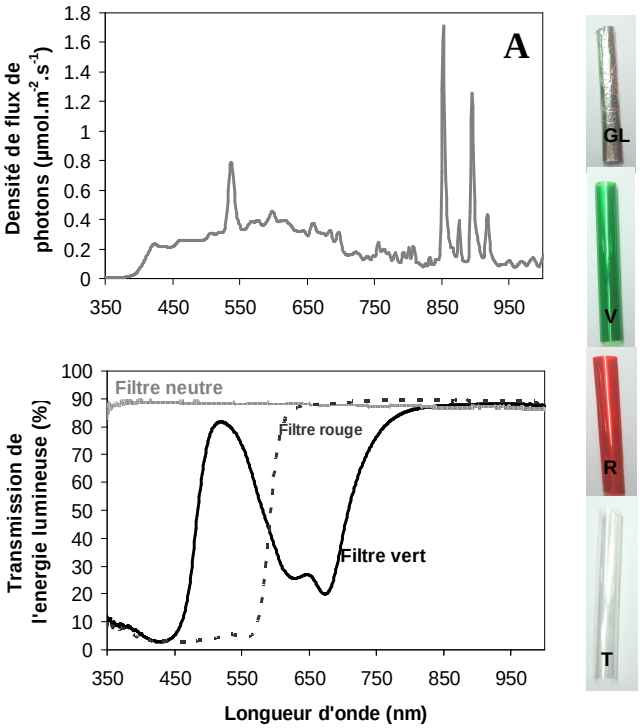
N.B. Dans la suite le terme « coloré » fera référence indifféremment aux tubes rouges ou verts.

Les tubes verts sont supposés produire des effets proches de ceux d'un ombrage produit par des gaines naturelles. L'utilisation des tubes rouges permet de tester l'effet d'une modification spectrale quantitativement similaire à celle produite par les tubes verts du point de vue de la transmission de l'énergie lumineuse (densité de flux de photons photosynthétiques, PPFD) mais différente d'un point de vue qualitatif, en particulier dans le domaine des radiations morphogénétiquement actives (MAR ; fig. II.1).

Enfin, des feuilles d'aluminium ont été utilisées pour fabriquer des tubes :

6) **Complètement opaques** (GL), ne transmettant aucun rayonnement lumineux dans le domaine du PAR.

Les propriétés optiques de ces matériaux sont décrites dans la figure II.1.



B

	Flux Radiatif 300-1100 nm (%, W.m^{-2})	Densité de flux de photons 400-700 nm (%, µmol.m^{-2}.s^{-1})	Densité de flux de photons / Rendement photosynthétique. (%, µmol.m^{-2}.s^{-1})
Transparent	87.71	88.29	88.26
Rouge	60.21	41.43	45.34
Vert	60.76	43.24	43.10

Figure II.1. A) Spectres i) de la lumière incidente au niveau des plantes et ii) des propriétés de transmission des filtres utilisés. Les spectres ont été caractérisés avec un spectroradiomètre (Fieldspec, Analytical Spectral Devices Inc., Boulder, USA) dans le domaine 300-1100 nm. Le plafond en polycarbonate transparent placé dans la chambre ne transmet pas les UVs.
B) Transmission énergétiques totale des filtres dans le domaine 300-1100 nm, transmission des photons dans le domaine du PAR et rendement photosynthétique associé.

3) Etat initial de la talle traitée

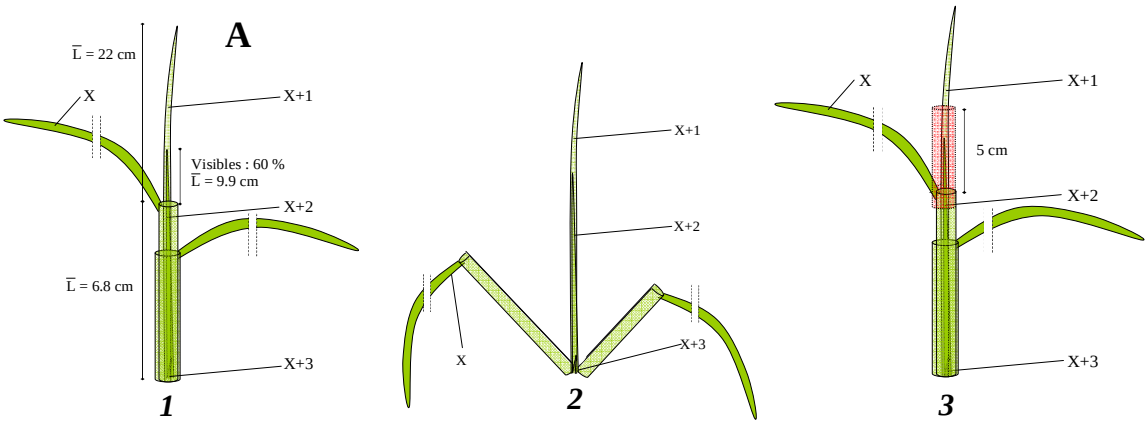
N.B. Une nomenclature spécifique est utilisée ici : le rang de la feuille mature la plus jeune au moment de l'application du traitement, sur laquelle ont été placés les tubes, est désignée par X. Le rang des feuilles subséquentes est désigné, en fonction de leur ordre d'apparition, par : X+1, X+2, X+3.

Au moment de l'apposition des tubes **la feuille X avait fini sa croissance pour toutes les plantes. La feuille X+1 avait réalisé en moyenne 75% de son allongement**, et sa ligule est apparue entre le troisième et le quatrième jour après le début de l'expérimentation, dans les cas où une évaluation visuelle était possible (tubes non opaques et témoins). En moyenne, elle dépassait des tubes de 17 cm. **La feuille X+2 était visible pour 60% des plantes,** et, le cas

échéant, dépassait des tubes de 5 cm en moyenne. Dans les autres cas, la pointe de la feuille X+2 était proche de l'émergence, puisqu'elle est apparue dans les trois jours après le début de l'expérimentation. **Aucune feuille X+3 n'était visible lorsque l'expérimentation a débuté** (fig. II.2).

4) Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental obéissait à un arrangement en blocs aléatoires complets avec 10 répétitions. Le jour du début de l'expérimentation les 60 plantes ont été triées pour créer 10 blocs suivant un critère d'homogénéité intra-bloc sur les paramètres : nombre et dimension des talles (hors brin-maitre), nombre de feuilles sur l'axe principal et longueur de la plus jeune feuille mature (feuille X). Ces 10 blocs ont été placés côte à côte, avec 5 cm d'espacement, pour former un rectangle 6 x 10, orienté en longueur dans l'axe longitudinal de la chambre de culture afin d'absorber les gradients y existant en particulier i) de température et ii) d'énergie lumineuse incidente. Les six modalités de traitement ont été réparties aléatoirement entre les six plantes de chaque bloc (fig. II.2).



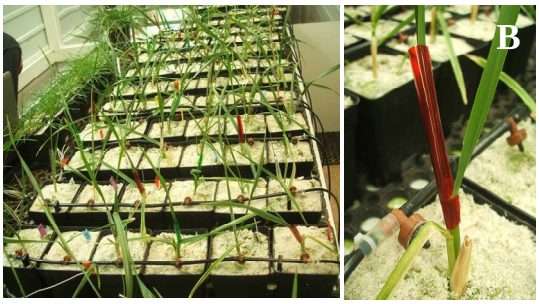


Figure II.2. A) Schéma de l'état initial des talles au moment de l'application du traitement ; 1) plante témoin 2) plante « désagrégée » et 3) plante traitée à l'aide d'un tube.
B) Dispositif expérimental

Au moment de l'application des traitements, l'état moyen des plantes (longueur des pseudotiges et la longueur totale des dernières feuilles matures) était homogène (pas de différences significatives au seuil de 5%).

5) Mesures réalisées

<u>Mesures</u>

L'allongement foliaire a été mesuré quotidiennement à l'aide d'une règle graduée, de manière à pouvoir caractériser les cinétiques de croissance des feuilles X+1 à X+3. A la fin de l'expérimentation la talle mesurée à été démembrée de manière à vérifier l'exactitude de ces

acquisitions dynamiques, ainsi que pour s'assurer que des entrenœuds ne s'étaient pas allongés, ce qui n'a pas été le cas.

10 jours après le début de l'expérimentation, afin d'éviter que le développement des talles des plantes ne produisent de l'ombre et n'interfère ainsi avec les effets du facteur étudié, ces dernières ont été coupées dans la moitié des blocs, choisis aléatoirement. Comme supposé, cette coupe n'a pas affecté la nature du traitement du fait de l'autotrophie des talles étudiées. Ni la croissance des feuilles successives ni leur réponse au traitement n'ont été statistiquement altérées.

La température au niveau de la base des plantes, en différents endroit de la chambre, et à l'intérieur des tubes (un de chaque type) a été contrôlée à l'aide de sondes thermocouples. La température dans les tubes colorés était plus élevée que dans le reste de la chambre, d'environ 1°C à 1,5°C. Les tubes rouge, vert et transparent ont présentés des températures intérieures comparables, de l'ordre de 21°C, alors que la température moyenne dans les tubes en aluminium était plus basse, 19,5°C environ. Considérant leur amplitude, il ne semble pas que ces variations puissent être à l'origine des réponses qui ont été observées.

Analyse des données

Les cinétiques de croissance des feuilles, à partir de leur émergence, peut être décrite par une hyperbole non équilatère de formule (Thornley et Johnson, 1990 ; fig. II.3) :

$$L = \frac{1}{2 \cdot \theta} \cdot \left(\alpha \cdot (t - t_b) + L_m - \left(\left[\alpha \cdot (t - t_b) + L_m \right]^2 - 4 \cdot \theta \cdot \alpha \cdot (t - t_b) \cdot L_m \right)^{\frac{1}{2}} \right)$$

Avec L la longueur de la feuille (mm) au temps thermique t (°C.j), L_m l'asymptote de la courbe lorsque t tend vers l'infini (longueur foliaire maximale théorique), α la pente à l'intersection avec l'axe des abscisses (mm.[°C.j]$^{-1}$), θ un paramètre de courbure avec 0< θ<1 et tb le décalage à l'origine (°C.j).

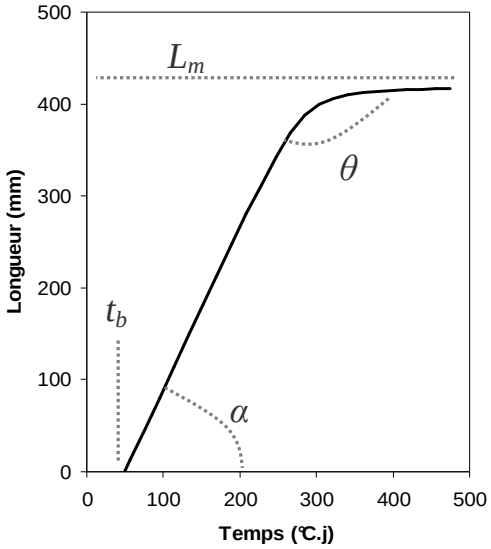


Figure II.3. Représentation graphique de la fonction hyperbolique utilisée pour modéliser la cinétique de croissance des feuilles. La fonction a été paramétrée avec L_m=420 mm, t_b=50 °C.j, α=0,18 mm.[°C.j]$^{-1}$ et θ=0,99.

Ce modèle mathématique à été ajusté aux mesures réalisées à l'aide de la procédure NLIN du logiciel SAS (SAS Institute, Cary, NC, USA), basée sur un calcul d'optimisation des paramètres par la méthode des moindres carrés. **Cet ajustement permet l'accès à des estimations des paramètres dynamiques d'importance que sont la LER** (Leaf Elongation Rate, vitesse d'allongement foliaire) **et la LED** (Leaf Elongation Duration, durée d'allongement foliaire). La LER peut être approchée directement par la valeur de α. Pour la LED une approximation

seulement peut être obtenue du fait i) de la nature asymptotique du modèle utilisé ii) de la non-description de la phase cachée de la croissance, et donc de l'instant correspondant au début réel de l'allongement. Un estimateur de la LED peut cependant être calculé comme le temps écoulé entre *tb* et le moment auquel la feuille atteint 95% de sa taille finale (mesurée). Il ne s'agit donc pas de la LED véritable mais cette estimation permet de disposer d'une base de comparaison entre les feuilles.

Effets médiés par la taille

Au-delà de la feuille X+1 il est nécessaire de discriminer les effets médiés par la taille. En effet, si l'élongation de la feuille X+1 répond au traitement, alors cela signifie que la feuille X+2 est soumise à la fois au traitement *per se* (intrinsèque) ainsi que potentiellement aux effets médiés par la modification de la longueur de la gaine X+1, dans laquelle la feuille X+2 réalise entre les deux derniers tiers et la seconde moitié de sa croissance. Comme présenté auparavant, la LER en particulier pourrait être sensible à ces effets. En conséquence, les variables morphologiques des feuilles de rang *n* ont été analysées en relation avec les caractéristiques de la feuille de rang *n-1* dans la dernière partie de cette étude.

Analyse statistique

Les réponses au traitement ont été comparées par la méthode d'analyse de variance (ANOVA) de la procédure GLM du logiciel SAS. Les moyennes ont été séparées par le test de Student-Newman-Keuls au seuil de 5%. Par ailleurs, des comparaisons multiples entre groupes de modalités de traitement (par exemple tubes colorés *vs* transparents et témoin) ont été réalisées en utilisant la méthode d'analyse des contrastes de Scheffé (Steel et Torrie, 1980).

C) Résultats

Du fait du protocole expérimental mis en place, les parois des tubes apposés sur les plantes ont été obstruées par les limbes des feuilles matures au fur et à mesure de leur apparition (fig. II.4). Ainsi, à partir de la fin de l'allongement de la feuille X+2, les parois des tubes étaient complètement masquées, si bien qu'un ombrage vert est venu se substituer à l'ombrage initial, rendant difficile la discrimination des effets des traitements par tubes transparents, verts ou rouges. En conséquence, pour la feuille X+3, seules seront prises en compte les données relatives aux tubes d'aluminium, le témoin et les plantes désagrégées.

1) Longueurs finales des feuilles et gaine

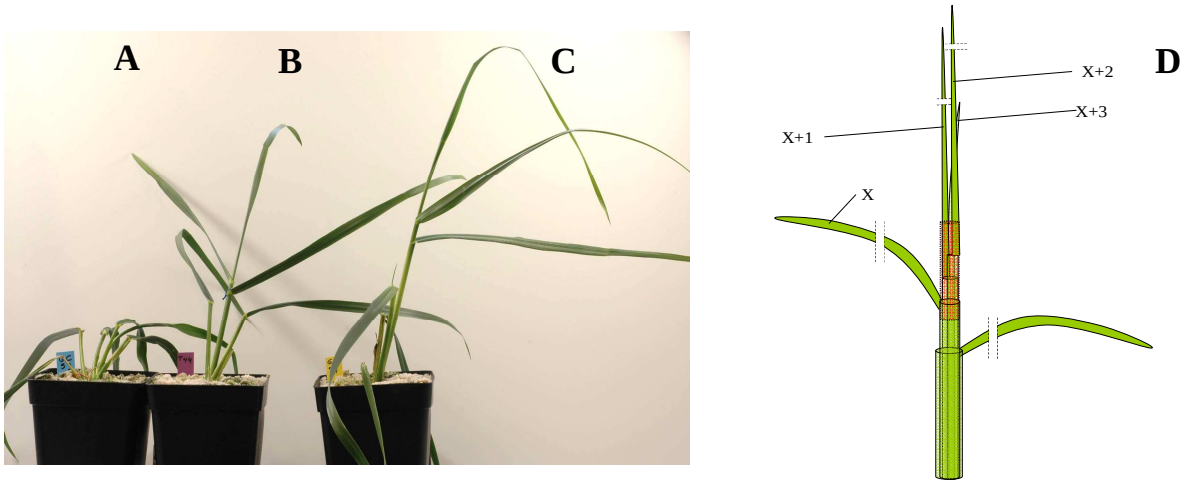


Figure II.4. Illustration de l'effet de la désagrégation de la pseudotige et de son extension artificielle sur la morphologie de l'appareil aérien de fétuques. A) Plante dont la pseudotige a été progressivement désagrégée. B) Plante témoin. C) Plante ayant fait l'objet d'une extension artificielle de sa pseudotige avec un tube d'aluminium. D) Représentation schématique du phénomène d'obstruction des parois des tubes lors du développement des feuilles X+1 et X+2.

Le fait de désagréger les brins a eu pour conséquence de découvrir la feuille en croissance la plus externe. Cette feuille était encore trop immature pour supporter mécaniquement son propre poids, et s'est par ailleurs retrouvée exposée à des perturbations physiques (dessiccation notamment). Ce traitement a conduit à la production de feuilles de longueur similaire à la feuille d'origine X (*i.e.* 300 mm). Ces feuilles étaient en conséquence significativement plus courtes que les feuilles des plantes témoins. Cependant, considérant les perturbations évoquées ci-dessus, ce résultat ne saurait être uniquement attribué au facteur lumineux ou bien même à un effet morphogénétique direct de la pseudotige.

Au contraire, l'adjonction de gaines artificielles a résulté en la production de feuilles plus longues que celles des plantes témoins (fig. II.4).

Feuille X+1

Les limbes des feuilles X+1 avaient déjà terminé leur élongation lorsque le traitement à été appliqué, si bien que seule la gaine immature à été soumise à la modification des ses conditions de croissance. **Les traitements par tube rouge et d'aluminium ont abouti à la production de gaines respectivement 13 et 14% plus grandes que celles des plantes témoins** (fig. II.5 et tableau II.1). **Au contraire, les feuilles s'étant allongées dans des tubes transparents n'ont**

pas atteint une longueur différente de celles des plantes témoins. Le traitement par tubes verts a engendré un accroissement de 6% de la longueur finale des gaines. Aucune différence significative n'a été détectée sur les longueurs finales des feuilles entières, la variance induite par la modification des gaines seules étant manifestement absorbée par la variance naturelle de la longueur des feuilles.

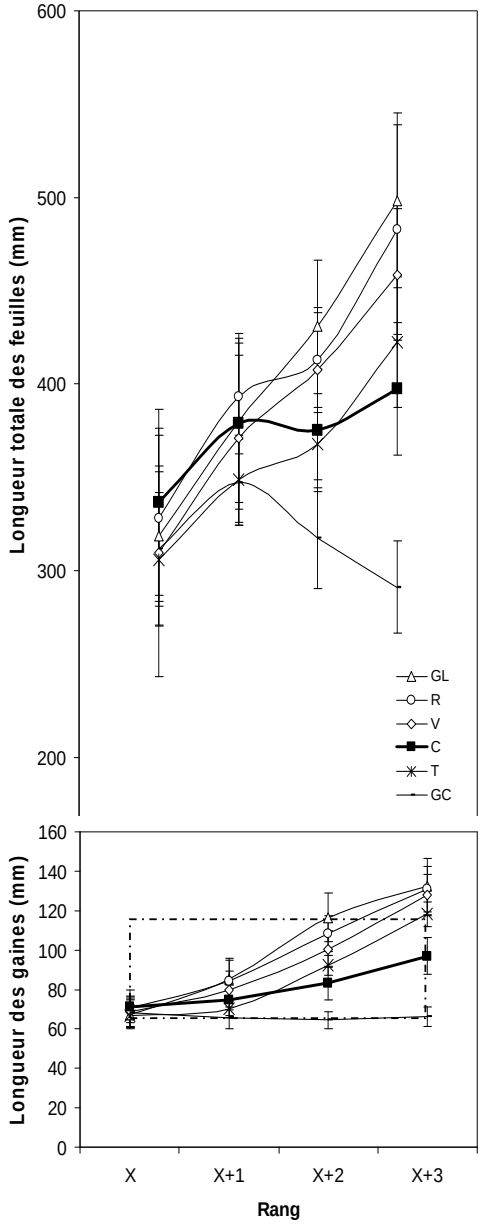


Tableau II.1. A) Résultat du test de comparaison de moyennes de Student-Newman-Keuls (seuil de 5%) réalisé sur la longueur finale des feuilles et de leurs gaines. Les lettres indiquent les moyennes significativement différentes.
B) Analyse des contrastes permettant la différenciation par groupe de traitements.
, ,*** : significatif avec P<0,5, P<0,01 et P<0,001. n.s. Non significatif. Pour la feuille X+3, les résultats doivent être interprétés avec prudence du fait de l'obstruction des tubes*

Traitement/Test	X		X+1		X+2		X+3	
	Gaine	Tot.	Gaine	Tot.	Gaine	Tot.	Gaine	Tot.
	A) Longueur (mm)							
Désagrégé - GC	*68 a*	*311 a*	*66 a*	*347 a*	*65 a*	*317 a*	*66 a*	*291 a*
Témoin - C	***71 a***	***336 a***	***74 ab***	***379 a***	***83 b***	***375 bc***	***97 b***	***391 b***
Transparent - T	*66 a*	*306 a*	*70 ab*	*348 a*	*93 c*	*368 b*	*118 c*	*422 bc*
Vert - V	*68 a*	*309 a*	*79 bc*	*370 a*	*100 d*	*407 cd*	*127 d*	*458 cd*
Rouge - R	*70 a*	*328 a*	*84 c*	*393 a*	*108 d*	*412 cd*	*130 d*	*483 cd*
Aluminium - GL	*67 a*	*318 a*	*85 c*	*380 a*	*116 e*	*430 d*	*132 d*	*498 d*
	B) Analyse des contrastes							
R +V + GL vs. ***C***	*n.s.*	*n.s.*	*	*n.s.*	***	***	***(***)***	***(***)***
R + V + GL vs. ***T***	*n.s.*	*n.s.*	***	*	***	***	***(**)***	***(**)***
T vs. ***C***	*n.s.*	*n.s.*	*n.s.*	*n.s.*	*	*n.s.*	***(***)***	*(n.s.)*
GL vs. ***R + V***	*n.s.*	*n.s.*	*n.s.*	*n.s.*	**	*n.s.*	*(n.s.)*	*(n.s.)*
R vs. ***V***	*n.s.*	*n.s.*	*n.s.*	*n.s.*	*n.s.*	*n.s.*	*(n.s.)*	*(n.s.)*

Figure II.5. Evolution de la longueur finale des feuilles et de leurs gaines en réponse aux différents traitements appliqués (moyennes ± 1 E.T.). GL correspond à l'extension des pseudotiges avec des tubes en papier d'aluminium, R avec des tubes rouges, V des tubes verts, T des tubes transparents, C est le témoin et enfin GC indique les talles désagrégées. Le rectangle pointillé représente la zone dans laquelle la croissance des gaines s'est faite dans les extensions artificielles.

Feuille X+2

Les limbes des feuilles X+2 ont été soumis aux traitements pendant une partie de leur allongement, alors que les gaines y ont été soumises pendant l'ensemble de leur croissance. Par ailleurs, la phase finale de l'allongement des feuilles X+2 a pu être influencée par la différence de longueur des gaines X+1. Ce potentiel effet indirect sera discuté plus loin, afin de discriminer les effets intrinsèques des traitements des effets médiés par la taille.

L'adjonction de tubes s'est traduite par la production de feuilles (longueur totale) et de gaines plus longues. Dans les tubes artificiels, les surcroîts de longueur des gaines ont suivi l'ordre : aluminium +40%, rouge +32%, vert +30% et transparent +12% (figure II.5 et tableau II.1). La longueur totale des feuilles s'est accrue d'un maximum de 14% dans le cas du traitement par tubes d'aluminium. **Les tubes transparents et les tubes colorés pour leur part n'ont pas induit la production de feuilles significativement plus longues (selon le test de Student Newman-Keuls) que celles des plantes témoins.**

Feuille X+3

A la fois les gaines et les limbes ont réalisé l'ensemble de leur croissance sous l'influence directe et indirecte du traitement. La réponse des feuilles X+3 a suivi la même tendance, bien que plus marquée, que celle des feuilles X+2. Seuls les traitements par tube d'aluminium peuvent être comparés aux témoins, du fait de l'obstruction des parois des tubes évoquée plus haut. **Les traitements par tubes d'aluminium ont mené à la production de feuilles plus longues (+26%), présentant des gaines également plus longues (de l'ordre de 35%), que les feuilles des plantes témoins** (fig.II.5 et tableau II.1). Par ailleurs, il doit être noté que dans le cas du traitement par tubes d'aluminium, les gaines X+3 ont fini par émerger de l'extension artificielle, si bien que leur croissance a pu être stoppée du fait de leur exposition.

Analyse des contrastes

Une analyse des contrastes au seuil de 5% fait apparaître que les traitements par tubes non transparents (aluminium, rouge et vert) ont induit la production de feuilles significativement plus longues que le groupe formé des traitements par tubes transparents et des plantes témoins. Par opposition, le traitement par tube transparent n'a pas induit la production de feuilles différentes des plantes témoins pour les variables principales (gaine X+1, longueur totale des feuilles X+2 et X+3). Enfin, les effets des tubes rouges et verts ne peuvent être statistiquement séparés.

2) Cinétiques de croissance foliaires

Lorsque des tubes en plastique ou en aluminium sont ajoutés, l'accroissement des longueurs finales des feuilles est explicable par un accroissement de la vitesse d'allongement foliaire (LER), de 15% environ pour les tubes non transparents (tableau II.2). En revanche, la durée d'allongement n'est pas affectée, à l'exception des plantes désagrégées, dont les feuilles plus courtes se sont allongées pendant une durée inférieure.

Feuille X+2 et X+3

Là encore, concernant la feuille X+3, seuls les résultats du traitement par tubes d'aluminium et les témoins doivent être considérés. Dans le cas des traitements par tubes non transparents, pour la feuille X+2, la vitesse d'allongement foliaire initiale estimée est de l'ordre de 1,8 mm.[°C.j] $^{-1}$. **Il s'agit d'une accélération de la croissance d'environ 18% dans les tubes verts et de 15% dans les tubes rouge et d'aluminium,** par rapport aux plantes témoins. Pour la feuille X+3, cette vitesse d'allongement a augmenté dans le cas des traitements par tubes d'aluminium, par comparaison avec la feuille X+2. Ces vitesses ont été respectivement de 1,7 mm.[°C.j]$^{-1}$ et 1,9 mm.[°C.j]$^{-1}$, représentant une croissance plus rapide d'approximativement 10 à 20% par rapport aux plantes témoins (fig. II.6). **La LED, qu'il s'agisse de la feuille X+2 ou X+3 ne semble pas répondre aux traitements.** Globalement, les différences de LER constatées entre les traitements sont compatibles avec les résultats obtenus sur la longueur finale des organes, puisqu'elles présentent les mêmes tendances qualitatives et quantitatives.

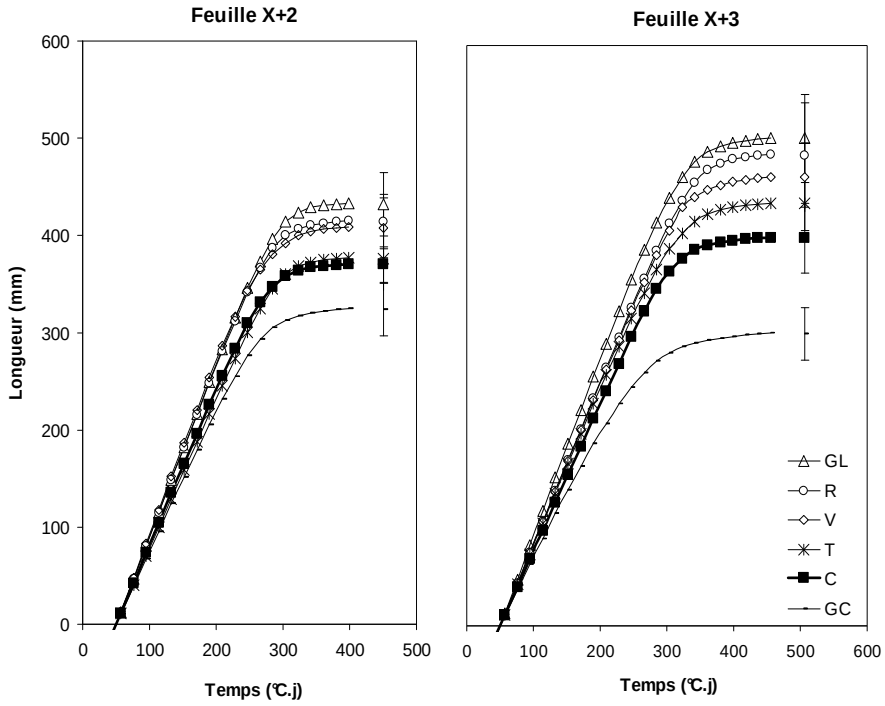


Figure II.6. Cinétiques de croissance moyennes (et écarts-type sur la longueur finale) des feuilles X+2 et X+3, obtenues par ajustements. GL correspond à l'extension des pseudotiges avec des tubes en papier d'aluminium, R avec des tubes rouges, V des tubes verts, T des tubes transparents, C est le témoin et enfin GC indique les talles désagrégées.
La différence de longueur des feuilles dont la pseudotige à été manipulée est principalement due à une variation de la vitesse d'allongement foliaire.

Tableau II.2. Test de comparaison de moyennes de Student-Newman-Keuls sur les paramètres dynamiques de l'élongation foliaire. Les lettres indiquent les moyennes significativement différentes, E.T. l'écart-type.

Rang	*Traitement*	LER (mm.[°C.j]$^{-1}$)	E.T.	SNK	LED (°C.j)	E.T.	SNK
	Désagrégé - GC	*1.5*	*0.24*	*a*	*230*	*14*	*a*
	Témoin - C	***1.56***	***0.09***	***a***	***242***	***17***	***a***
X+2	*Transparent - T*	*1.63*	*0.18*	*ab*	*232*	*18*	*a*
	Rouge - R	*1.79*	*0.13*	*bc*	*236*	*10*	*a*
	Aluminium - GL	*1.79*	*0.12*	*bc*	*241*	*18*	*a*
	Vert - V	*1.84*	*0.16*	*c*	*231*	*26*	*a*
	Désagrégé - GC	*1.44*	*0.26*	*a*	*235.8*	*17.3*	*a*
	Témoin - C	***1.54***	***0.14***	***ab***	***262***	***19.8***	***b***
X+3	*Transparent - T*	*1.66*	*0.17*	*bc*	*276*	*18.1*	*b*
	Rouge - R	*1.69*	*0.14*	*bc*	*288.5*	*14.8*	*b*
	Vert - V	*1.68*	*0.11*	*bc*	*276.6*	*21.77*	*b*
	Aluminium - GL	*1.86*	*0.14*	*c*	*277.8*	*19.9*	*b*

Analyse des contrastes

Lorsque les traitements par tubes non transparents sont considérés, il apparaît que les feuilles ayant été soumises à leur influence se sont allongées significativement (P<0.01) plus vite, pendant une durée inchangée, par rapport aux plantes témoins (tableau II.3). Au

contraire, les traitements par tubes transparents ne peuvent pas être clairement séparés du témoin. La LED de la feuille X+2 n'est pas significativement influencée par les traitements.

*Tableau II.3. Analyse des contrastes sur les paramètres dynamiques de l'élongation foliaire de la feuille X+2 et X+3. Pour la feuille X+3, les résultats doivent être interprétés avec prudence du fait de l'obstruction des tubes. *,** ,*** : significatif avec P<0,5, P<0,01 et P<0,001. n.s. Non significatif.*

	X+2		X+3	
Test	LER	LED	LER	LED
R +V + GL vs. ***C***	*****	*n.s.*	***(**)***	***(*)***
R + V + GL vs. ***T***	**	*n.s.*	*(n.s.)*	*(n.s.)*
Transparent vs. ***C***	*n.s.*	*n.s.*	*(n.s.)*	*(n.s.)*
GL vs. ***R + V***	*n.s.*	*n.s.*	***(*)***	*(n.s.)*
R vs. ***V***	*n.s.*	*n.s.*	*(n.s.)*	*(n.s.)*

D) Discussion

1) Effet de l'extension artificielle de la pseudotige

La production de feuilles plus longues en réponse à l'extension artificielle de la pseudotige, et le fait que la LER réponde à cette modification de la structure de la talle, sont des éléments conformes au *corpus* de données expérimentales présenté en I.B.6 (Wilson et Laidlaw, 1985 ; Teseraova *et al.*, 1992 ; Casey *et al*., 1999 ; Arredondo et Schnyder, 2003 ; Kavanova *et al.*, 2006). L'analyse des contrastes montre que les traitements par tubes colorés provoquent des réactions significativement différentes de celles induites par des tubes transparents. Dès lors, l'effet de ces extensions sur la morphogénèse foliaire ne saurait être expliqué seulement par l'impact du tube en tant que tel ; effet mécanique de soutien, concentration en éthylène ou VPD. **En conséquence, les résultats obtenus étayent l'hypothèse selon laquelle le rôle morphogénétique de la gaine est médié par la modification de l'environnement lumineux** (Casey *et al*., 1999).

2) Sensibilités respectives de la LER et de la LED

La modification de la LER explique la majeure partie de la modulation de l'allongement dans cette étude. Le fait que la durée d'allongement semble moins réactive doit faire question. Une interprétation à ce fait serait que la LED est plus longue dans le cas des feuilles ayant été soumises aux traitements avant l'émergence de leur pointe propre, puisque l'addition des tubes pourrait avoir induit un délai dans l'arrêt de la division cellulaire, et donc avoir engendré la production d'un nombre supérieur de cellules tel que cela a été observé par Wilson et Laidlaw (1985) et Casey *et al*. (1999). Cette explication pourrait également rendre compte de l'absence de différences de LED pour la feuille X+2, puisque dans ce cas la majorité des feuilles étaient dans la phase visible de leur croissance (après l'émergence de leur pointe) lorsque le traitement a été appliqué. Cependant, en ce qui concerne la feuille X+3, dont l'ensemble de la croissance a été sujette aux traitements, aucune différence significative n'a été détectée sur la LED.
Une seconde interprétation pourrait être que la LED ne répond de toute façon jamais à la structure de la talle, par un jeu de compensation entre l'augmentation du nombre de cellules et de la capacité de transit de ces cellules dans la zone d'élongation.

3) Adaptation de l'allongement de la gaine aux conditions de croissance

Les feuilles dont le limbe avait déjà terminé sa croissance ont produit des gaines plus longues lorsque des extensions artificielles ont été ajoutées. **Ce fait démontre qu'en conditions trophiques stables et non limitantes, l'arrêt de l'allongement de la gaine des feuilles n'est pas un processus prédéterminé** et qu'il peut être affecté par des modifications contingentes de la structure de la talle. Cette réaction est possible même bien après l'arrêt de la division cellulaire et la différenciation de la ligule. En conséquence, ces éléments supportent les hypothèses selon lesquelles i) l'émergence du col en dehors de la pseudotige pourrait être un déterminant de l'arrêt de l'élongation de la gaine (Fournier *et al*., 2005 ; Andrieu *et al*., 2006), et ii) la dimension de la zone d'élongation des feuilles est plastique même après son établissement primaire.

4) Contribution relative des effets intrinsèques et médiés par la taille

Une difficulté inhérente à l'analyse des caractères morphologiques et dynamiques tels que la longueur foliaire ou la vitesse d'allongement est qu'ils peuvent être sous l'influence d'effets médiés par la taille, si bien qu'**il est nécessaire de déterminer quelle est la part de la réponse observée effectivement due au facteur testé, *per se*.** Dans le cas présent la question se pose en particulier pour les feuilles X+2 et X+3, qui ont pu être influencées par le surcroît de croissance des gaines X+1 et X+2, respectivement. Dans cette optique une analyse visant à déterminer si la réponse de la croissance de la feuille X+2 est due au traitement en lui-même ou s'il s'agit en partie d'un effet de l'accroissement de la gaine X+1 et des effets cumulatifs qui s'en sont suivis, a été entreprise.

La figure II.7 présente la relation entre la LER des feuilles X+2 et X+3 et la longueur des gaines des feuilles de rang immédiatement inferieur (*n-1*). Ces résultats ne sont pas contradictoires avec l'hypothèse d'une relation linéaire (Tesarova *et al.*, 1992 ; Arredondo et Schnyder, 2003 ; Kavanova *et al.*, 2006), même si en l'occurrence ce type d'ajustement ne semble pas véritablement pertinent considérant la grande dispersion des données. La LER est corrélée à la longueur de la zone d'élongation. Ici cette apparente instabilité du rapport entre les deux variables pourrait donc être expliquée par le fait que la zone d'élongation est limitée par une longueur maximale puisqu'il ne semble pas possible que les cellules s'allongent indéfiniment. Il est ainsi rare d'observer des zones d'élongation de plus de 40-60 mm (MacAdam *et al.*, 1989). Il semble donc peu probable que des pseudotiges de 100 mm puissent continuer à induire des LER supérieures à celles induites par des pseudotiges de 90 mm.

Ici, pour tester si l'extension artificelle des pseudotiges a un effet intrinsèque sur la LER, les données ont été scindées en deux sous-groupes (fig. II.7).

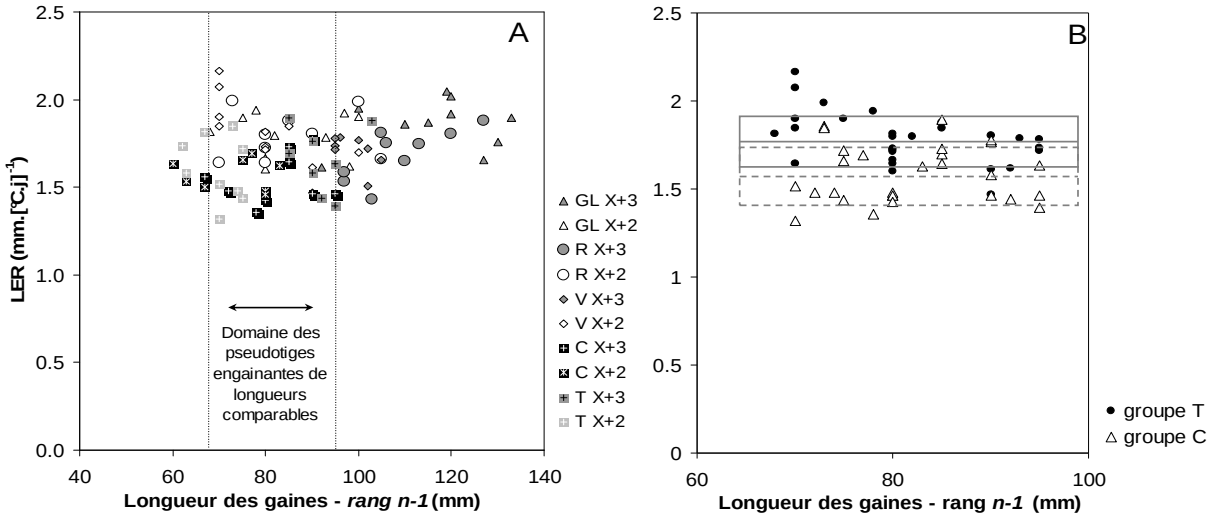


Figure II.7. A) Relation entre la LER des feuilles et la longueur de leur pseudotige engainante (gaine de rang n-1). GL correspond à l'extension des pseudotiges avec des tubes en papier d'aluminium, R avec des tubes rouges, V des tubes verts, T des tubes transparents et enfin C est le témoin. Toutes les mesures figurent sur le graphique. B) Sélection réalisée dans le jeu de données présenté en A (lignes pointillées) pour comparer les LER des groupes C (témoins et tubes transparents) et T (tubes colorés et aluminium). Les rectangles représentent les LER moyennes et les écart- types des deux groupes (pointillé : groupe C).

Le premier groupe (nommé T) inclut les mesures correspondant aux traitements par tubes colorés et d'aluminium. Le second groupe (nommé C), comprend les mesures du témoin et des feuilles soumises au traitement par tubes transparents. Les valeurs des LER associées au « domaine des pseudotiges de longueurs comparables », c'est-à-dire les valeurs associées aux longueurs de gaines comprises entre i) la valeur correspondant à la gaine la plus courte du sous-groupe T (68 mm) et ii) la valeur de gaine la plus longue du sous groupe C (95 mm), ont été sélectionnées et comparées.

Tout d'abord il doit être noté que les deux sous-groupes ainsi créés étaient bien homogènes sur le critère « longueur de la pseudotige engainante » (gaines de rang *n-1*), puisqu'ils ne présentaient pas de différences significatives par ANOVA (moyenne 8,1 mm). En revanche, **les LER du groupe T se sont révélées bien plus élevées que celle du groupe C** ($P<0,0001$), 1,78 mm.[°C.j]$^{-1}$ contre 1.58 mm.[°C.j]$^{-1}$. La LER relative (LER générée par millimètre de gaine *n-1*, mm.[°C.j]$^{-1}$.mm^{-1}) était également plus élevée dans le groupe C par rapport au groupe T ($P<0.01$).

Ces éléments démontrent que, à longueur de pseudotige engainante égale, la LER des feuilles soumises à des traitements d'extension avec des tubes non transparents est plus forte que celle des feuilles traitées avec des tubes transparents, ou non traitées. **En conclusion, l'effet de la longueur de la pseudotige engainante ne peut être tenue responsable à elle seule de l'augmentation de la LER constatée ; il semble bien y avoir un effet intrinsèque des tubes non transparents sur la LER.**

5) Influence des propriétés optiques des tubes

Parmi les tubes non transparents, le traitement par tubes d'aluminium a produit les feuilles les plus longues, suivit par le traitement par tubes verts puis rouges, nonobstant le fait que la différence statistique entre ces traitements n'est que rarement significative, en particulier pour les caractères dynamiques. Les effets des tubes rouges et verts n'ont pour leur part jamais été significativement différents. Ces deux tubes permettaient la transmission d'une même quantité d'énergie lumineuse dans le domaine du spectre correspondant à la photosynthèse (PAR). En revanche, la richesse énergétique relative de chacune des bandes de ce spectre était très différente. En particulier, des domaines influençant la morphogénèse (MAR) comme les bandes spectrales correspondant au rouge clair et au bleu, ont été modifiés.
La modification du rapport Rouge Clair : Rouge Sombre est connue modifier l'élongation foliaire. Par exemple, Skinner et Simmons (1993) ont, en apportant un supplément de rayonnement Rouge Sombre, induit une augmentation de la LER de feuilles d'orge. La réduction de la contribution de la bande correspondant au bleu dans le spectre incident est également connue induire la production de feuilles plus longues par les *Poaceae* (Gautier et Varlet-Grancher, 1996) *via* une augmentation de la LER, comme constaté par Verdenal (2004). Cependant cette diminution de la contribution de la bande bleue a été associée à une diminution du PPFD à la fois dans leur expérimentation et dans celle présentée ici. Il en va de même pour la modification du rapport RC/RS. Aussi il n'est pas possible de tirer des conclusions sur un effet intrinsèque d'une bande MAR donnée. **Puisque les tubes rouges et verts ont induit la même réponse de la part des plantes, il ne peut être conclu qu'une modification d'une bande donnée du spectre (bleue ou rouge) peut à elle seule expliquer les observations et plus généralement le rôle morphogénétique de la pseudotige.** En conséquence il est impossible de savoir ici quel type de modification du régime lumineux a déclenché la réaction observée dans le cas du traitement par tubes d'aluminium, ces derniers ne transmettant ni PAR ni MAR.

Une hypothèse plausible pourrait être celle d'une réponse au PPFD total, puisque la réaction de l'allongement foliaire présente une certaine progressivité en regard du PPFD transmis par les tubes (fig. II.8 pour l'accroissement relatif de la longueur des gaines) et puisque les tubes verts et rouges ont induit des réactions quantitativement similaires. Cependant là encore il est difficile de tirer une conclusion définitive puisque les réponses des plantes aux traitements i) par tubes d'aluminium d'une part et ii) par tubes rouges ou verts d'autre part, ne peuvent que rarement être séparées de façon significative, alors même que le PPFD total transmis est très différent entre ces traitements.

Au final, une combinaison de réactions à l'ensemble des modifications quantitatives et qualitatives de l'environnement lumineux n'est pas à exclure. Des expérimentations permettant de trancher sur les contributions relatives des différentes réactions possibles seraient donc souhaitables ici, par exemple sur la base de l'utilisation de filtres neutres transmettant différents niveaux de PAR.

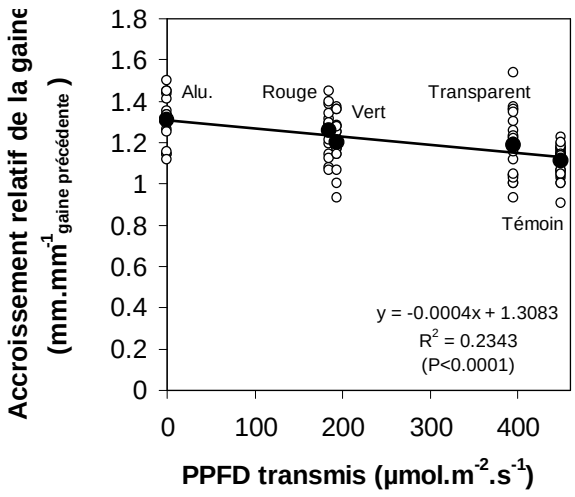


Figure II.8. Accroissement relatif de la longueur des gaines (mm par mm de gaine précédente) en fonction du PPFD transmis par les tubes employés. Les cercles (○) indiquent les mesures des feuilles X+1 et X+2, les disques (●) les moyennes pour chaque traitement. Les données ont été sélectionnées dans le domaine des pseudotiges engainantes de longueurs comparables (57 mm < longueur < 95 mm). La ligne présente une régression linéaire estimée, avec une pente et une ordonnée à l'origine significativement différentes de zéro (P<0,0001 ; n=99).

E) Conclusion

Grace à cette expérimentation il a été démontré que l'extension artificielle des pseudotiges, avec des tubes faits de matériaux non neutres du point de vue de la transmission de la lumière, induit la production de feuilles plus longues parce que s'allongeant plus vite pendant une durée égale (pour les feuilles dont la pointe était apparue, ou proche de l'émergence). Ces résultats supportent l'hypothèse d'un contrôle morphogénétique de l'allongement foliaire par la pseudotige, médié par la lumière. De plus, il apparaît que l'élongation des gaines peut être affectée jusqu'à à un stade très avancé de leur maturation, juste avant l'émergence du col. Ceci étaye l'hypothèse selon laquelle un facteur contingent affectant l'allongement des gaines est en mesure d'induire des effets en cascade sur l'allongement des feuilles suivantes. Il doit être souligné que la démonstration de cette capacité de l'élongation foliaire à réagir *directement* à toute modification de l'architecture de la talle constitue une avancée originale.

In fine, il est démontré que l'élongation foliaire peut être modulée par l'architecture de la talle, probablement du fait d'une modification de l'environnement lumineux, ce qui correspond bien à l'hypothèse testée d'un contrôle de l'architecture *par* l'architecture. **Ces données expérimentales confirment que le système morphogénétique de l'appareil aérien du ray-grass peut être approché– au moins partiellement – comme un système auto-régulé.** Il s'agit d'informations d'importance dans la cadre de la modélisation de la régulation de l'allongement foliaire, telle qu'elle est nécessaire dans le cadre générale de cette étude, et décrite dans la suite.

III. MODELISATION

A) Stratégie et méthodologie de modélisation

Dans cette section est présentée la méthodologie suivie pour créer un modèle permettant de simuler la morphogénèse aérienne végétative du ray-grass. Il sera désormais fait référence à ce modèle sous le nom **L-OLIAOM**, forme acronymique du groupe de mots-clés : **L-system LOLIum Auto-Organisé Modelisé**.

1) Stratégie

Le modèle L-oliaom doit pouvoir simuler l'occupation de l'espace par la plante. Comme décrit en I.A.3, cette occupation est très majoritairement due au développement foliaire, si bien que **l'appareil aérien du ray-grass,** dans la perspective de sa modélisation tridimensionnelle, **peut être réduit à un bouquet de feuilles.** La feuille est donc l'entité sur laquelle repose la représentation spatialisée réaliste de la plante et est à ce titre considérée comme l'unité de référence. Il s'agit en conséquence de capturer les propriétés géométriques (dont positionnelles et directionnelles) de chacune des ces feuilles, lesquelles résultent de contrôles exercés à trois niveaux d'organisation successifs ; celui de la feuille elle-même, celui de la talle, celui de la plante entière. Face à cet état de fait, la démarche développée a suivi la stratégie consistant tout d'abord à identifier :

1) Les objectifs finaux du simulateur et les critères de validation ultimes associés.
2) Les critères, selon une démarche descendante, devant être satisfaits à chacun des niveaux d'organisation peuplement > plante > talle > feuille pour que les critères du niveau supérieur soient validés.
3) Les processus putatifs contrôlant chacun de ces critères.

Ensuite, cette fois dans une démarche ascendante, chacun de ces processus a été modélisé et implémenté dans un prototype, mettant en œuvre une solution conceptuelle et algorithmique spécifique. A chaque niveau d'organisation les prototypes ont été agglomérés et refondus de manière à obtenir un modèle intégré successivement de feuille, de talle et de plante, lesquelles sont multipliées pour créer un peuplement. La figure III.1 présente les critères et processus identifiés.

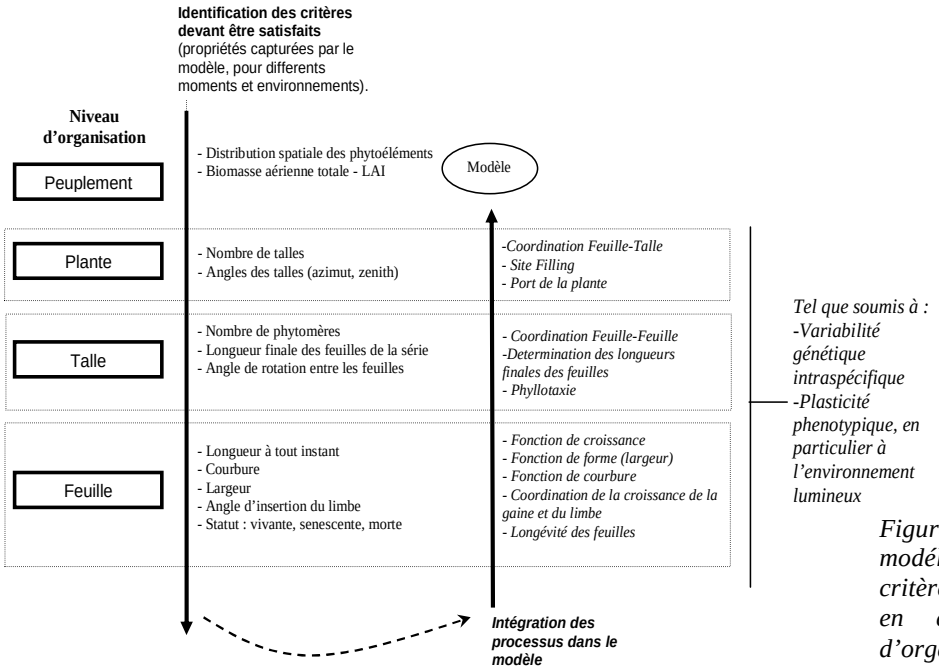


Figure III.1. Stratégie de modélisation : identification des critères et processus devant être pris en compte à chaque niveau d'organisation.

Le résultat de ce travail, une modélisation individu-centrée de la plante de ray-grass, est décrite ci-dessous, dans ses aspects structuraux et fonctionnels.

2) Structure du modèle

La description structurale de la plante repose sur la construction d'un réseau de phytomères virtuels *en arbre*, à partir de quatre types de modules L-system. Trois modules sont destinés à la représentation des phytomères virtuels ; à savoir i) un entrenoeud sur lequel est branché iii) une feuille et auquel est associé ii) un bourgeon axillaire. Le quatrième type de module est utilisé pour représenter les méristèmes apicaux.

Dans le langage L+C, chaque module peut être déclaré avec un nom de plusieurs caractères au lieu d'être représenté par un seul caractère, si bien que la « chaîne » représentant l'objet modélisé devient une chaîne de mots ; une phrase. Un nombre finit n de paramètres $X_1, \ldots, X_n$ (p.ex. âge, position, indice de la talle d'appartenance) peuvent être attribués à chaque module. Ces derniers, sont appelés dans le programme et écrits dans la chaîne sous la forme :

$$Nom_du_module(X_1, \ldots, X_n)$$

Dans le cas présent, chacun de ces modules est associé à une structure de données dont les attributs correspondent à l'inventaire des paramètres propres aux modules (âge, longueur, etc). Ainsi le module « Entrenoeud », est noté :

Entrenoeud(X)

Ou X est de type *struct* (structure de donnée) déclarée comme (exemple) :

```
Struct X
{
        float longueur;
        int id_rang;
        int id_talle;
        int id_plante;
        float age;
};
```

De là, suivant le formalisme L-system, le phytomère virtuel (fig. III.2.) est noté :

SB() **ApexTal(Y)** EB()
Entrenoeud(X)
SB() **Feuille(Z)** EB()

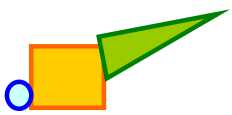


Figure III.2. Représentation L-system (a) et schématique (b) de l'unité structurale de base de la description de la plante dans le modèle L-oliaom ; le phytomère virtuel. Cette organisation topologique revient à un branchement de chaque bourgeon axillaire sur l'entrenœud précédent.

Avec SB() et EB(), littéralement « Start Branching » et « End Branching », instructions signifiant les relations topologiques (bifurcation) entre modules. A partir de cette unité de base, l'état de la plante à différents stades de développement est obtenu par la superposition des phytomères virtuels au sein de chaque axe sous forme de colonnes, et par adjonction d'axes branchés. Les nouveaux phytomères sont émis séquentiellement par les modules représentant les méristèmes

apicaux en fonction de règles de production, lesquelles sont activées lorsque des conditions spécifiées par les lois de fonctionnement décrites plus loin sont vérifiées. Les règles de production consistent à remplacer le module auquel s'appliquent les règles, dans la chaîne, par la nouvelle séquence spécifiée par l'utilisateur, comme décrit dans la figure III.3.

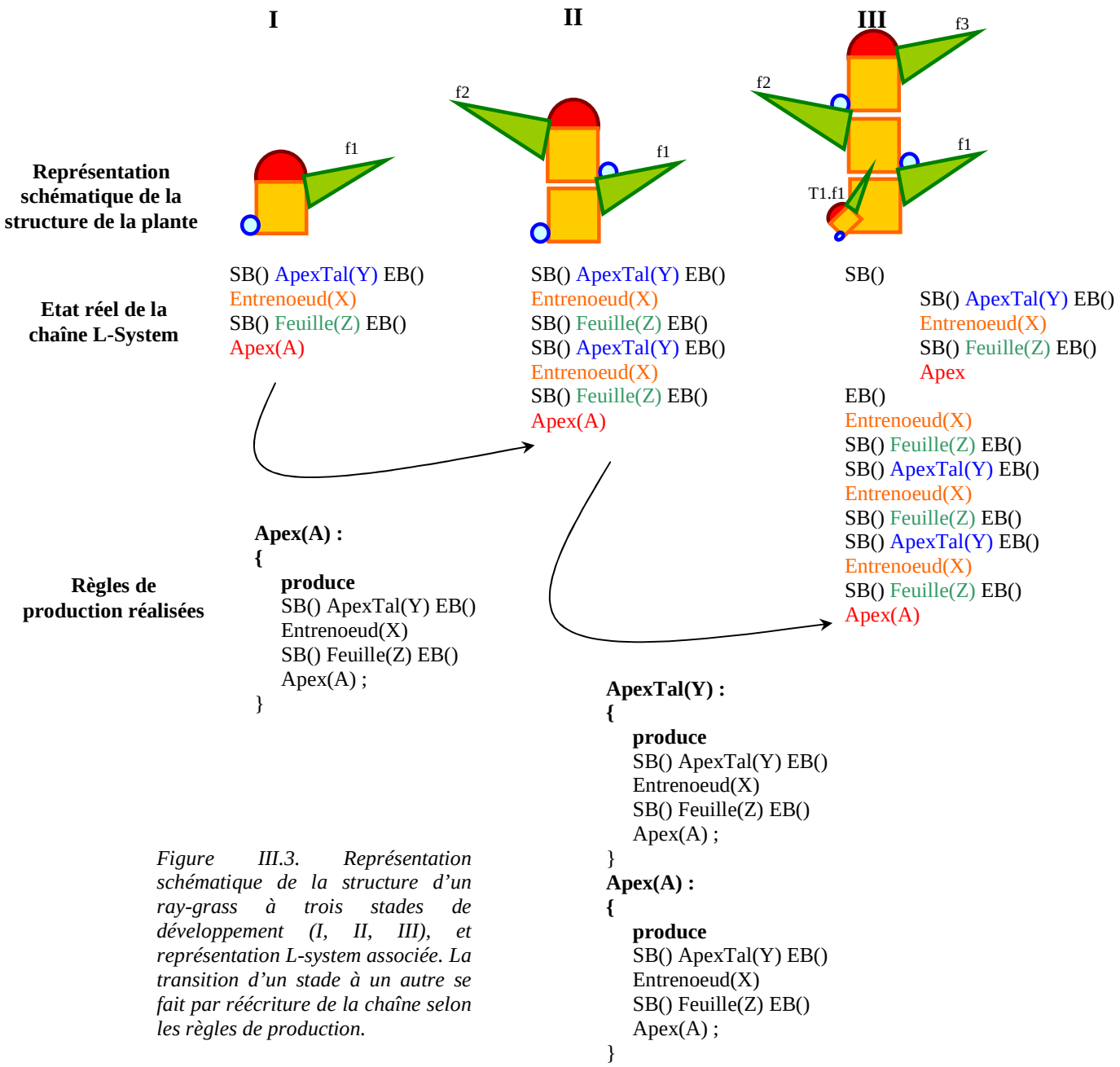


Figure III.3. Représentation schématique de la structure d'un ray-grass à trois stades de développement (I, II, III), et représentation L-system associée. La transition d'un stade à un autre se fait par réécriture de la chaîne selon les règles de production.

<u>Structure : représentation graphique</u>

Parmi l'ensemble des modules du réseau de phytomères, seules les feuilles sont interprétées graphiquement pour obtenir un rendu 3D de la morphologie de la plante. Les propriétés géométriques des feuilles dépendent de leur généalogie, qui va dicter leur orientation et leur

position spatiale. La forme des feuilles est dictée par des déterminants qui leur sont propres (longueur en particulier).

A la fois la gaine et le limbe sont tracés dans l'environnement infographique comme des cylindres généralisés (Karkowski et Lane, 2006), lesquels sont des items volumétriques décomposés par triangulation. La section transversale de ces cylindres généralisés (p.ex. un cercle pour un cylindre creux) peut être spécifiée comme un contour dans la plateforme de modélisation L-Studio. Les gaines sont ainsi représentées comme des cylindres ouverts et les limbes comme des volumes ensiformes fins, sur la base des observations réalisées sur des coupes transversales de feuilles réelles (fig. III.4.). Chaque feuille est tracée comme une succession de sections élémentaires (fig. III.4.). La longueur de chacune de ces sections est définie par l'utilisateur selon ses besoins en précision (1 mm par défaut). Leur largeur est donnée par leur position dans la feuille (voir ci-dessous pour la définition de la largeur des feuilles).

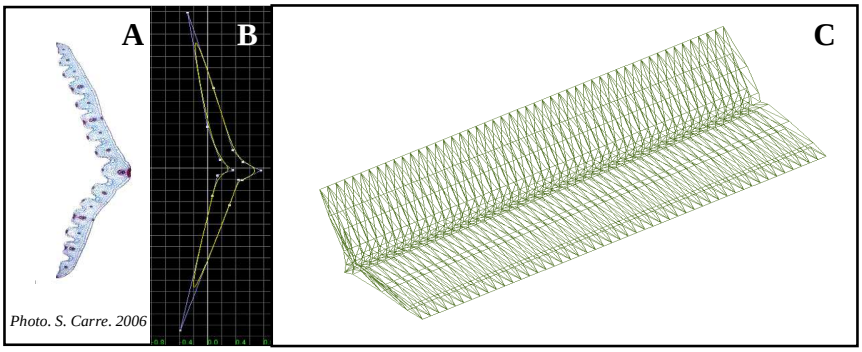


Figure III.4. Coupe transversale d'un limbe de ray-grass (A) et contour associé dans la plateforme de modélisation L-Studio (B). C présente une portion de feuille - en mode de représentation fil de fer – obtenue par le traçage d'un cylindre généralisé (triangulé) selon le contour B par le moteur de rendu graphique LPFG.

L'algorithme réalisant cette décomposition de la feuille en sections élémentaires et donnant les instructions d'interprétation est une boucle :
interpretation :

```
Feuille(X):
{
        double nb_elts=(X.Taillefeuille)/Long_elt;   // Long_elt=longueur de l'élément tracé, 1mm par défaut.
        for (int i=0; i<nb_elts; i++)
        {
                nproduce StartGC()              // Instruction d'utilisation des cylindres généralisés.
                CurrentContour(Limbe)           // Instruction de spécification du contour utilisé, Limbe ici.
                SetWidth(large(i))              // Définition de la largeur de l'élément en fonction de sa position.
                F(Long_elt) ;                   // F(Long_elt)=Tracer un élément de longueur Long_elt.
                nproduce EndGC();
        }
}
```

<u>Structure : restitution de la forme des limbes foliaires</u>

La surface foliaire individuelle est un paramètre critique dans la détermination des propriétés architecturales et d'un point de vue physiologique. Les feuilles de ray-grass se développent quasi-exclusivement selon leur axe proximo-distal (longueur totale habituellement inferieure à 450 mm). Dans leur axe longitudinal les limbes de feuilles de ray-grass anglais sont presque linéaires, avec une longueur 20 à 50 fois supérieure à la largeur maximale. Elles finissent en pointe à leur extrémité distale. **Pour modéliser la forme des feuilles, la solution choisie a consisté à :**
-utiliser une fonction empirique de distribution de la largeur en fonction de la position relative dans la feuille. Cette fonction donne le coefficient de forme du limbe, c'est-à-dire qu'à

toute position est associé un coefficient correspondant à une fraction de la largeur maximale de la feuille.

-identifier une relation empirique d'allométrie entre longueur totale du limbe et sa largeur maximale.

-La fonction de distribution des largeurs a été obtenue par ajustement d'un modèle de type quadratique (España *et al*., 1999 ; sur maïs) sur les mesures réalisées par Combes *et al.* (2002 ; non publiées) sur 30 feuilles de ray-grass anglais de longueurs contrastées (entre 150 et 300 mm ; fig. III.5.) :

$$l(x) = -1{,}38x^2 + 0{,}66x + 0{,}9$$

Avec l(x) la largeur de la feuille relativement à sa largeur maximale (sans dimension ; $0<l_x<1$), à la position relative x (sans dimension ; $0<x<1$) dans la feuille.

-La largeur maximale de la feuille est définie par une relation allométrique, ce qui permet une flexibilité plus grande qu'une détermination par le rang de la feuille, et, de surcroît, semble être plus pertinent biologiquement. Les données de Tabourel-Tayot *et al.* (1999 ; non publiées ; fig. III.5.) ont été utilisées. Elles consistent en mesures de la longueur et de la largeur maximale de 23 feuilles - de rangs successifs - de ray-grass anglais. Un modèle de type logarithmique à été ajusté sur ces données, définissant la relation entre la longueur d'une feuille et sa largeur maximale :

$$l_{Max} = 1{,}96\ln(L) - 5{,}7$$

Avec l_{Max} la largeur maximale (mm) des feuilles et L la longueur totale des limbes foliaire (mm).

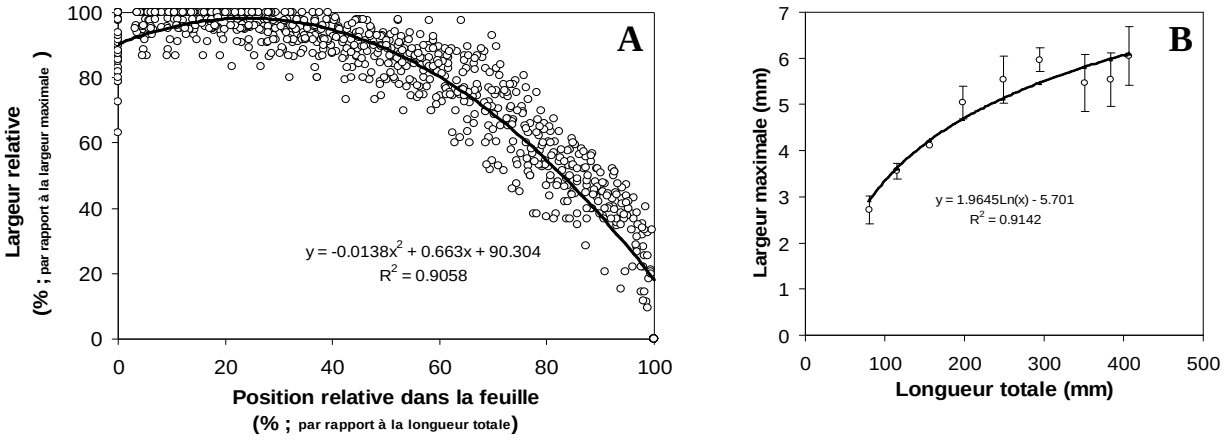


Figure III.5. Modélisation mathématique de la forme des feuilles. A) Ajustement d'un modèle quadratique sur des mesures de largeurs en fonction de la position relative dans la feuille B) Ajustement d'un modèle logarithmique définissant la relation allométrique entre la longueur totale d'une feuille et sa largeur maximale.

-L'intégration de la loi de distribution des largeurs ainsi que le modèle allométrique de calcul de la largeur maximale dans le modèle L-oliaom fait émerger une relation quasi-linéaire entre la longueur du limbe d'une feuille et sa surface totale, au moins dans un domaine correspondant à des limbes de moins de 40 cm. Deux jeux de données indépendants (A : Verdenal, 2004 ; B : autre jeu de Tabourel-Tayot *et al*., 1999 ; non publié) ont été utilisés pour valider ces sorties :

A) photocopies de 15 limbes de ray-grass anglais (Feuille 6 du brin maitre d'un génotype à feuilles longues)
B) mesure de la surface foliaire de 42 limbes (rangs variables) dont la longueur est également connue

La surface foliaire des limbes du jeu A à été déterminée à l'aide d'un planimètre (LI-3100, LI-COR Inc., Lincoln, Nebraska, USA) et les surfaces foliaires de ces deux jeux de données ont été comparées au sorties du modèle, lorsque des feuilles de longueurs similaires sont générées (fig. III.6.). Les résultats paraissent satisfaisants aussi bien quantitativement (coefficient de corrélation de 0,93 sur le jeu B et de 0,81 sur le jeu A) que qualitativement (réalisme des sorties ; fig. III.6.). En conclusion, **grâce à l'utilisation des modèles mathématiques** décrits plus haut, **la forme entière de la feuille et sa surface sont capturés en ne faisant appel qu'à un seul paramètre ; sa longueur.**

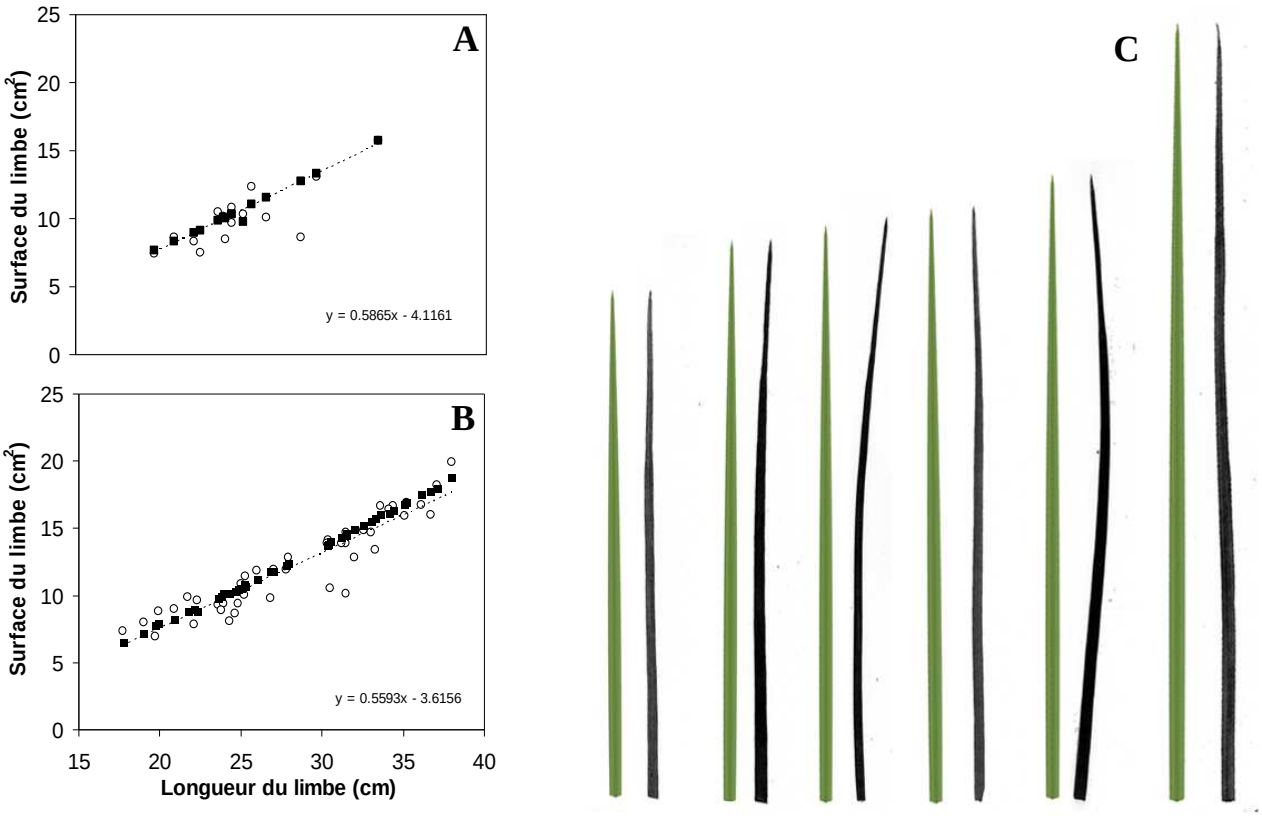


Figure III.6. A, B) Relation entre la longueur des limbes foliaires et leur surface selon les mesures (○) des jeux de données A et B et les sorties du modèle L-oliaom (■). Les lignes correspondent à un ajustement linéaire réalisé sur les mesures.
C) Comparaison des silhouettes de feuilles réelles (en noir) et de sorties du modèles L-oliaom (en vert). La forme des feuilles modélisées a été calculée et restituée à partir d'une variable unique : leur longueur. Echelle non respectée.

<u>Structure : angle d'insertion des limbes.</u>

L'angle d'insertion des limbes sur la gaine n'est pas stable dans le temps (Gibson *et al.*, 1992) et semble dépendre des propriétés biomécaniques du col, ainsi que de la réponse à des facteurs environnementaux comme les UVB (Deckmyn *et al.*, 2000). Dans les mesures de Deckmyn *et al.*

(2000) la valeur la plus commune semble être de 60° par rapport à l'axe longitudinal de la talle, chez la fétuque et le dactyle (orienté dans le sens de l'axe proximo-distal), ce qui est compatible avec les données de Gibson *et al*. (1992) et tangible considérant des mesures réalisées sur des plantes dans le cadre de la présente étude. Par défaut **l'angle d'insertion des limbes est ici fixé à 60°** mais peut être modifié. Cet angle final est atteint progressivement, à partir d'une inclinaison initiale du limbe de 0°, correspondant à une direction coaxiale avec la pseudotige (lors de son émergence).

Structure : phyllotaxie et angles de rotation des talles

La phyllotaxie de type distique est modélisée en affectant une rotation de 180° à chaque nouveau phytomère produit, par rapport au phytomère précédent (fig. III.3.). La phyllotaxie étant considérée comme un processus structurel, l'instruction de rotation - *RollR(180)* - est intégrée directement au sein de la chaîne L-system. **Par ailleurs, lors de la création d'une talle, une rotation initiale est affectée à l'axe entier**, sur la base du constat que les feuilles des différentes talles d'une plante ne se développent pas toutes dans le même plan (fig. III.7.). Cette rotation initiale, étant approchée comme un processus stochastique, ou pour le moins contingent, est choisi aléatoirement dans une gamme définie par l'utilisateur (par défaut entre 0 et 360°).

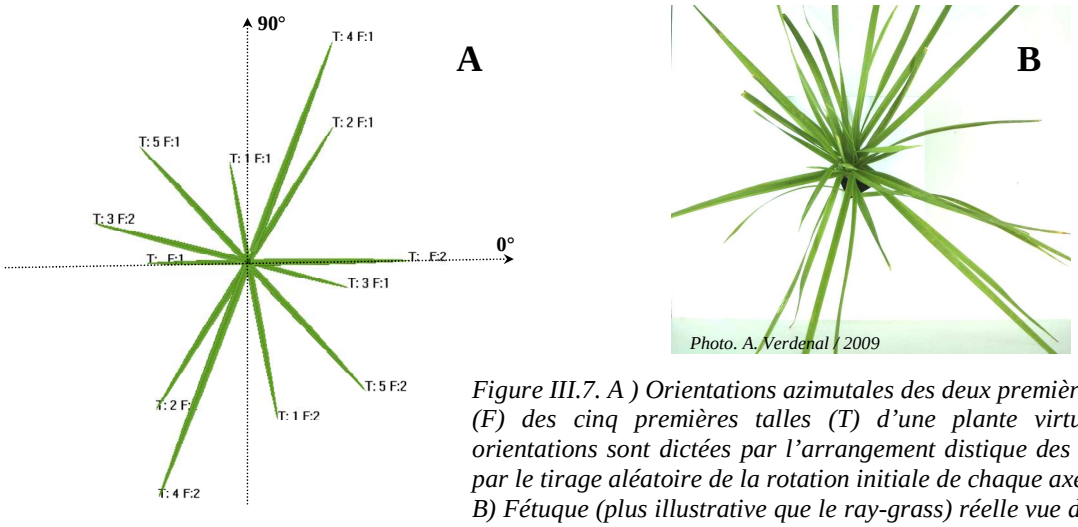


Figure III.7. A) Orientations azimutales des deux premières feuilles (F) des cinq premières talles (T) d'une plante virtuelle. Ces orientations sont dictées par l'arrangement distique des feuilles et par le tirage aléatoire de la rotation initiale de chaque axe.
B) Fétuque (plus illustrative que le ray-grass) réelle vue de dessus : les feuilles des graminées prairiales ne sont pas émises dans le même plan.

Structure : angle zénithal des talles

Un paramètre géométrique important dans l'orientation de la surface foliaire est l'angle zénithal des talles, c'est-à-dire l'angle que les talles forment avec la verticale. Cet angle définit le port de la plante, prostré ou érigé. Comme pour l'ange d'insertion des limbes, cet angle est variable dans le temps et dynamiquement adapté aux conditions environnementales, en particulier à la densité de talles (Gibson *et al.*, 1992). Cet effet pourrait être médié par la lumière considérant la modification du port du ray-grass en réponse à la suppression expérimentale de la composante bleue de la lumière incidente (Verdenal, 2004). Gibson *et al*. (1992) ont mesuré l'évolution temporelle, en conditions isolées, de cet angle sur des plantes de ray-grass d'Italie et de paspale. Dans leurs mesures cet angle s'est stabilisé à environ 70°, les plantes exhibant donc un comportement relativement planophile.

Dans le modèle présenté, l'angle implémenté est calculé par rapport à la talle d'émission, il s'agit donc d'un angle de divergence plutôt que d'un angle rapporté à une verticale absolue. Il peut être adapté dynamiquement pour conférer un port prostré ou plus erectophile à la plante en

fonction des conditions environnementales. Cet angle est atteint progressivement à partir de l'apparition de la talle (Gibson *et al.*, 1992) et est fixé à 30°. Du fait de sa nature divergente, plus l'ordre de la talle est élevé et plus l'angle zénithal sera grand, ce qui contribue à capturer la relation empirique (linéaire positive) entre le nombre total de talles d'une plante et l'angle zenithal moyen des talles (Gibson *et al*., 1992). Enfin, lorsque qu'une nouvelle talle s'écarte de sa talle mère, elle imprime le même mouvement à sa feuille engainante, reproduisant ainsi le processus constaté dans la réalité.

Structure : courbure des feuilles

La courbure des feuilles, c'est-à-dire la forme de leur axe longitudinal, résulte de l'interaction entre leurs propriétés biomécaniques et les forces auxquelles elles sont soumises (gravité, force de réaction lors de collisions, croissance interne, conditions climatiques, etc. ; España *et al*., 1999). L'utilisation d'outils mathématiques vectoriels comme les torseurs peut permettre de reproduire les déformations des feuilles, en particulier gravitaires (Jirasek *et al.*, 2000 ; Wang *et al*., 2005). Il s'agit cependant d'une approche relativement lourde à mettre en œuvre et qui demande surtout un paramétrage fin des propriétés biomécaniques, et en particulier d'élasticité (rigidité flexurale et torsionelle), risquant à terme d'induire plus d'imprécisions qu'une approximation sur la courbure. Par ailleurs les feuilles de ray-grass, organisées en touffe et surtout peu rigides, ne semblent pas se prêter aussi bien à la définition de fonctions génériques de courbure que les feuilles de maïs par exemple (España *et al*., 1999). En conséquence il a été décidé d'implémenter une solution provisoire de courbure constante, offrant cependant la possibilité d'intégrer des fonctions de courbure plus réalistes par la suite.

Comme énoncé plus haut la feuille (de longueur L) est tracée comme une succession de segments. Ainsi, en reprenant partiellement la démarche et la notation de Jirasek *et al*. (2000), si s est l'abscisse curviligne d'un point P ($s \in [0, L]$) de la feuille, alors appliquer une courbure à la feuille revient à appliquer une rotation infinitésimale dΦ aux vecteurs unitaires mutuellement orthogonaux X, Y, Z du traceur (resp. X vecteur directeur et Z vecteur normal à la surface tracée) à chaque *ds*.
L'angle de courbure est alors définit comme :

$$\Omega = \frac{d\Phi}{ds}$$

Si bien que puisque les vecteurs sont unitaires, à chaque point l'application de cette courbure aux vecteur du traceur suit :

$$dX / ds = \Omega \times X$$
$$dY / ds = \Omega \times Y$$
$$dZ / ds = \Omega \times Z$$

Or, étant ici uniquement intéressé par une courbure sans torsion, la forme de l'axe longitudinale est définie par l'évolution de l'orientation du vecteur directeur à chaque point P, sur l'intégrale du parcours de la feuille de 0 à la position $s \in [0, L]$, soit par :

$$P(s) = P(0) + \int_0^s X(s)ds$$

Ici la courbure Ω est fixée comme une constante, $\Omega(s) = k$, avec par défaut k=0,3°.mm^{-1}, à l'aide d'une instruction *Left(k)* dans la boucle de construction de la feuille. Il est possible également d'implémenter des formes plus sophistiquées, en particulier de type parabolique, par variation mathématique ou algorithmique de $\Omega(s)$ (inclusion de points d'inflexion à une proportion donnée de la feuille, etc). Il est possible d'appliquer une torsion aux feuilles en utilisant le même type de raisonnement.

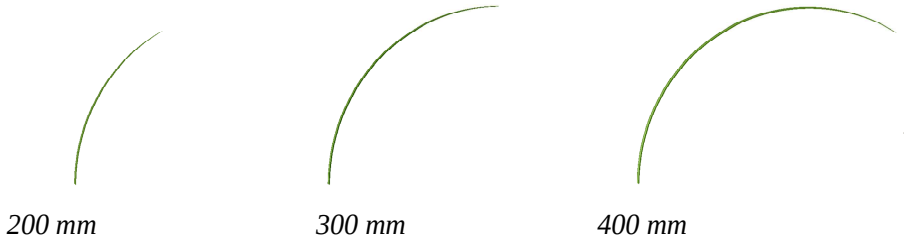


Figure III.8. Port de feuilles de longueurs différentes obtenu par implémentation d'un angle de courbure de 0,3°.mm^{-1}.

<u>Conclusion : structure de la plante virtuelle</u>

L'intégration des modèles évoqués ci-dessus, associés aux lois de régulation des gradients morphologiques décris plus loin, permet d'obtenir des simulations infographiques tridimensionnelles réalistes (fig. III.9.). *In fine*, les caractéristiques de l'occupation de l'espace (virtuel) par la plante procèdent de la conjugaison :

1- des relations topologiques entretenues par les phytomères, lesquelles forment un « squelette »

2- des propriétés géométriques des feuilles greffées sur ce squelette (fig. III.8.).

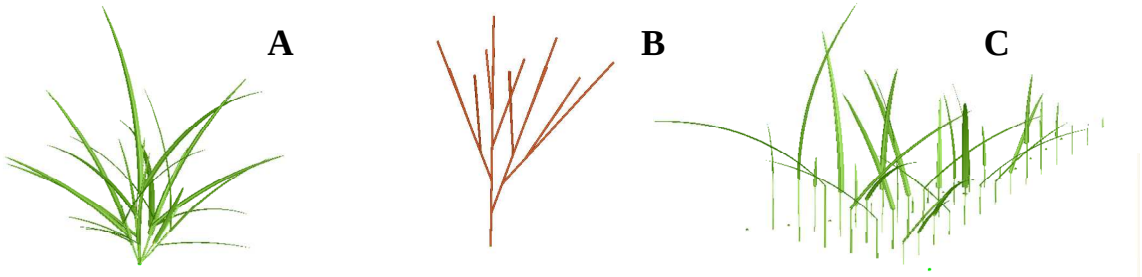


Figure III.9. La plante virtuelle résulte de la fusion d'un squelette architecturé de phytomères et d'une cohorte de feuilles. La même plante sous : A) représentation habituelle B) représentation éclatée dans laquelle les entrenoeuds sont tracés (mais pas les feuilles) et révélant l'architecture sous-jacente des axes et C) représentation des feuilles en cohorte, lorsque les informations topologiques du squelette sont ignorées.

Ultimement, d'un point de vue structural, la plante virtuelle est donc une chaîne composée des modules constitutifs des phytomères et des modules « méristèmes ». Cette chaîne est réécrite selon des règles régissant le devenir des phytomères, et est traduite en un objet infographique en trois dimensions en appliquant des lois de représentation aux modules « feuilles ».

3) Fonctionnement du modèle

N.B. : Dans cette étude la simulation du développement de la plante est réduite à sa phase végétative, dans les premiers 1500°C.j après germination (soit environ 3 mois), en conditions non-limitantes. Le cumul des températures (degrés-jours) est la référence temporelle, puisqu'elle

est plus adaptée à la description dynamique des processus développementaux (Bindi et al., 1995). La précision de simulation est de 1°C.j.

Les sections précédentes résument les solutions apportées aux problématiques d'ordre structural, permettant d'obtenir une représentation statique réaliste de l'architecture de l'appareil aérien du ray-grass. Le passage à une simulation dynamique, qui capture la cinématique du déploiement de cette architecture, nécessite l'implémentation de procédures contrôlant :
- les variations de longueurs des feuilles (dans le temps – croissance – et à rangs d'insertion successifs – gradient morphogénétique)
- le calendrier d'émission des phytomères

Ces deux processus sont gérés par des règles d'auto-régulation, inspirées de la partie I.B.6.

<u>Fonctionnement : règles d'autorégulation</u>
L'événement clé du schéma cybernétique implémenté est l'émergence de la pointe des feuilles au dessus de la pseudotige (fig. III.10.). L'émergence est définie dans le modèle comme la phase durant laquelle une feuille en croissance atteint une longueur égale, à 4 mm près, à celle de la plus longue gaine des feuilles de rangs inférieurs, dans la même talle. Lorsqu'il s'agit de la première feuille d'une talle, la référence est la longueur de la gaine de la feuille engainante. Il n'est pas possible de définir l'émergence sur la base d'une égalité stricte des longueurs. En effet, le temps - et donc la croissance - ne se déroulent pas de manière continue dans le simulateur mais au contraire de façon incrémentale (°C.j unitaires), si bien que l'égalité est très rarement constatée.

La détection de cette événement va induire une cascade signalétique aboutissant à :
-L'émission d'un nouveau phytomère par le méristème apical, dont la feuille propre va débuter sa croissance.
-La différentiation du bourgeon axillaire du nœud inferieur en un méristème apical, joint à son premier phytomère, dont la feuille propre débute sa croissance
-La détermination du profil de la cinétique de croissance de la feuille concernée, et donc sa longueur finale, ainsi que la proportion de la longueur totale de la feuille attribuée à la gaine.

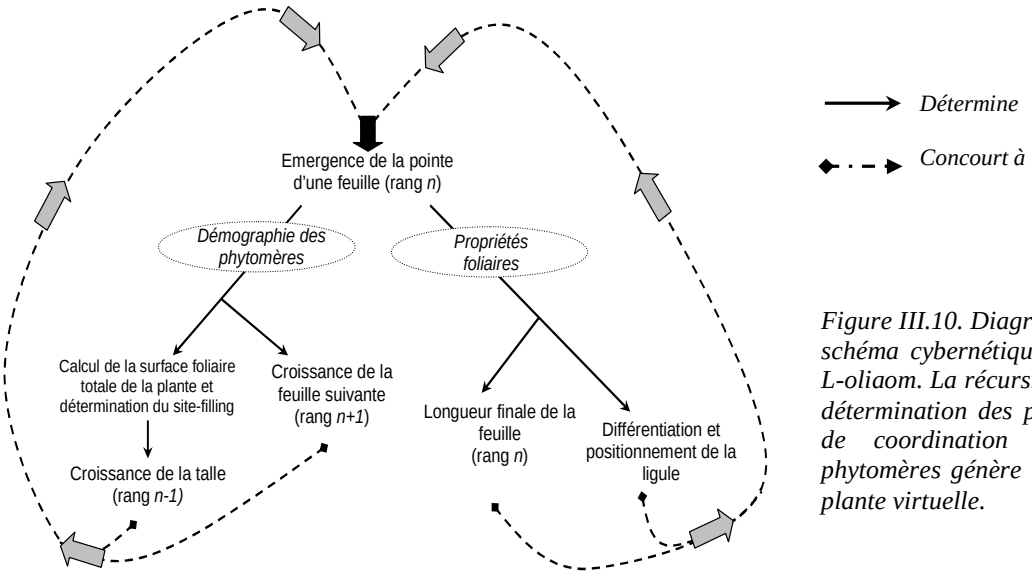


Figure III.10. Diagramme représentant le schéma cybernétique général du modèle L-oliaom. La récursivité des processus de détermination des propriétés foliaires et de coordination de l'émission des phytomères génère la morphologie de la plante virtuelle.

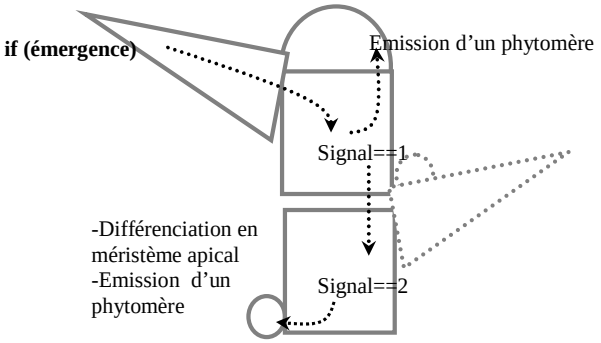
Fonctionnement : coordination

La coordination de la croissance des feuilles est réalisée en utilisant la capacité offerte par le langage L+C de faire communiquer des modules adjacents (topologiquement) dans la chaîne en utilisant la « sensibilité au contexte » (Karkowski et Lane, 2006). Concrètement l'utilisation des symboles de communication > et <, donne pour instruction à l'ordinateur de parcourir la chaîne à la recherche d'un contexte respectivement droit (>) ou gauche (<) et de mettre en relation les modules situés de part et d'autre du symbole (prédécesseur et successeur). Soient par exemple deux modules, chacun possédant trois paramètres, et l'instruction :

Module_1(a, b, c) > Module_2(X, Y, Z) :
{produce Module_1(a, Z, c) ;}

Suivant cette instruction l'ordinateur va parcourir la chaine à droite de *Module_1*. Si effectivement un successeur de type *Module_2* est trouvé alors les deux modules seront accessibles en lecture (dans tous les cas, seul *Module_1* le sera en écriture). La règle de production spécifiée sera réalisée, en l'occurrence *Module_1* sera réécrit en remplaçant un de ses paramètres (b) par un des paramètres de *Module_2* (Z), ce qui revient à un transfert d'information et donc à une communication inter-modulaire.

Cette fonctionnalité est employée pour véhiculer un signal bidirectionnel (descendant et ascendant) dans la plante virtuelle à chaque émergence. Lorsqu'une feuille émerge elle transmet l'information à son entrenœud d'attache, lequel transmet l'information i) au méristème apical pour qu'il émette un nouveau phytomère ii) à l'entrenoeud de rang inférieur qui envoie un signal de déclenchement à son bourgeon axillaire. La figure III.11 résume les voies signalétiques impliquées, ainsi la structure du code informatique associé au transfert des signaux.




```
Entrenoeud(X) > SB()Feuille(Y) :
{
        if (Y.Longueurfeuille=emergence )
        {
        X.signal=1;
        produce Entrenoeud(X);
        }
}
```

Figure III.11. Schéma des voies signalétiques impliquées dans la coordination de l'émission des feuilles/talles et exemple d'implémentation du transfert d'un signal de la feuille vers son entrenoeud d'attache.

Fonctionnement : cinétique de la croissance foliaire

Conformément au *corpus* théorique et empirique exposé en I.B.6, la cinétique de croissance des feuilles est rendue dépendante la longueur de la gaine d'émergence. Pour ce faire, une implémentation *in silico* de l'hypothèse suivante a été réalisée : « *La longueur finale d'une feuille et la proportion relative de la gaine et du limbe sont déterminés par le temps écoulé entre l'initiation de ladite feuille et l' émergence de sa pointe* ».

Pour ce faire, l'influence putative de la pseudotige sur la production cellulaire et sur l'élongation cellulaire (longueur de la zone d'élongation) à été conceptualisée sous une forme condensée et exprimée comme un *potentiel de croissance* (en mm), accumulé en raison

directe du temps écoulé depuis le début de la croissance. Il est donc tout d'abord nécessaire de définir la croissance des feuilles.

Pour simuler la croissance, une fonction sigmoïde inspirée de l'intégrale de la fonction β (Yin *et al.*, 2003 ; fig. III.12.) a été incorporée dans le programme du modèle, suivant l'équation :

$$Y = Ym\left(1+\frac{te-t}{te-tm}\right)\left(\frac{t}{te}\right)^{\frac{t}{te-tm}}$$

Pour t<te. Y=Ym pour $t \geq te$.

Avec Y (mm) la longueur de la feuille au temps t (°C.j), Ym (mm) la longueur finale de la feuille, te (°C.j) la durée d'élongation totale et tm (°C.d) le moment auquel la vitesse de croissance maximale est atteinte.

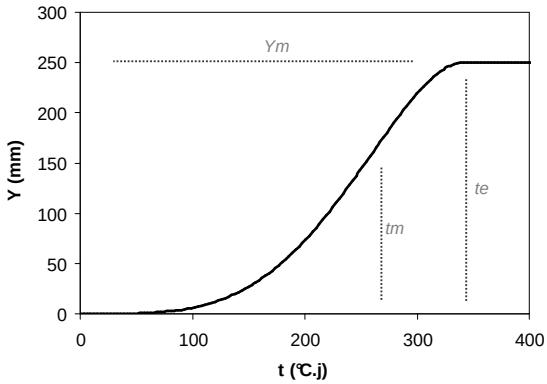


Figure III.12. Représentation graphique de la fonction β utilisée comme fonction de croissance pour les feuilles. La fonction a été paramétrée avec Ym=250 mm, te=340 °C.j et tm=260 °C.j.

A chaque degré-jour de simulation, le programme interroge cette fonction, laquelle lui retourne la croissance possible dans le degré-jour suivant. Cet accroissement est ensuite réparti entre la gaine et le limbe suivant les modalités décrites plus loin. **Pour réduire le nombre de paramètres de cette fonction et rendre la cinétique de croissance foliaire indépendante du rang, des relations allométriques entre longueur finale et durée d'élongation ont été recherchées**, ainsi qu'un éventuel rapport constant entre *tm* et *te*, soit :

$$te = j \times Ym$$
$$tm = k \times te$$

Avec j exprimé en °C.mm^{-1}, et k adimensionnel.

Pour tenter de quantifier *j* et *k*, un jeu de données issu des travaux de Auzanneau (2007) a été utilisé. Ce jeu consiste en des ajustements de fonctions β sur des cinétiques de croissance de feuilles 3 et 4 du brin maitre (après coupe à 3 cm) de ray-grass, pour des génotypes divers. 54 de ces ajustements ont été sélectionnés. Afin de réduire les biais induis dans le calcul de *te* par la phase latente de la fonction dans ses premiers stades, la durée d'élongation a été recalculée comme le temps nécessaire à une feuille pour passer de 2 mm (t_{2mm}) à sa longueur finale.

Selon ces mesures, la vitesse moyenne de l'élongation foliaire est de l'ordre 0,9 mm par degré jour (fig. III.13. ; E.T. σ=0,15 °C.j) et la vitesse maximale est atteinte à environ 58% de la durée totale d'élongation (fig. III.12. ; E.T. σ=11%). Afin de reproduire ces valeurs dans le modèle, la durée moyenne d'élongation a été fixée pour que chaque millimètre de feuille créé entre t_{2mm} et *te* nécessite environ 1°C.j, soit *j*=1,37 °C.mm^{-1}, et *k*=0,76 (ce qui modifie légèrement la cinétique en déplaçant *tm* pour la rendre compatible à l'ajustement décrit plus loin).

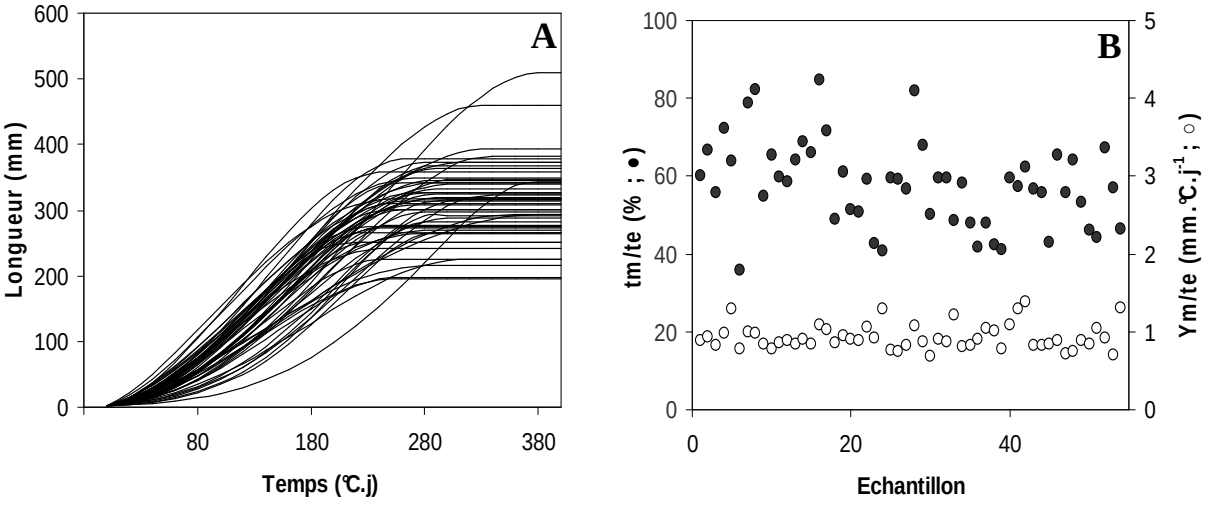


Figure III.13. Essai d'identification de rapports de stabilité entre i) longueur finale des feuilles et durée d'élongation et ii) durée totale d'élongation et moment d'atteinte de la vitesse maximale d'élongation. A) Ajustements de fonctions de croissance sur un échantillon de mesures de 54 feuilles de ray-grass anglais (données de Auzanneau, 2007 ; différents rangs et génotypes). B) Détermination, sur cet échantillon, du rapport entre la durée totale d'élongation et le moment d'atteinte de la vitesse maximale d'élongation (tm/te, ●), ainsi que du rapport entre la longueur finale des feuilles et leur durée d'élongation (Ym/te, ○).

Cependant, il apparaît d'après les données de Lestienne *et al*. (2002) que la durée d'élongation apparente, et donc possiblement la durée d'allongement totale, n'est pas proportionnelle à la longueur foliaire finale, en particulier dans les rangs supérieurs (au delà du rang 7), si bien que la relation simple décrite ci-dessus produit des résultats incorrects. En revanche, la durée d'élongation apparente suit une progression linéaire très comparable à celle de la proportion de la gaine dans la feuille (coefficient de corrélation 0,88 ; fig. III.14.). Ainsi, même lorsque la longueur foliaire se stabilise la durée d'élongation des feuilles continue à augmenter. Même s'il n'existe pas de données établissant clairement un quelconque lien de causalité direct entre ces deux phénomènes, le calcul de la relation entre *te* et *Ym* a été revu en fonction de la proportion de la gaine dans la feuille, de façon empirique. Ainsi pour toute feuille *i*, te_i est calculée comme :

$$te_i = j\left(2\left(\frac{R_{s_i}}{R_{s_\alpha}}\right)-1\right)Ym_i$$

Avec j (°C.j.mm^{-1}) le temps nécessaire pour produire 1 mm de feuille dans les premiers rangs (1,37 °C.j), R_{si} et $R_{s\alpha}$ (adim.) respectivement la proportion de la gaine dans la feuille i et dans la première feuille.

Cette relation descriptive fait en sorte que la durée d'élongation totale double lorsque la proportion de la gaine dans la feuille augmente de 50%, ce qui correspond aux mesures de Lestienne *et al.* (2002 ; fig. III.14.), selon lesquelles la durée apparente d'élongation passe de 100°C.j environ lorsque la gaine représente 20% de la longueur finale, à près de 200°C.j lorsque R_s atteint 29%.

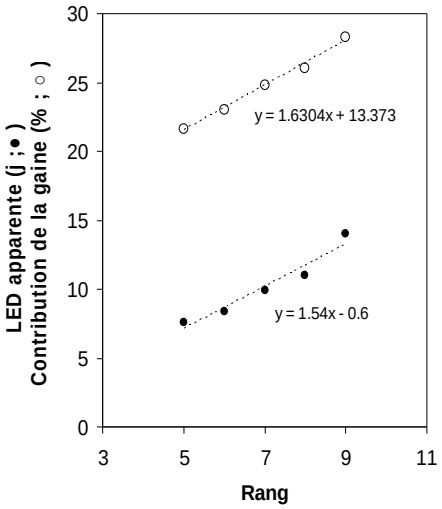


Figure III.14. Mise en relation de l'évolution de la durée d'élongation visible des feuilles et de la contribution de la gaine à la longueur totale de la feuille. Calculs et graphique sur la base des données de Lestienne et al. (2002). Les deux variables suivent une évolution linéaire comparable.

In fine, **le recours à ces jeux d'équation permet de reconstituer des cinétiques de croissance foliaires à partir de deux paramètres morphologiques statiques et finaux, aisément accessibles, que sont la longueur finale et la proportion de la gaine dans la feuille.**

Comme énoncé plus haut, les propriétés de la croissance foliaire s'auto-déterminent au cours de son ontogénèse. En fait, la croissance des feuilles résulte de l'utilisation successive de deux fonctions de type β (paramétrages différents), définissant deux phases distinctes, la croissance pré-émergence (ou phase de croissance cachée, notée Phase 0) et la croissance post-émergence (ou phase de croissance visible, notée Phase 1).

Fonctionnement : croissance foliaire en Phase 0 et accumulation du potentiel

La Phase 0 est générique, identique pour toutes les feuilles, puisque cette croissance est supposée être engendrée par l'augmentation progressive du nombre de cellules en élongation jusqu'à l'atteinte d'un état stationnaire (établissement de la zone d'élongation). Il ne semble donc pas impossible que le flux cellulaire vers la zone d'élongation ou bien même que l'élongation individuelle des cellules soient des caractères d'ordre physiologique relativement invariants pour un individu donné.

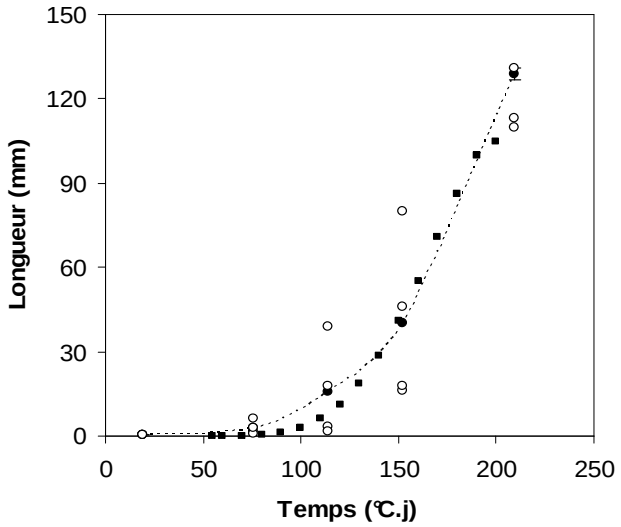


Figure III.15. Fonction de croissance initiale, générique (■). Il s'agit d'une fonction β, paramétrée sur une longueur finale Ym de 110 mm, de façon à correspondre aux mesures (○, mesures brutes ; ●, moyennes) réalisées pendant la phase cachée de la croissance de feuilles 6 du brin maître de ray-grass anglais (Verdenal, 2004).

Pour obtenir cette fonction de croissance initiale, des données de Verdenal (2004) ont été utilisées. Ces dernières consistent en des mesures de croissance de *primordia*, puis de feuilles, réalisées lors de la phase cachée de la croissance de feuille 6 du brin maître de ray-grass anglais. Une fonction β a été ajustée manuellement sur ces mesures, en fixant une longueur finale de 110 mm, ce qui permet de reproduire assez fidèlement la croissance observée ainsi que de s'assurer que cette fonction pourra bien être utilisée dans toutes les situations puisque les pseudotiges atteignent très rarement une longueur supérieur à 90 mm chez les ray-grass habituellement employés (fig. III.15.). Le point 0 (décalage à l'origine) de cette fonction est fixé comme le moment auquel la feuille dépasse une longueur de 1 mm, si bien que **dans le modèle L-oliaom le « début » de la croissance d'une feuille correspond à la croissance au delà de 1 mm.**

Parallèlement à sa croissance lors de cette phase cachée, la feuille incrémente une fonction correspondant à l'accumulation d'un potentiel de croissance, suivant l'équation :

$$PotCroiss = T_{01}e^{k_1(t+t_{b1})} - T_{02}e^{k_2(t+t_{b2})} - L \quad \text{pour} \quad \begin{cases} t_{b2} > 0 \\ t_{b1} \geq t_{b2} \\ L > 0 \end{cases}$$

Avec PotCroiss (mm) le potentiel de croissance accumulé, L (mm), k_1, k_2(°Cd^{-1}), T_{01}, T_{02} (mm), t_{b1} et t_{b2} (°Cd) des paramètres ajustés sur les données et t (°C.j) le temps écoulé.

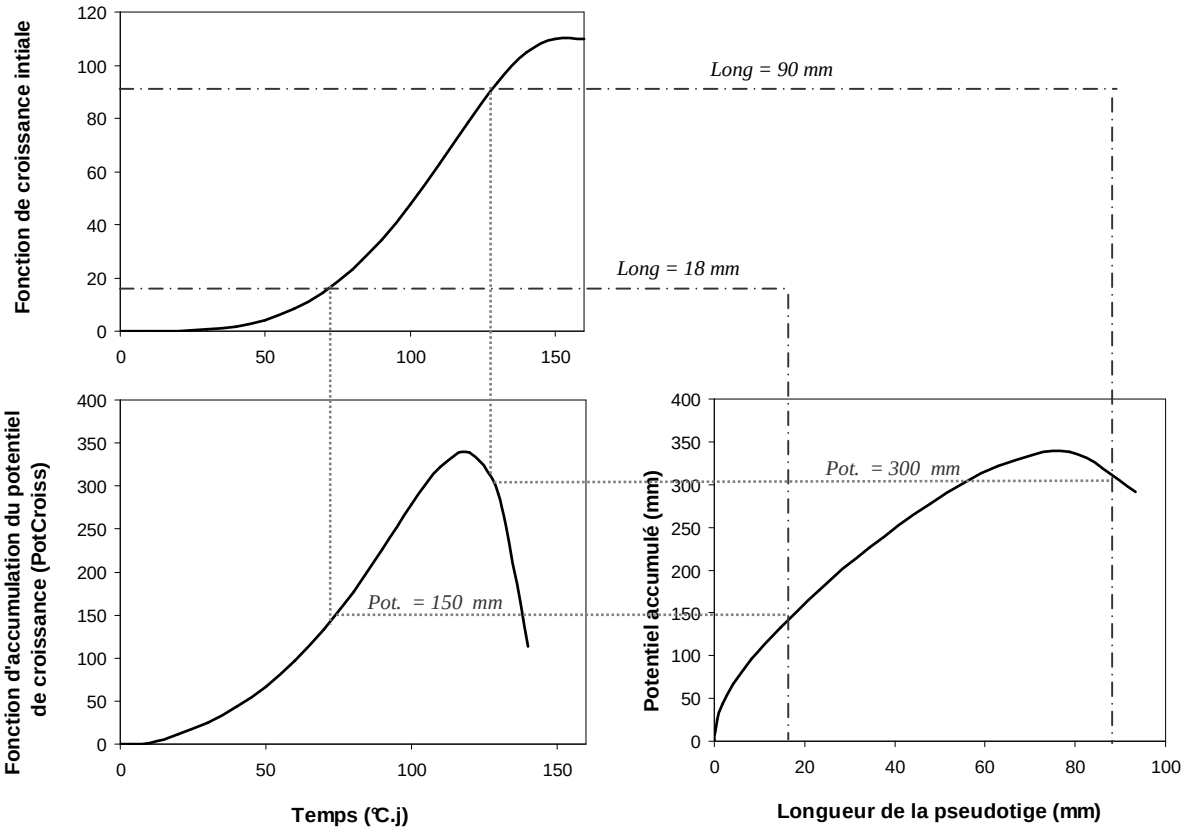


Figure III.16. A) Fonction de croissance initiale, B) fonction PotCroiss et C) potentiel de croissance accumulé grâce à B par une feuille grandissant selon A, durant sa phase de croissance cachée, c'est-à-dire pendant le temps nécessaire pour couvrir la distance correspondant à la longueur de la pseudotige d'émergence. Paramètres des fonctions décris dans le tableau III.1.

Cette fonction déterminera la longueur finale que la feuille pourra atteindre. Elle est formalisée comme la différence de deux exponentielles pour pouvoir reproduire la stabilisation/décroissance de la longueur finale des feuilles (et donc de la valeur de *PotCroiss*) dans les rangs supérieurs, lorsqu'elle est incrémentée par la fonction de croissance initiale (fig. III.16.). Sa signification biologique, comme expliqué au I.B.6, pourrait être celle de la relation de nature compétitive entre le processus de division cellulaire et le processus de maturation des cellules lors de la création du « potentiel de croissance ». **Elle revêt donc la forme des processus de type synthèse-dégradation**. Cependant, des recherches supplémentaires sont nécessaires à ce niveau, si bien qu'elle **est utilisée comme une fonction purement descriptive et empirique à ce stade.**

De la même manière, alors que le temps s'écoule avant l'émergence de la feuille, une fonction représentant la progression de la frontière gaine/limbe (là encore sous l'influence possible de la différence entre taux de production cellulaire et maturation) est incrémentée, selon un modèle linéaire relatif :

$$R_{s_i} = R_{s_\alpha} + (at + b)$$

Avec, comme ci-dessus, R_{si} , $R_{s\alpha}$ (adim.) respectivement la proportion de la gaine dans la feuille i et dans la première feuille, a et b des paramètres d'ajustement nécessaire à la reproduction de l'évolution linéaire de la proportion de la gaine dans la feuille, et enfin t le temps écoulé depuis le début de la croissance (âge de la feuille en °C.j).

<u>Fonctionnement : croissance foliaire en Phase 1 et réalisation du potentiel</u>

Au moment de leur émergence les feuilles en croissance modifient le paramétrage de leur fonction de croissance en prenant la valeur courante de la fonction *PotCroiss(t)* comme paramètre *Ym*. Les feuilles prennent également la valeur courante de la fonction $R_{si}(t)$ comme déterminant de la contribution de leur gaine à leur longueur finale. Suivant la détermination de R_s et de *Ym* les paramètres *te* et *tm* sont automatiquement modifiés. **Le résultat de cette cascade est donc la détermination, pour toute feuille dont la pointe émerge :**

-de sa cinétique de croissance visible, *i.e.* sa longueur finale, le temps mis à l'atteindre et le profil des vitesses d'élongation instantanées.

- **les longueurs finales respectives de la gaine et du limbe**.

Concrètement, pour ne pas créer de discontinuité dans la croissance, la seconde fonction résultant du re-paramétrage de la fonction initiale est ajustée (par un décalage des abscisses) sur la première. La croissance foliaire suit donc une fonction composite « chimère », résultant de la fusion de deux fonctions (fig. III.17.).

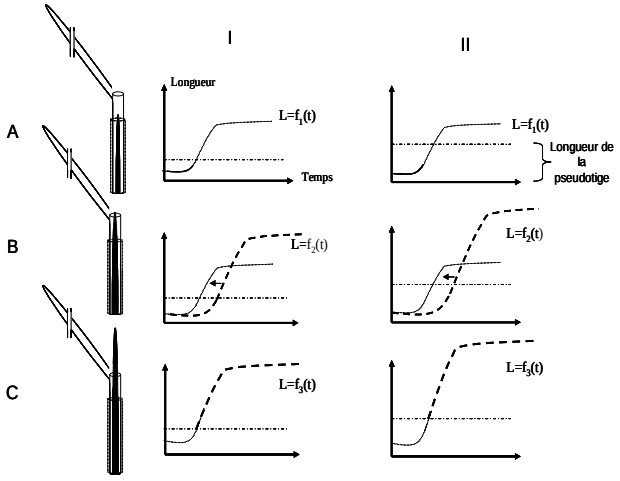


Figure III.17. Illustration de la croissance foliaire telle qu'implémentée dans le modèle L-oliaom, en trois phases (A, B, C), et dans deux situations correspondant à une émergence de pseudotiges de longueurs différentes (I et II). A) Pendant la phase cachée de la croissance toutes les feuilles obéissent à la même fonction. B) Au moment de l'émergence de leur pointe les paramètres de leur fonction de croissance sont recalculés en fonction de la valeur du potentiel de croissance accumulé. C) La fonction nouvellement créée par le re-paramétrage est ajustée à la fonction de croissance initiale, donnant naissance à la fonction de croissance finale, spécifique à chaque feuille et dépendante de la longueur de la pseudotige d'émergence.

Fonctionnement : répartition de la croissance gaine/limbe

La croissance constatée des feuilles, de type sigmoïdale, résulte en réalité de la croissance coordonnée de ses deux organes principaux ; la gaine et le limbe (Skinner et Nelson, 1994). Afin de simplifier la gestion de la croissance, la feuille est appréhendée dans le cas présent comme une entité unique. Cependant, pour reproduire le calendrier de coordination de l'allongement des deux organes (quasi-exclusif dans le temps) **l'accroissement total d'une feuille calculé à chaque degré-jour est redistribué entre la gaine et le limbe** suivant les données expérimentales de Skinner et Nelson (1994), et ce à l'aide d'un coefficient de répartition. Tant que le limbe à une longueur inferieure à 75% de sa longueur finale il reçoit la totalité de l'accroissement de la feuille. Au-delà, 96% de l'accroissement lui est alloué jusqu'à l'atteinte de sa longueur finale, après quoi l'accroissement va entièrement à la gaine. La mise en œuvre de cette solution algorithmique permet d'obtenir la coordination des cinétiques de croissance telle que décrite par la figure III.18.

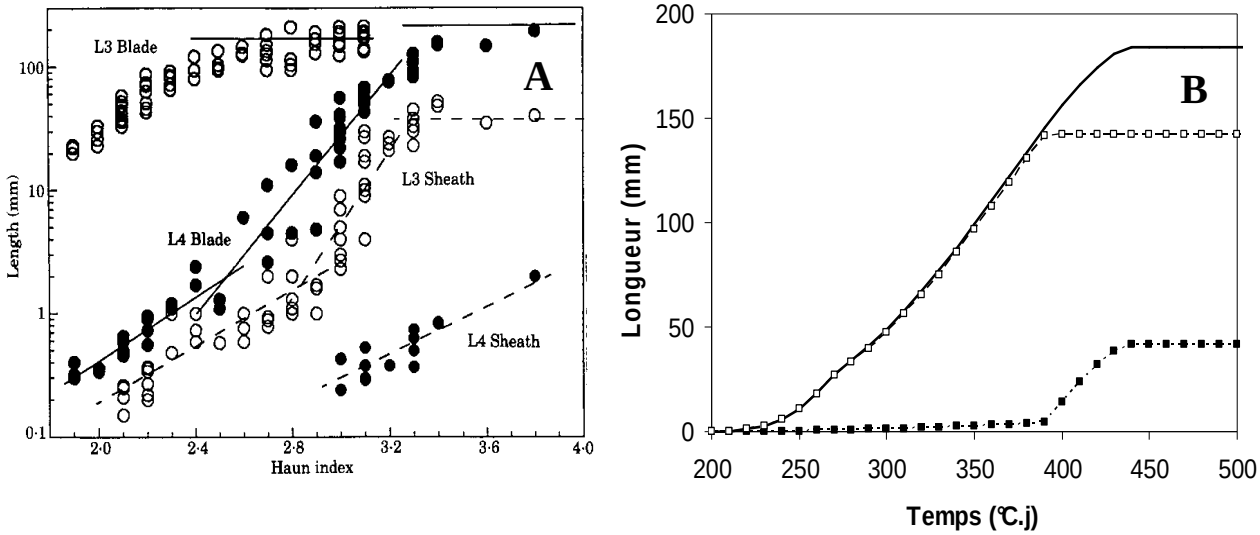


Figure III.18. A) Coordination de la croissance des gaines et des limbes de feuille 3 et 4 du brin maître (Fétuque ; d'après Skinner et Nelson, 1994). B) Illustration de la distribution et de la coordination de la croissance entre la gaine (■) et le limbe (□) lors de la croissance d'une feuille de 190 mm (ligne continue -) dans le modèle L-oliaom.

Fonctionnement : série foliaire

L'actionnement de l'ensemble des ces lois de coordination et de régulation de la croissance permet d'obtenir des séries foliaires (succession des feuilles d'un brin) réalistes (fig. III.19.) pour une graminée (Billiard, 1994). La série foliaire du brin maître est reproduite à l'identique sur tous les axes, à partir de la feuille d'émergence. Pour obtenir ce type de sortie il est nécessaire d'amorcer le système en initialisant l'équivalent de la longueur de la pseudotige permettant le calcul de la longueur finale de la première feuille. Pour ce faire, le coléoptile a été considéré produire des effets similaires à ceux d'une pseudotige de 5,5 mm de long. Par ailleurs, du fait de la coordination de la croissance des feuilles et de leurs gaines, il arrive parfois que deux feuilles successives émergent d'une pseudotige de la même longueur, ce qui amène à la production de deux feuilles successives identiques. Ce phénomène se produit également dans la réalité, à ceci près qu'en ce cas le limbe en croissance de la feuille de rang *n-1* (par rapport à la feuille dont la pointe émerge), encore enroulé, forme un tube au dessus de la pseudotige. Entre l'émergence de deux feuilles successives, cette feuille enroulée agit comme une extension de la pseudotige et pourrait participer à la production de feuilles de longueurs différentes. Pour reproduire cette

« extension », à chaque émergence le paramètre de référence répertoriant la longueur actuelle de la pseudotige est multipliée par 1,15.

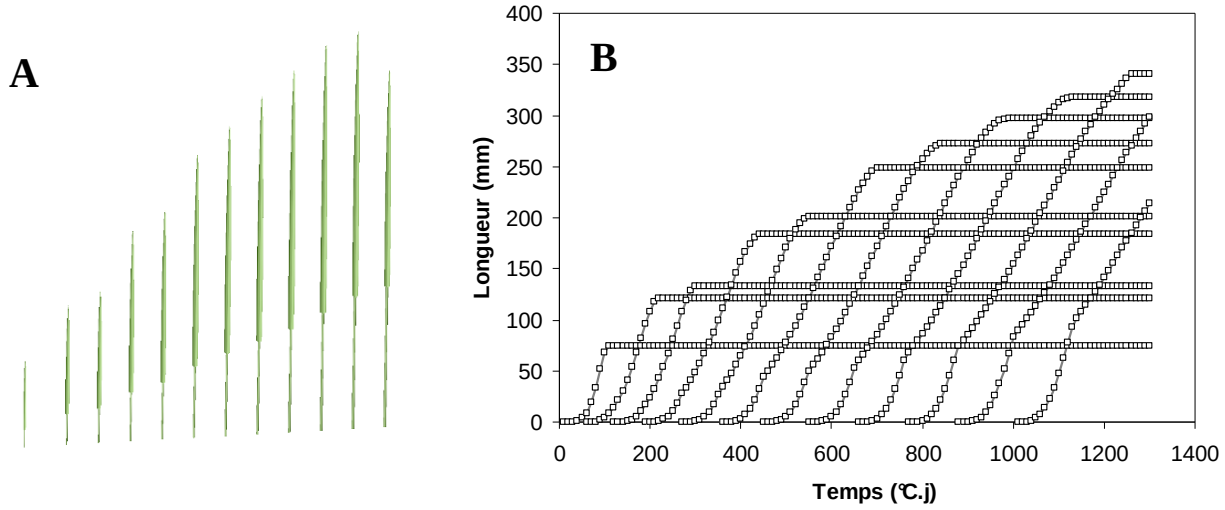


Figure III.19. A, B) Exemple de série foliaire (brin maître) générée par le modèle L-oliaom. Les cinétiques de croissance s'auto-déterminent en fonction de l'état de la pseudotige et la coordination des croissances répond aux règles d'auto-régulation. Paramétrage des fonctions décrit dans le texte.

Fonctionnement : longévité des feuilles

La prise en compte du turnover foliaire - et donc de la sénescence - est requise pour éviter toute erreur d'estimation de la surface foliaire totale. D'après Woodward (1998), le taux de mortalité des feuilles est fortement corrélé à la température. **A température stable, il semblerait que la longévité des feuilles puisse être reliée linéairement à leur longueur**, selon les données collectées par Duru et Ducrocq (2000) sur dactyle. En effet, si les durées de vie des feuilles mesurées dans le cadre de leurs travaux sont comparées à leurs longueurs finales, sans prendre en compte l'influence de leur rang ou bien de l'effet « année », une relation de type linéaire peut être établie, comme montré par la figure III.20.

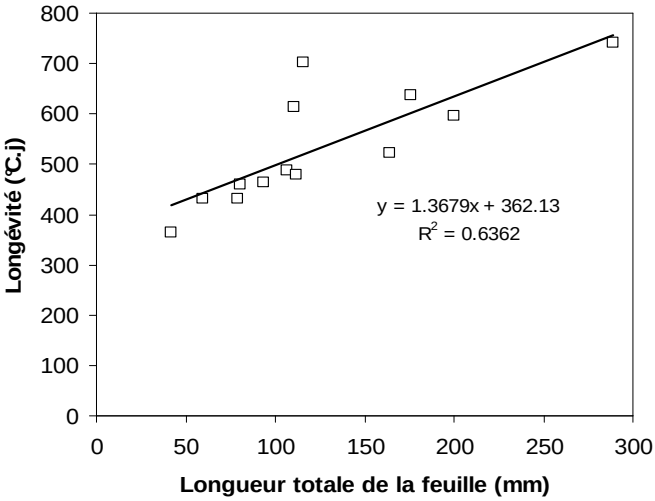


Figure III.20. Relation entre la longueur des feuilles et leur longévité, exprimée en temps thermique. Des données provenant de Duru et Ducrocq (2000) ont été retravaillées. Ces dernières consistaient en mesures de longévité des limbes entre le moment de l'émergence de la pointe des feuilles et leur mort. Pour les besoins du modèle il est nécessaire de déterminer la durée de vie totale - comprenant le délai correspondant à la phase cachée de la croissance - de la feuille complète. La longueur totale des feuilles a été extrapolée en multipliant la longueur des limbes par 1,3, selon les données publiées dans le même article. Pour prendre en compte la durée de croissance cachée, le temps nécessaire au parcours de la longueur de la pseudotige d'émergence a été ajouté aux mesures, sur la base de la fonction initiale de croissance décrite plus haut.

En accord avec ces données, la durée de vie des feuilles a été ici définie comme une fonction linéaire de leur longueur, soit donc :

$$D(L) = T_{0Sen.} + k_{Sen.}L$$

Avec D(L) la durée de vie (°C.j) d'une feuille de longueur finale L (mm), $T_{0Sen.}$ (°C.j) l'âge auquel la sénescence débute et $k_{Sen.}$ (°C.j.mm^{-1}) le temps moyen nécessaire à la sénescence d'un millimètre de feuille.

Avec $T_{0Sen.}$=400°C.j et k_{Sen}.=1,5[°C.j].mm^{-1} la longévité moyenne pour une feuille de 200 mm est donc de 600°C.j. La mise en œuvre de ce paramétrage permet d'obtenir un taux de mortalité foliaire sur le brin maitre du modèle de l'ordre de 0,015 feuilles.feuille^{-1}.jour^{-1}, ce qui est en accord avec les valeurs mesurées sur des talles de ray-grass par Woodward (1998), oscillant en fonction des saisons entre 0,005 et 0,03 feuilles.feuille^{-1}.jour^{-1}.

Fonctionnement : régulation du tallage

La mise en œuvre du modèle avec les règles de coordination énoncées plus haut donne naissance à un système dans lequel le nombre de talles augmente de manière exponentielle. Dans la réalité ce comportement ne se produit que dans les premiers stades de développement de la plante (Skinner et Nelson, 1992), après quoi la probabilité de développement des bourgeons, en d'autres termes le *site-filling* tel que définit par Davies (1974), décroît. Ce phénomène a été interprété comme une réaction de la plante à l'ombrage produit par les plantes voisines ou bien même par ses propres phytoéléments (Lafarge *et al.*, 2005 ; Evers *et al.*, 2007). Il s'agirait d'un effet de nature photomorphogénétique, médié par la modification de la qualité de la lumière (rapport Rouge Clair / Rouge Sombre, RC/RS) dans l'environnement immédiat des bourgeons, ce qui a pu être vérifié expérimentalement à de nombreuses reprises (Davies *et al.*, 1983 ; Deregibus *et al.*, 1983 ; Gautier *et al.*, 1999). Il est intéressant de remarquer que, de la même façon, l'initiation de la mortalité des talles chez le blé, correspondant au phénomène de régression, pourrait être sensible à ces mêmes signaux photomorphogénétiques (RC/RS ; Sparkes *et al.*, 2006). Reproduire cette régulation du tallage de manière mécaniste, comme ont tenté de le faire Evers *et al.* (2007), nécessite de coupler un modèle de calcul du rayonnement lumineux (p.ex. Chelle and Andrieu, 1998) au modèle de plante afin de calculer les propriétés de l'environnement lumineux en tous points de l'espace. Cependant, pour mener cette approche à bien il est également nécessaire d'émettre des hypothèses fortes sur les sites de perception possibles de ce signal (capacité d'intégration spatiale et temporelle en particulier). Or, des données expérimentales solides font encore défaut dans ce domaine, même si la base de la plante et les bourgeons eux-mêmes semblent (logiquement) impliqués (Davies *et al.*, 1983 ; Sparkes *et al.*, 2006). D'un autre coté, il est possible d'établir une relation, certes plus déterministe, entre l'indice foliaire et la production de talles dans un peuplement, telle que celle constatée par Simon et Lemaire (1987 ; fig. III.21.).

Une interprétation algorithmique des données de Simon et Lemaire (1987) à été développée. La dynamique de tallage a été décomposée en trois phases. La première correspond à la phase durant laquelle chaque bourgeon se développe quasi-systématiquement, avec une probabilité diminuant linéairement au fur et à mesure que la surface foliaire se développe, afin de reproduire les aléas (ombre non permanente, etc) expliquant qu'un site-filling de 1 est rarement observé. Cette phase finit au moment ou l'ombre permanente commence à être véritablement détectée par la plante. A partir de cette détection la probabilité pour un bourgeon de démarrer décroit à mesure que l'ombrage augmente, pour atteindre 0 au moment où la fermeture du couvert est atteinte, c'est-à-dire quand la lumière ne pénètre plus du tout à la base des plantes. Ici, les seuils de détection de l'ombrage et de fermeture du couvert sont définis indirectement comme des seuils

d'indice foliaire, sur la base des travaux de Simon et Lemaire (1987). Concrètement, à chaque fois qu'un bourgeon reçoit un signal de différenciation, une comparaison est effectuée entre la surface foliaire actuelle et les seuils préalablement fixés. Le déclenchement ou non de la croissance du bourgeon résulte de cette comparaison par un algorithme probabiliste, décrit ci-dessous :

Un chiffre est choisit entre 0 et le seuil de fermeture du couvert (en mm^2). Si le chiffre tiré aléatoirement est inférieur à la surface foliaire actuelle alors le bourgeon est mis en dormance. Dans le cas contraire la croissance du bourgeon est déclenchée avec une probabilité de 1 si le chiffre choisi est inférieur au premier seuil (seuil de détection de l'ombrage) et de 0,4 sinon. Cet algorithme permet de faire diminuer linéairement la probabilité de déclenchement de 0,4 à 0 entre les deux seuils, tel que présenté par la figure III.21 :

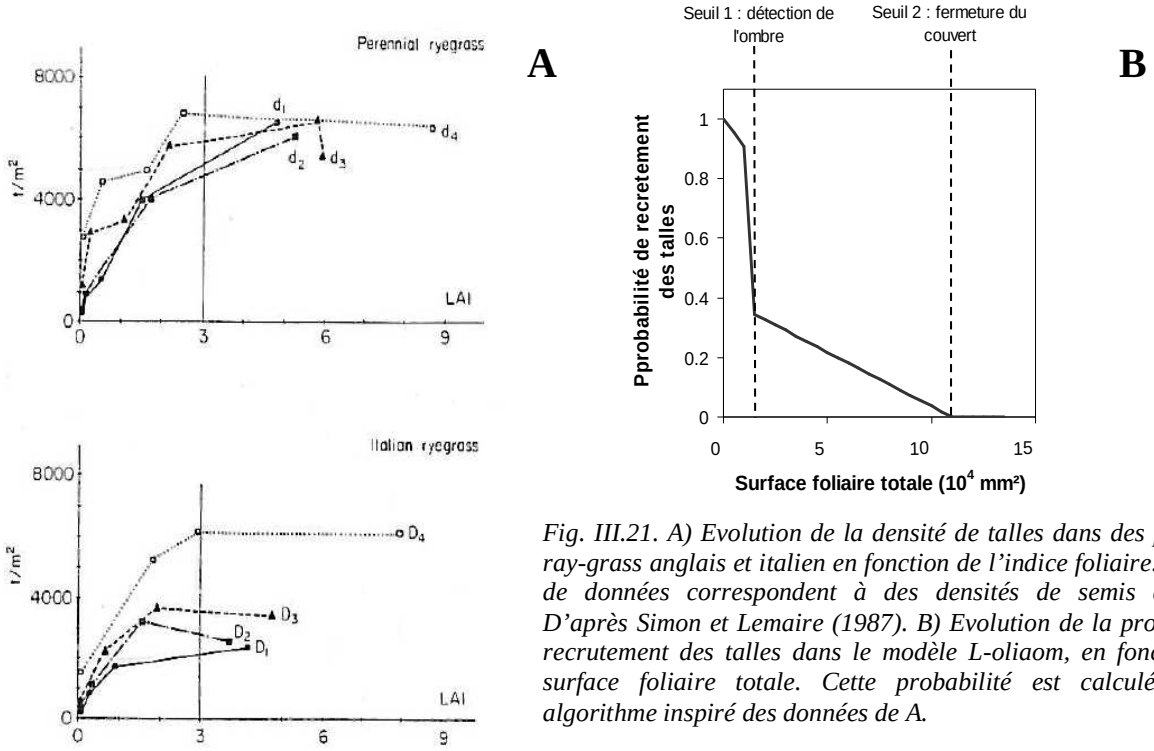


Fig. III.21. A) Evolution de la densité de talles dans des prairies de ray-grass anglais et italien en fonction de l'indice foliaire. Les séries de données correspondent à des densités de semis différentes. D'après Simon et Lemaire (1987). B) Evolution de la probabilité de recrutement des talles dans le modèle L-oliaom, en fonction de la surface foliaire totale. Cette probabilité est calculée par un algorithme inspiré des données de A.

Le passage à une probabilité de déclenchement de 0,4 au moment où l'ombre est détectée a été inspiré par les travaux de Davies et Thomas (1983). Au cours de leur expérimentation, des plantes de ray-grass ont présenté un site-filling (talle.feuille^{-1}) maximum de 0,4 chez des plantes de 14 talles environ, diminuant ensuite, indiquant que la probabilité de recrutement de nouvelles talles par des plantes à un stade correspondant approximativement à celui auquel sont les plantes quand elles atteignent le seuil de détection de l'ombrage ne pouvait être supérieur à 0,4. Cette valeur ne semble pas incompatible avec les valeurs de probabilités de recrutement des talles présentées par Yang *et al*. (1998).

<u>Fonctionnement : Emergence des cols</u>

Tel que soutenu par Casey *et al*. (1999), Fournier *et al.* (2005) et suggéré par les résultats expérimentaux décris en I.B.6, l'émergence des cols des feuilles pourrait déclencher l'arrêt de l'élongation de la gaine. Dans le modèle L-oliaom, si un événement contingent (p.ex. coupe, limitation trophique au moment de la croissance de la feuille précédente) advient et réduit la

longueur de la pseudotige entre l'émergence de la pointe d'une feuille et celle de sa gaine, alors l'élongation foliaire est stoppée lorsque la gaine en croissance dépasse la longueur de la pseudotige de plus de 20 mm, ce qui correspond à une valeur réaliste d'après les observations réalisées.

B) Paramétrage et sorties du modèle L-oliaom

Disposant d'un modèle intégré, **il a été nécessaire de vérifier sa capacité à générer des architectures réalistes, voire de reproduire et de prédire le développement effectif de plantes réelles.** Pour ce faire, le paramétrage des fonctions i) d'accumulation du potentiel de croissance PotCroiss ii) des seuils d'ombrage et iii) de gestion de la proportion gaine/limbe, a été entrepris. La plausibilité des hypothèses d'auto-régulation a par la suite été évaluée sur la base des propriétés émergentes ou bien à partir de comparaisons avec des données indépendantes. Pour calibrer ces paramètres, les données d'une expérimentation de Lestienne *et al*. (2002 ; non publiées), visant à caractériser l'évolution temporelle des principales variables morphologiques développementales, ont été employées. Le protocole de cette expérimentation est brièvement décrit ci-dessous.

1) Caractères architecturaux quantitatifs

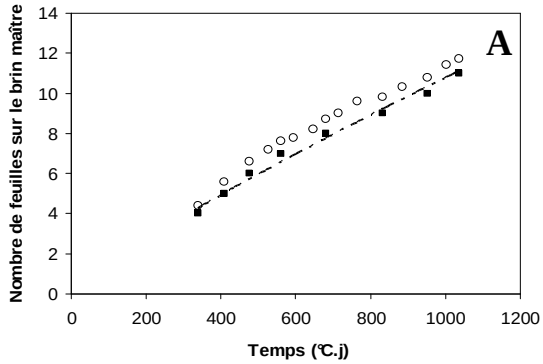
Protocole expérimental

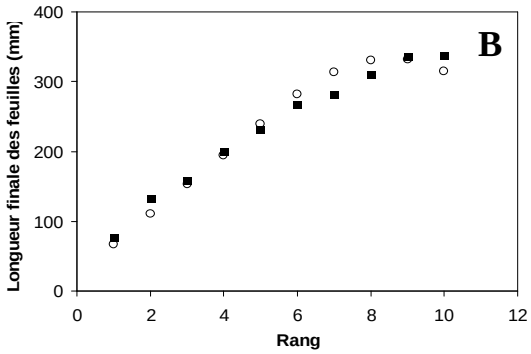
Des graines de ray-grass anglais (génotype « Feuille Longues » ; Hazard et Ghesquiere, 1995) ont été mises à germer dans des boites de Pétri placées dans des chambres de cultures à 24°C, pendant 3 jours, à l'obscurité. Les plantules ainsi obtenues ont été plantées dans des pots individuels (12 x 12 x 12 cm) remplis de sable, lesquels ont été ensuite placés dans une chambre de culture à 17°C, avec une humidité relative de 80% et une photopériode de 14h. L'énergie lumineuse était apportée par des lampes à vapeur de sodium, délivrant un flux de photon dans le PAR de 500 $\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$ au niveau des plantes. Sur dix de ces plantes, un suivi des principaux caractères morphologiques a été réalisé : nombre total de talles visibles, nombre et longueur des feuilles sur le brin maître.

Résultats : caractères architecturaux quantitatifs

Le modèle L-oliaom s'est révélé capable de reproduire l'évolution de ces caractères morphologiques majeurs (fig. III.22. et III.23., coefficient de corrélation de 0.98 pour les trois variables) lorsque le paramétrage décrit dans le tableau III.1 a été implémenté. Les valeurs des paramètres de la fonction PotCroiss ont été estimées à l'aide du logiciel SAS par la méthode des moindres carrés afin de reproduire la série foliaire mesurée sur le brin maitre. Les seuils de détection de l'ombrage et de fermeture du couvert ont été fixés manuellement. La vitesse d'apparition des feuilles (donc le phyllochrone) est une propriété émergente.

Figure III.22. Simulation du développement des plantes mesurées par Lestienne et al. (2002 ; non publié), entre 0 et 1000°C.j, tous les 200°C.j.





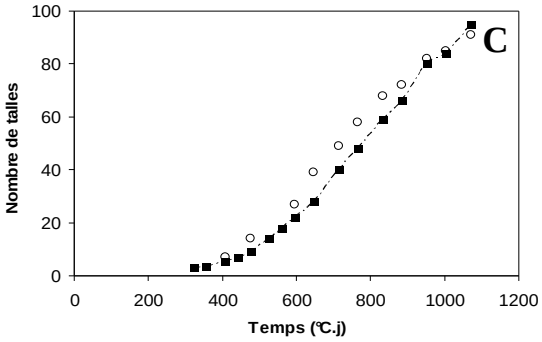


Figure III.23. A, B, C) Sur la base du paramétrage de la fonction PotCroiss, des seuils d'ombrage et de la fonction de gestion de la proportion gaine/limbe, le modèle L-oliaom est en mesure de reproduire l'évolution des principaux caractères architecturaux quantitatifs ; le phyllochrone (A), la série foliaire du brin maître (B) et la dynamique de tallage (C). Le phyllochrone est une propriété émergente. Seules les moyennes (○) sont présentées ici puisque le but est de tester la capacité du modèle (■) à reproduire le comportement d'un individu « moyen ». Le coefficient de variation des variables testées est habituellement de l'ordre de 20%.

Tableau III.1. Valeurs numériques des paramètres du modèle permettant de reproduire le développement des plantes mesurées par Lestienne et al. (2002, non publié).

Fonction	Paramètres	Unité	Valeur	Source
PotCroiss	T_{01}	mm	1	*Ajusté aux mesures*
	T_{02}	mm	1	*Ajusté aux mesures*
	k_1	°C.j^{-1}	0,032	*Ajusté aux mesures*
	k_2	°C.j^{-1}	0,047	*Ajusté aux mesures*
	t_{b1}	°C.j	102	*Ajusté aux mesures*
	t_{b2}	°C.j	19,82	*Ajusté aux mesures*
	L	mm	30	*Ajusté aux mesures*
Croissance Foliaire	*Ym(fonction intiale)*	mm	110	*Verdenal (2004)*
	tm	°C.j	0,76**te*	*Adapté de Auzanneau (2007)*
R_s	$R_{s\alpha}$	-	0.2	*Adapté de Lestienne et al. (2007)*
	a	°C.j^{-1}	1,6 10^{-3}	*Adapté de Lestienne et al. (2007)*
	b	-	-0.1	*Adapté de Lestienne et al. (2007)*
LED	*j*	[°C.j].mm^{-1}	1,37	*Adapté de Auzanneau (2007)*
Proprietés géométriques	*Angle d'insertion des limbes*	°	60	*Mesures et Deckmyn et al. (2000)*
	Angle de divergence des talles	°	30	*Mesures et Gibson et al. (1992)*
	Courbure	°.mm^{-1}	0,4	*Evaluation visuelle*
Tallage	*Seuil de détection de l'ombre*	mm^2	10000	*Ajusté aux mesures*
	Seuil de fermeture du couvert	mm^2	110000	*Ajusté aux mesures*
	Probabilité maximale de déclenchement après detection de l'ombre	-	0,4	*Davies and Thomas (1983)*

Ces résultats démontrent qu'après paramétrage d'un nombre restreint de fonctions, il est effectivement possible de reproduire de façon réaliste *in silico* le développement, et donc possiblement la production primaire de biomasse, d'une plante. Il ne s'agit cependant en aucun

cas d'une démonstration de la capacité du modèle à restituer l'organisation tridimensionnelle de l'appareil aérien. A cette fin, une expérimentation complémentaire de caractérisation de la distribution spatiale de la biomasse a été menée.

2) Caractères architecturaux qualitatifs

L'enjeu de cette expérimentation a cette fois été de déterminer les paramètres structuraux devant être calibrés pour qu'une plante virtuelle dans le même état (nombre de talles, nombre de feuilles sur le brin maître, longueurs de ces feuilles) qu'une plante réelle présente des propriétés géométriques similaires. Il a été considéré que l'efficience d'interception directionnelle de la lumière (EIL), calculée comme le rapport entre la surface projetée d'une plante sur le plan orthogonal à la direction de la lumière et sa surface réelle, est un indicateur intégratif de l'organisation spatiale de son appareil aérien. Concrètement, l'EIL donne une mesure la proportion de la surface foliaire d'une plante qui intercepte effectivement du rayonnement lumineux. L'EIL est donc dans tous les cas une variable critique dans l'optique de la création d'un simulateur de croissance, puisqu'il s'agit d'un des déterminants principaux de la capacité photosynthétique (avec l'efficience d'utilisation de la lumière ; Rimmington, 1984 ; Hutchings et Gordon, 2001 ; Akmal *et al*., 2004). Aussi, des plantes à un stade de développement comparable à celui de plantes réelles ont été générées. Les paramètre structuraux impactant l'EIL ont été identifiés et calibrés manuellement de façon à obtenir une EIL comparable aux plantes réelles. Ensuite, des caractères plus analytiques ont été comparés, principalement la distribution verticale et horizontale de la biomasse, la distribution azimutale et l'inclinaison des phytoéléments, de façon à évaluer s'ils étaient capturés de manière satisfaisante.

Protocole expérimental

Des ray-grass dits « feuilles courtes » (Hazard et Ghesquière, 1995) ont été mis en croissance dans des conditions identiques à celles décrites plus haut, à ceci près que les pots ont été plus espacés (en damier) dans la chambre de culture. Après un mois de croissance, la structure tridimensionnelle des plantes a été enregistrée en suivant la méthodologie proposée par Drouet (2003). Neuf plantes choisies au hasard ont été digitalisées à l'aide d'un digitaliseur magnétique (3Space Fastrak ; Polhemus Inc., Colchester, VT, USA). Cet appareil permet d'enregistrer les coordonnées spatiales de points de contrôle dans un repère définit par l'utilisateur. A partir des positions de ces points de contrôle et de la mesure des largeurs des organes il est possible de reconstruire une représentation tridimensionnelle de la plante ainsi caractérisée, en allouant un item infographique tridimensionnel à chaque organe.

Le logiciel VegeSTAR (Adam *et al.*, 2002) a ensuite été utilisé pour visualiser ces maquettes reconstituées, ainsi que les sorties du modèle, et pour calculer leur EIL sur un échantillon de 31 directions solaire correspondant à la position du soleil dans la voute céleste toutes les 30 minutes (du levé ou couché) le 10 juin 2008 à Lusignan, France (45°75'N, 3°08'E). Le logiciel détermine également la surface totale de la plante. Le processus de reconstruction des plantes peut induire un biais dans le calcul de l'interception. Cependant, ce dernier a semblé bien moindre que l'imprécision qui aurait été introduite par une tentative de mesure directe de l'EIL, du fait notamment de la difficulté à maitriser physiquement l'environnement lumineux pour ce type de mesures.

Enfin, lorsque la calibration des paramètres structuraux permettant à la plante virtuelle de présenter une EIL comparable à celles des plantes digitalisée a été accomplie, une analyse de la distribution spatiale de la biomasse à été menée. Cette fois l'application S2V (Andrieu et Chelle,

1998 ; non publié) à été employée. Cette application offre la possibilité de réaliser le calcul, à partir d'une maquette infographique 3D triangulée, de la distribution volumique des primitives graphiques ainsi que de leurs propriétés orientationnelles (azimut et inclinaison).

Résultats

Afin de générer une plante virtuelle à un stade de développement comparable à celui des plantes réelles, il a été nécessaire de modifier légèrement le paramétrage de la fonction PotCroiss (*k1* et *L* ont été fixés à 0,0032 °C.j et 29°C.j, respectivement) puisqu'un génotype différent du précédent a été utilisé. Suite à ces modifications la plante virtuelle a produit un brin similaire à celui des plantes réelles après 620°C.j de simulation (à comparer à l'âge réel des plante ; 580°C.j ; fig. III.24.).

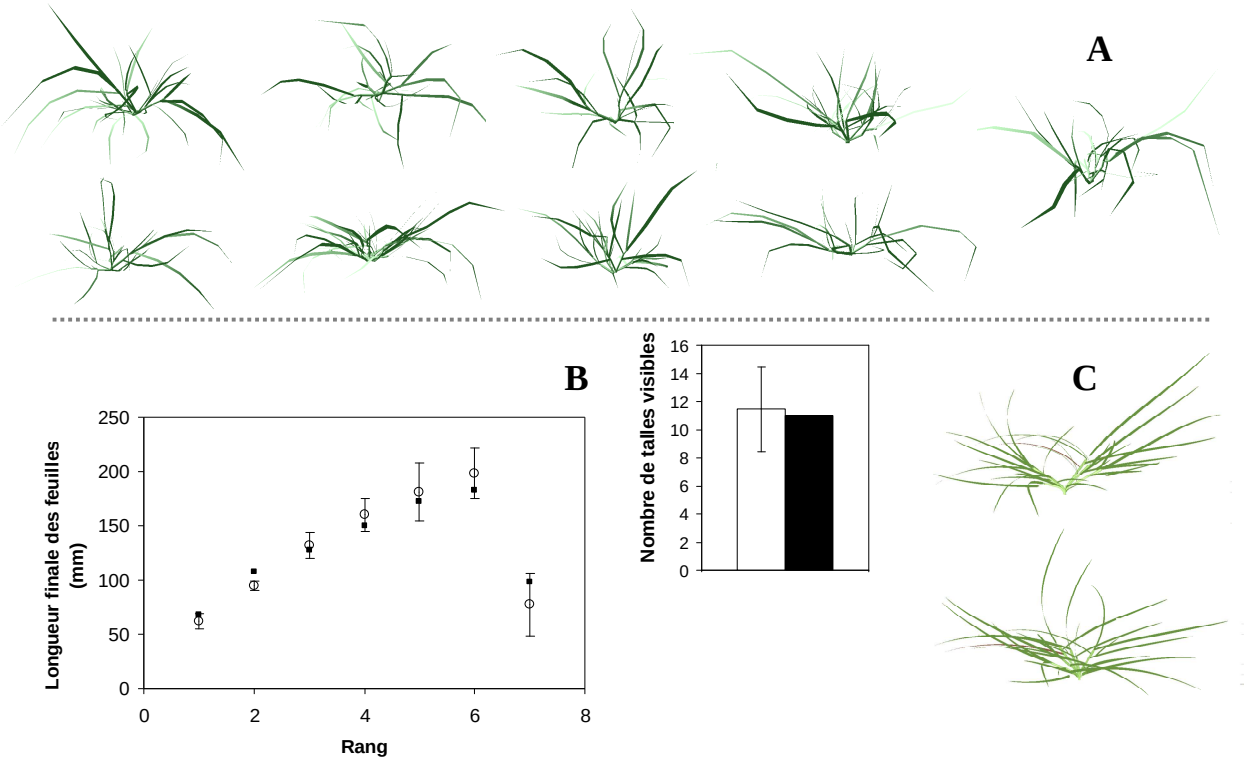


Figure III.24. A) Reconstitutions infographiques des plantes digitalisées.
B) Stades de développement comparés des plantes mesurées (○, colonne blanche ; moyennes ± E.T) et du modèle (■, colonne noire).
C) Plante virtuelle au même stade de développement que les plantes digitalisées.

Pour que le nombre de talles soit également comparable le seuil de détection de l'ombrage a du être modifié (puisque le tallage est sous l'influence du génotype ; Davies et Thomas, 1983). Il a été placé arbitrairement à un niveau excessivement bas ; 400 mm^2, puisque le but ici n'était pas de reproduire le développement dynamique des plantes mesurées mais simplement de reproduire un stade donné. Après avoir ainsi reproduit les caractères quantitatifs que sont le nombre de feuilles sur le brin maître, le nombre de talles visibles et la longueur des feuilles sur le brin maître, alors la surface totale de la plante, qui est une propriété émergente, s'est révélée similaire à celle des maquettes de digitalisation (fig. III.25.). Les caractères structuraux qui ont été modifiés sur la base de mesures ou d'une estimation visuelle ont été ; la courbure des gaines et l'angle de divergence des talles pour reproduire le port très planophile des plantes. Un paramètre de torsion des feuilles a également été adjoint.

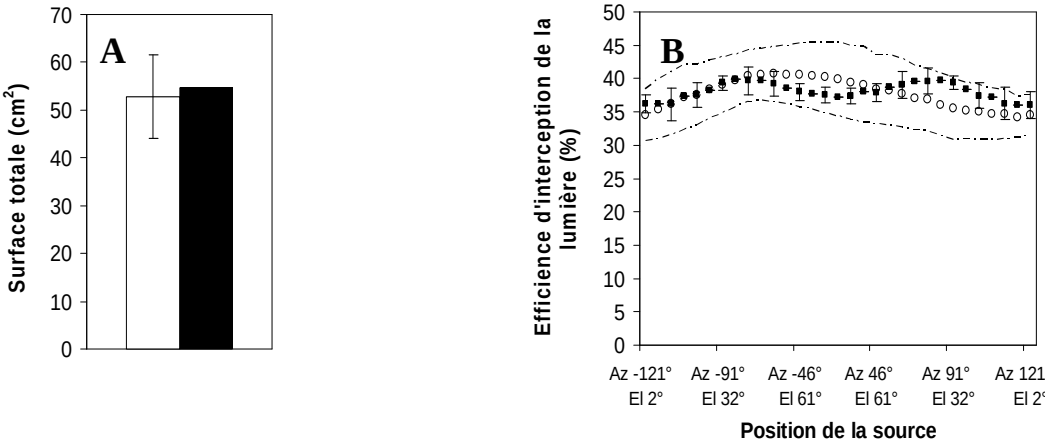


Figure III.25. A) Efficience d'interception directionnelle de la lumière des maquettes de digitalisation (○) et de la plante virtuelle (■), en fonction de la position de la source lumineuse dans la voute céleste. Pour la plante virtuelle, l'interception a été calculée sur la même maquette, qui a été pivotée huit fois autour de son axe vertical (de 0° à 360°, tous les 45°). Les valeurs moyennes et les E.T sont présentés (barres d'erreur pour le modèle et lignes discontinues pour les maquettes de digitalisation).
B) Surfaces totales comparées des maquettes de digitalisation (en blanc ; la moyenne et l'E.T. sont présentés) et de la plante virtuelle (en noir).

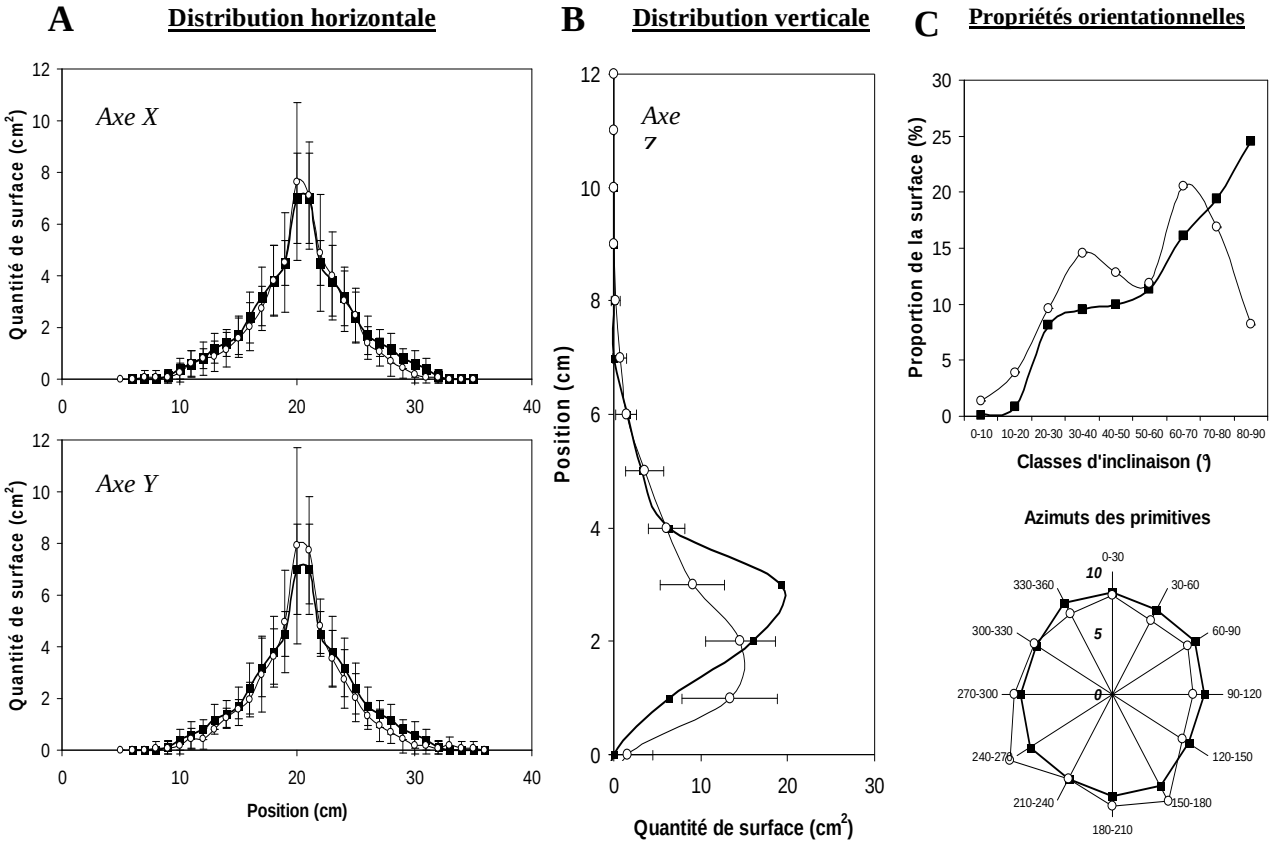


Figure III.26. Comparaison des propriétés de distribution et d'orientation de la surface foliaire des maquettes de digitalisation (○) et de la plante virtuelle (■). A) et B) Distribution de la surface foliaire dans les profils horizontaux et verticaux. C) Répartition de la surface foliaire en fonction de l'inclinaison et de l'azimut des primitives graphiques.

A partir de ces calibrations, l'EIL produite par le modèle s'est révélée quantitativement (du même ordre de grandeur ; entre 30 et 40% en moyenne) similaire à celle des maquettes de plantes digitalisées (fig. III.24. et fig. III.25.). Lorsque la plante virtuelle est ainsi à un stade de développement comparable à celui des plantes témoins, et lorsque les paramètres structuraux principaux liés au port de la plante sont calibrés de telle manière que l'EIL est correctement reproduite, alors la disposition spatiale de la surface foliaire, qui émerge de ce paramétrage, est également comparable, qu'il s'agisse de la distribution des phytoéléments dans des profils verticaux ou horizontaux ou bien de leur orientation/inclinaison (fig. III.26.).

Conclusion

La nature même du modèle L-oliaom, peu déterministe, induit qu'il est difficile de maîtriser ses sorties. Ainsi l'évolution temporelle du nombre de feuilles portées par chaque talle, la surface totale de la plante ou bien l'EIL étant des propriétés émergentes, il est impossible de les reproduire sans passer par un paramétrage des aspects fonctionnels de la plantes (fonction PotCroiss en particulier). Les expérimentations décrites ci-dessus démontrent cependant que :

-le développement phénologique d'une plante peut être reproduit sur la base d'un paramétrage de la fonction de calcul du potentiel de croissance et des seuils de tallage principalement.

-Lorsque le stade phénologique est correctement reproduit, la distribution spatiale de la biomasse peut être restituée à partir du paramétrage des variables de port de la plante, éventuellement aidé par un contrôle de l'EIL.

Les mesures nécessaires à la simulation du développement d'une plante (ou d'une « plante moyenne » d'un groupe) sont résumées dans le tableau III.2.

Tableau III.2. Résumé des mesures et du paramétrage nécessaire à la reproduction de la morphogénèse aérienne d'une plante.

Entrée (paramétrage)	Mesure nécessaire à la calibration des paramètres	Sortie (paramétrée)	Sortie (émergente)	Variables reproduites
Accumulation du potentiel de croissance (PotCroiss)	*Série foliaire du brin maitre*	*Série foliaire du brin maître*	*Phyllochrone* *Tallage (production de sites)* *Surface foliaire totale* *Série foliaire des talles hors brin maitre*	*Phyllochrone (Leaf Appearance Rate)* *Série foliaire* *Nombre de talles par plante*
Seuils d'ombrage	*Données bibliographiques ou nombre de talles visibles par plante*	*Remplissage des sites (site filling)*	*Nombre de talles par plante*	*Surface foliaire totale*
Caractères de port : *Angle de divergence des talles / courbure des gaine / torsion des feuilles*	*Angle zénithaux des talles* *Estimation de la torsion et de la courbure des feuilles.* *Efficience d'interception de la lumière*	*Forme des feuilles et orientation des talles* *Efficience d'interception de la lumière.*	*Distribution spatiale de la biomasse*	*Structuration spatiale de la surface foliaire.*

C) Flexibilité et analyse de sensibilité

1) Flexibilité

Dans le modèle L-oliaom, la pierre angulaire de la construction de l'architecture de la plante, en particulier de son développement, est la fonction reliant la longueur finale des feuilles au temps de croissance pré-émergence, soit la fonction PotCroiss. **Toute modification du paramétrage de cette fonction affecte en cascade la longueur des feuilles de la série foliaire et le rythme de recrutement de nouveaux phytomères et de nouvelles talles.** Ce rôle central de la fonction PotCroiss confère une certaine flexibilité au modèle L-oliaom. Par sa modification, il est ainsi possible de générer une grande diversité d'architectures contrastées, pouvant correspondre à des morphotypes, voire à des génotypes, différents. Pour tester cette influence un facteur multiplicatif adimensionnel nommé *C* à été adjoint à la fonction PotCroiss, définie alors comme :

$$PotCroiss = C.(T_{01}e^{k_1(t+t_{b1})} - T_{02}e^{k_2(t+t_{b2})} - L)$$

L'impact des variations du facteur *C* de 0,25 à 2 (soit une division par 4 du rythme de génération du potentiel de croissance ou un doublement) est présenté dans la figure III.27. Les autres paramètres sont ceux décris dans le tableau III.1.

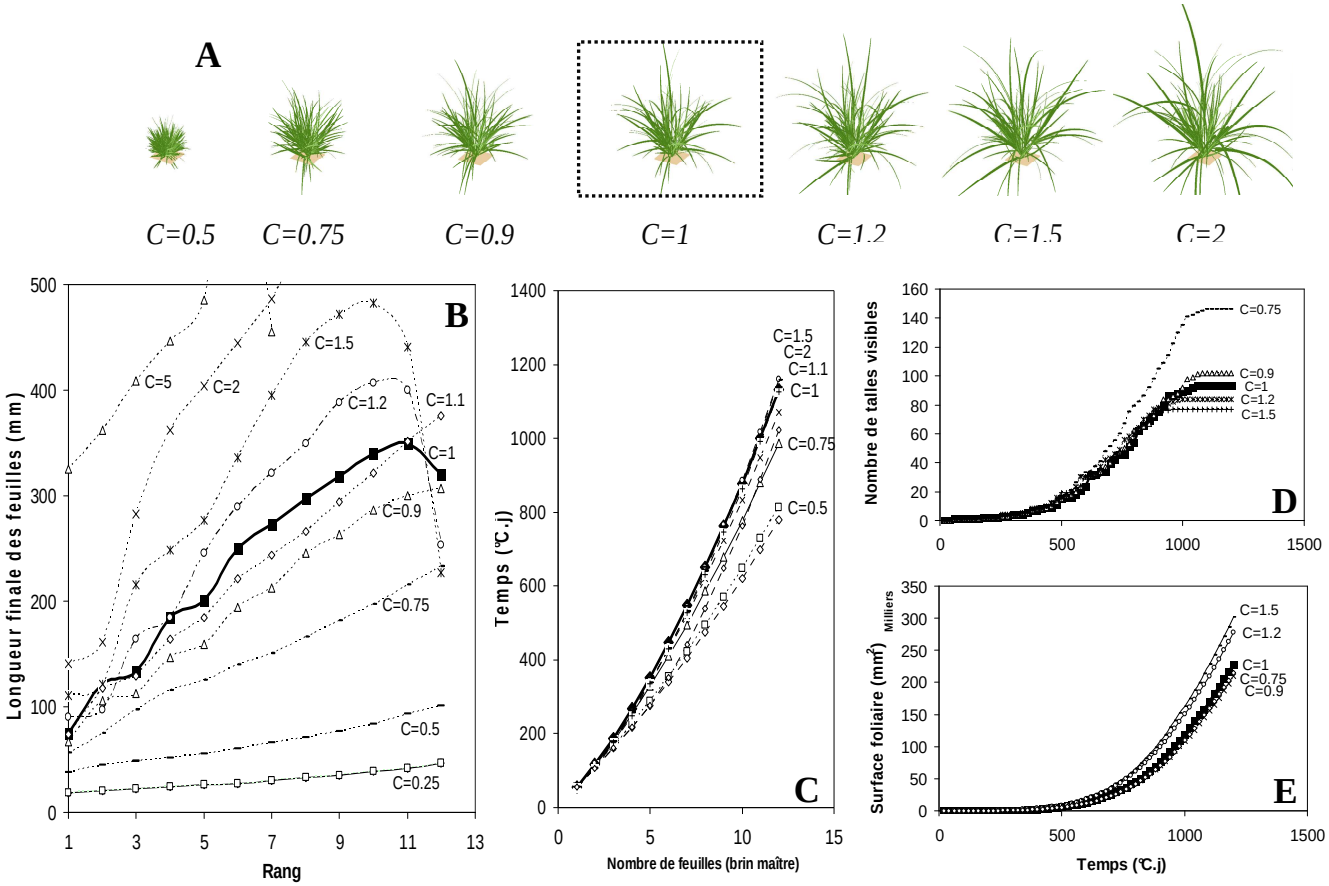


Figure III.27. Réponse du modèle L-oliaom à la variation de la fonction PotCroiss par l'adjonction d'un coefficient multiplicatif C. Toute modification de PotCroiss induit une réaction intégrée de l'ensemble des paramètres morphologiques : longueur des feuilles (B), rythme d'apparition des feuilles (C), nombre de talles visibles (D) et surface foliaire totale (E). A présente la plante virtuelle à 600°C.j.

La tendance générale de ces réponses est logiquement une augmentation du rythme d'apparition des feuilles et du tallage lorsque la longueur des feuilles est diminuée par l'utilisation d'un *C* inferieur à 1. Lorsque *C* est supérieur à 1 l'inverse peut être observé : des feuilles plus longues sont produites ce qui ralentit a la fois leur rythme d'apparition et le rythme de recrutement de nouvelles talles.

La surface foliaire ne répond pas nécessairement directement au nombre des talles. Ainsi la génération d'un très grand nombre de petites talles abouti à une surface inférieure à celle produite par un nombre plus faible de talles portant des feuilles plus longues. Par exemple avec *C*=0,75 le nombre de talles est presque doublé à 1200°C.j par rapport à une plante présentant un *C* de 1. En revanche la surface foliaire de ces deux plantes est quasiment identique.

Pour les longueurs foliaires, la réponse de la plante à une augmentation du rythme de création du potentiel de croissance est quasiment linéaire. Si la feuille 10 est prise comme référence alors une augmentation de *PotCroiss* de 20% (*C*=1,2) induit la production de feuilles 20% plus longues, le même phénomène étant observé avec une augmentation de 50%. En revanche une amplification peut être observée à la baisse : avec une diminution de 25% (C=0,75) les feuilles produites sont 45% plus courtes.

Cette sensibilité à la baisse peut également être remarquée au niveau du rythme d'apparition des feuilles. Ce dernier réagit uniquement aux *C* inferieurs à 1, par une augmentation, bien que moins que proportionnelle. Cette insensibilité aux valeurs supérieures de *C* peut être expliquée par la moindre sensibilité des longueurs foliaires aux valeurs élevées de *C*, ainsi que par la nature exponentielle de la fonction initiale de croissance.

Du fait de la plus grande sensibilité du rythme d'apparition des feuilles à la baisse, le tallage répond également plus fortement à la baisse. En effet une augmentation du rythme d'apparition des feuilles entraine une augmentation de la création du nombre de bourgeons axillaires, et donc du nombre de sites pour le recrutement de nouvelles talles. On constate ainsi une augmentation de plus de 60% du nombre de talles maximum lorsque le rythme de création du potentiel de croissance est diminué de 25% (*C*=0,75), contre une diminution de 25% lorsque le rythme est augmenté de 50% (*C*=1,5).

Ces résultats démontrent la capacité du modèle, sur la base de la modification d'un seul paramètre, à faire répondre de façon intégrée et cohérente l'ensemble des caractères architecturaux les plus importants. Le comportement émergent le plus saillant est l'établissement d'une relation inverse entre la longueur des feuilles et leur rythme d'apparition, laquelle induit une modification du tallage. Ce comportement apporte un éclairage particulier sur la problématique de la relation de compensation taille/densité (SDC ; « Size-density compensation »), bien connue dans le cadre de l'étude des populations de talles. Cette relation relie par la loi d'auto-éclaircissement (droite de pente -3/2) la dimension et la densité des talles dans les couverts prairiaux (Matthew *et al.*, 1995 ; Hernandez-Garay *et al.*, 1999), si bien que toute augmentation du nombre des talles se fait au détriment de leurs dimensions, et inversement.

2) Sensibilité des caractères quantitatifs

Dans les travaux décris ci-dessus sur la flexibilité du modèle L-oliaom, la sensibilité de ce dernier aux paramètres réels n'avait pas été entreprise. Ci-dessous sont présentés les résultats les plus

significatifs de l'analyse ayant porté sur les variables architecturales quantitatives et sur la géométrie de la plante :
-La sensibilité de la série foliaire à la modification des paramètres de la fonction *PotCroiss* ainsi qu'à celle de la fonction de croissance initiale.
-La sensibilité du tallage aux seuils de détection de l'ombrage et de fermeture du couvert.
-La sensibilité de l'efficience d'interception lumineuse à l'angle d'insertion des limbes, à la courbure de feuilles et aux angles de divergence des talles.
En complément sont également présentés la sensibilité de la surface foliaire à la largeur maximum des feuilles et à la définition de la longévité des feuilles.

Série foliaire : fonction PotCroiss

La formalisation de la fonction *PotCroiss* comme une différence de deux fonctions exponentielles la rend très sensible aux modifications de ses paramètres. En effets les fonctions exponentielles possédant un fort pouvoir de décuplement des variables d'entrée, une faible variation des paramètres de coordination se traduit par la production de séries foliaires irréalistes. La figure III.28 présente la série foliaire produite lorsque les paramètres t_{b1} et k_1 sont modifiés (à partir de leurs valeurs initiales, resp. 102 °C.j et 0,032 °C.j^{-1}).

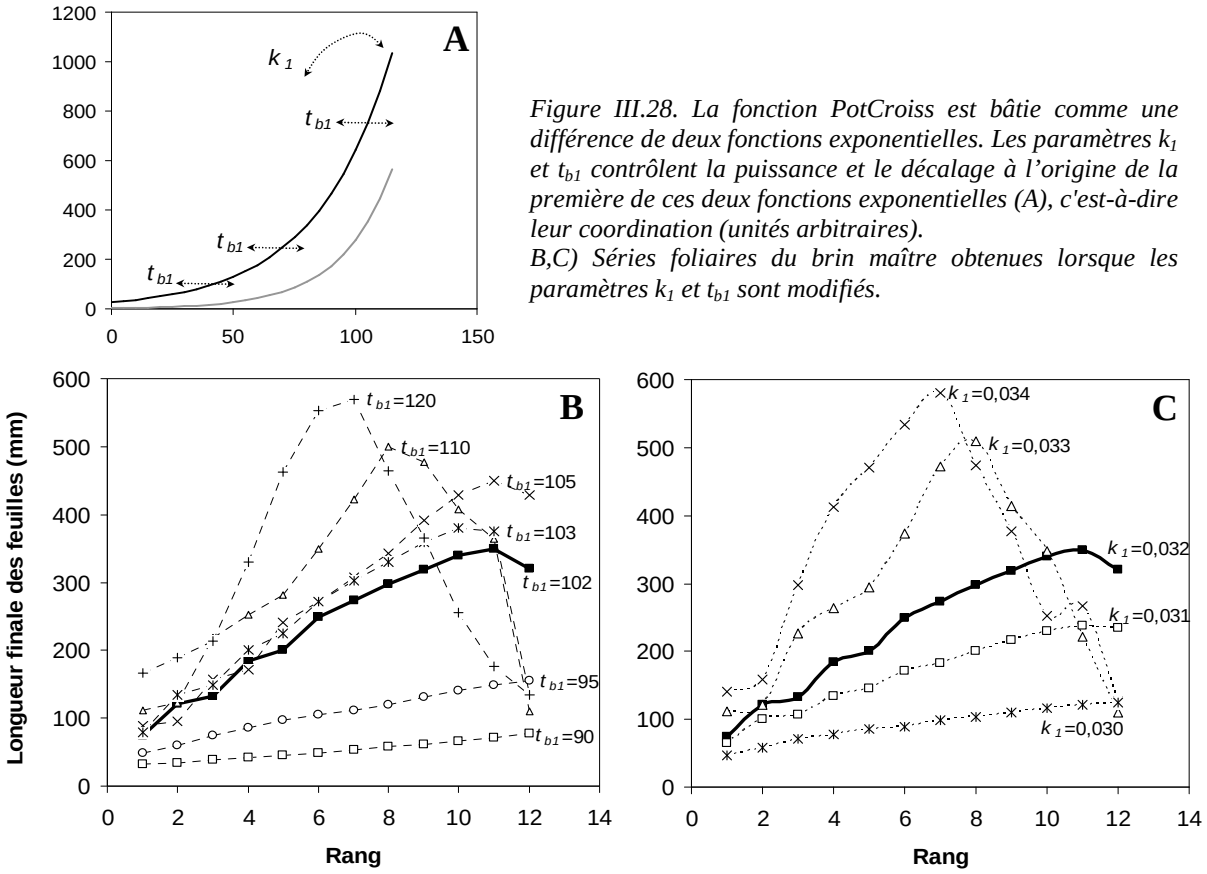


Figure III.28. La fonction PotCroiss est bâtie comme une différence de deux fonctions exponentielles. Les paramètres k_1 et t_{b1} contrôlent la puissance et le décalage à l'origine de la première de ces deux fonctions exponentielles (A), c'est-à-dire leur coordination (unités arbitraires).
B,C) Séries foliaires du brin maître obtenues lorsque les paramètres k_1 et t_{b1} sont modifiés.

Toute modification de t_{b1} engendre un décalage sur l'axe des abscisses de la première exponentielle, ce qui, par la modification de leur coordination, induit une modification profonde du profil de la série foliaire (fig. III.27.). Un décalage de 20% se traduit ainsi par la production de feuilles de longueur maximale double (600 mm contre 300 mm), atteinte au rang 7 au lieu du rang 11. La réaction à k_1, qui lui modifie la puissance de l'exponentielle, est elle encore plus marquée, puisque le même extremum (doublement de la longueur maximale et décalage du pic)

est atteint à partir d'une variation de l'ordre de 8% seulement. Toute variation supérieure à 5% dans ce cas se traduit par la production de séries foliaires assez peu réalistes (longueur maximale des feuilles 500 mm, etc.). Cette instabilité réduit sérieusement la plage d'utilisation des ces fonctions, ou en tout cas leur facilité d'utilisation. Tout nouveau paramétrage, pour simuler une autre espèce de graminée prairiale par exemple, nécessite de revoir les 5 paramètres concernés de manière empirique, sans disposer de bases de calibration. Le comportement quasi-chaotique de la fonction *PotCroiss*, dans sa fomulation actuelle, est donc un frein à la pérennité de son utilisation.

Série foliaire : fonction de croissance initiale

La longueur finale des feuilles est déterminée par l'accumulation d'un potentiel, pendant la durée de leur croissance dans la pseudotige. **De manière indirecte, la fonction de croissance initiale (fonction *β* paramétrée avec *Ym*=110 mm) influe donc sur les caractéristiques de la série foliaire**, ainsi que potentiellement sur le rythme d'apparition des feuilles. Il ne s'agit pas ici d'un paramètre à proprement parler du modèle dans la mesure où cette variable n'est pas vouée à être ajustée aux jeux de données. Cependant, pour évaluer la sensibilité de la série foliaire à cette fonction de croissance initiale, le paramètre *Ym* a été modifié, prenant des valeurs entre 70 mm et 300 mm (fig. III.29.).

La série foliaire répond à ces variations par une modification de son profil, avec un décalage de son « pic », alors que les *extrema* restent relativement inchangés, ou sont en tout cas rarement supérieurs à ceux obtenus normalement (*Ym*=110 mm). Il doit cependant être relevé que le paramétrage *Ym*=110 mm reposait sur des mesures de croissance de feuilles réelles, d'un génotype identique à celui ayant servi au paramétrage de la fonction *PotCroiss*. Aussi, il semble cohérent qu'un passage à une valeur de *Ym*=150 mm provoque une déstabilisation du système et la production de série aberrantes, puisque la fonction initiale paramétrée ainsi ne correspond plus à aucune réalité biologique.

Série foliaire : gaine initiale

La sensibilité de la série foliaire à la valeur d'initialisation de la première « gaine » (5,5 mm ; fig. III.29.) a été testée. Du fait de la nature presque exponentielle de la croissance dans ses premières phases, la série foliaire est assez peu sensible à cette valeur, lorsque celle-ci est supérieure à 2 mm, et ce jusqu'à 20 mm.

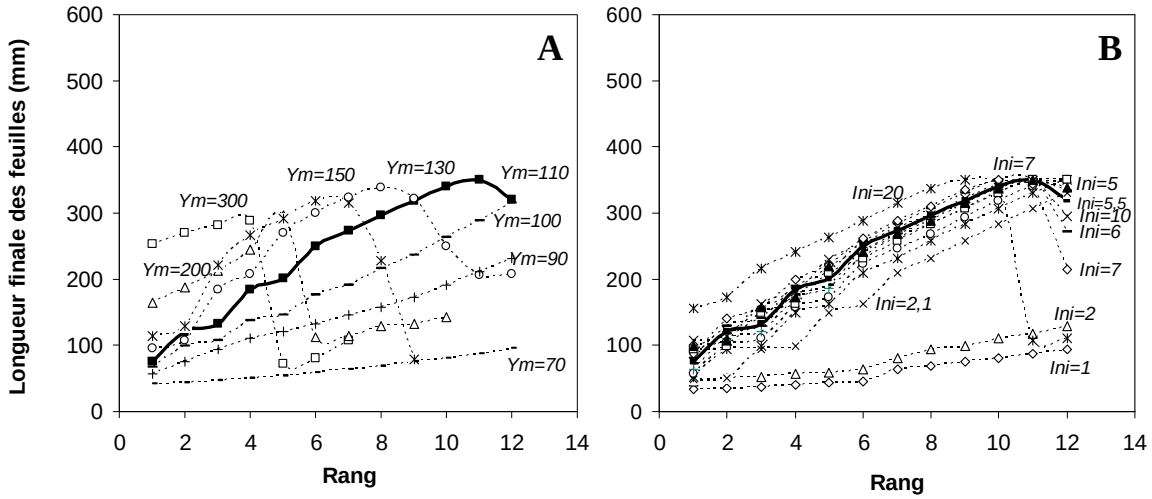


Figure III.29. A) Séries foliaires du brin maître, obtenues par variation de la fonction initiale de croissance, qui dicte de manière générique la croissance des feuilles en phase cachée.
B) Série foliaires du brin maître, obtenues par variation de la longueur de la pseudotige d'émergence de la première feuille, qui amorce le système morphogénétique.

Longévité des feuilles

La fonction linéaire ($D(L) = T_{0Sen.} + k_{Sen.}L$) déterminant la durée de vie des feuilles en fonction de leur longueur à été paramétrée sur la base des données bibliographiques de Duru et Ducrocq (2000). Pour évaluer l'impact de modifications de cette fonction, la surface foliaire totale des plantes à été mesurée pour différent jeux de paramètres (fig. III.30.). Des plantes ont été générées à 900°C .j, en désactivant la limitation du tallage par la surface foliaire de manière à ne pas prendre en compte l'effet de la variation des paramètres - et donc de la surface totale de la plante - sur le nombre de talles émises. **Il apparaît que la surface foliaire ne répond de façon forte que lorsque la valeur du paramètre de « latence »**, correspondant au délai incompressible entre le début de croissance d'une feuille et le début de sa sénescence (paramètre T_{0Sen}), **est fortement réduite.** Cette sensibilité réduite de la surface foliaire est dûe au domaine d'analyse : sur le champ correspondant aux 900 premiers degrés jours de vie de la plante il est en effet peu probable qu'une part importante de la surface foliaire ait plus de 500°C.j (durée de vie minimale d'une feuille de 100 mm selon le paramétrage mis en place ici).

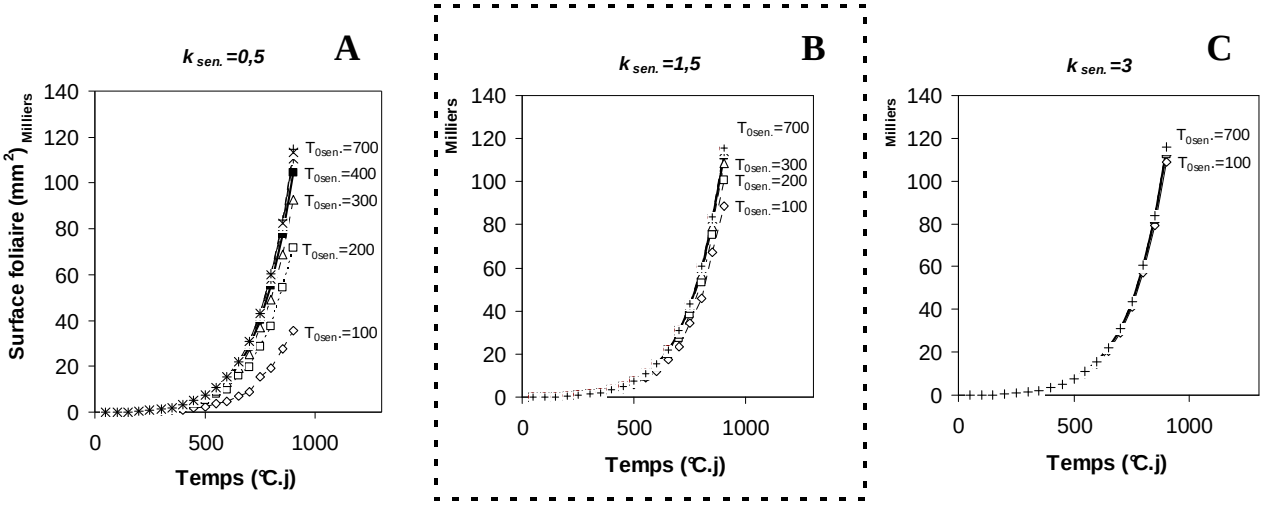


Figure III.30. Sensibilité de la surface foliaire totale au paramétrage de la fonction définissant la longévité des feuilles. A, B et C présentent la sensibilité au paramètre de latence $T_{0sen.}$ (°C.j) pour trois niveaux du paramètre multiplicatif $k_{sen.}$ (°C.j.mm^{-1}). $k_{sen.}$ est normalement fixé à 1,5 [°C.j].mm^{-1} et T_{0sen}. à 400 °C.j.

Pour s'en assurer, la distribution en classes d'âge de la surface foliaire totale (1150 cm^2) d'une plante de 900°C.j et dont toutes les feuilles ont été maintenues en vie a été analysée (fig. III.31.).

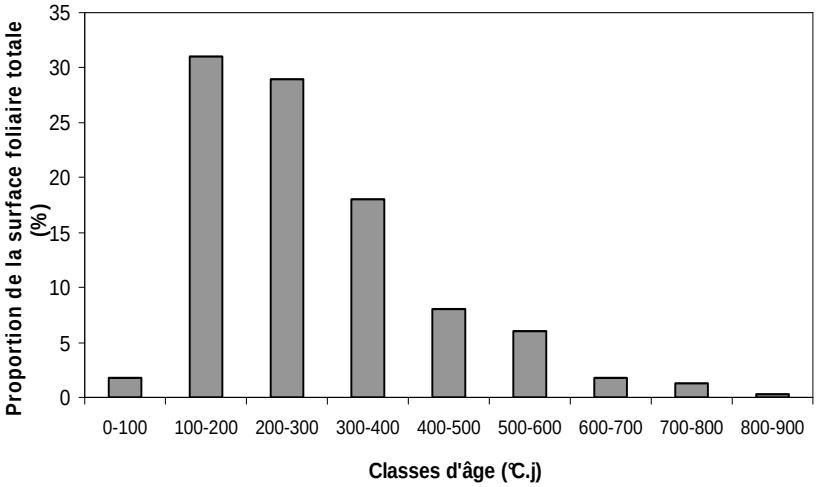


Figure III.31. Ventilation en classes de l'âge des feuilles d'une plante de 900°C.j, si toutes les feuilles sont maintenues en vie. A 900°C.j, une faible fraction de la surface totale de la plante à plus de 500°C.j.

Comme montré par la figure III.30, il apparaît qu'a 900°C.j, seulement 17% environ de la surface foliaire a plus de 500°C.j. Il semble donc logique que toute variation du paramétrage de la fonction *D(L)* induisant une longévité supérieure à 500°C.j ne puisse induire de réponses trop marquées de la surface foliaire totale, quel que soit le coefficient de variation du paramètre modifié.

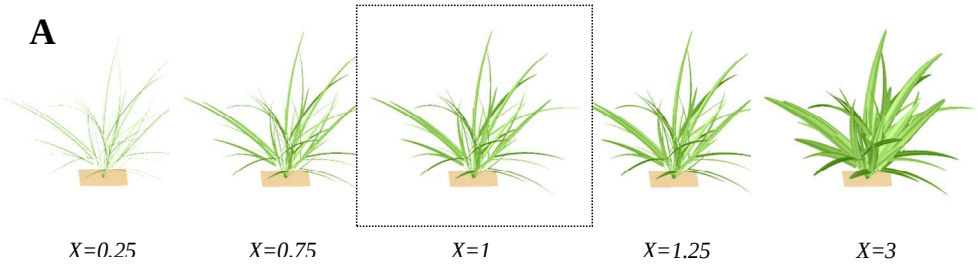
En conclusion, il apparaît qu'au sein de la plage 0-900°C.j, dans laquelle la majeure partie des études sont réalisées ici, le paramétrage de la fonction de longévité des feuilles a une importance limitée. Pour toute tentative d'expérimentation au delà de cette plage, il semble nécessaire de se montrer vigilant quant au comportement du système.

Largeur maximale des feuilles

Dans le modèle L-oliaom, la largeur maximale des feuilles est définie comme un caractère répondant de manière allométrique à leur longueur, suivant une loi mathématique de type logarithmique. La variation par multiplication de cette loi, induit une réponse tout à fait proportionnelle de la surface foliaire totale de la plante : si une augmentation de 20% de la largeur maximale des feuilles est forcée dans le modèle, alors la surface totale de la plante augmente de 20%. La figure III.32 présente les plantes virtuelles obtenues ainsi que leur surface foliaire totale lorsqu'un facteur multiplicatif adimensionnel *X* est ajouté à la loi de détermination de la largeur maximale des feuilles en fonction de leur longueur, devenant alors :

$$l_{Max} = X.(1{,}96\ln(L) - 5{,}7)$$

Avec l_{Max} la largeur maximale (mm) des feuilles et L la longueur totale des limbes foliaire (mm)



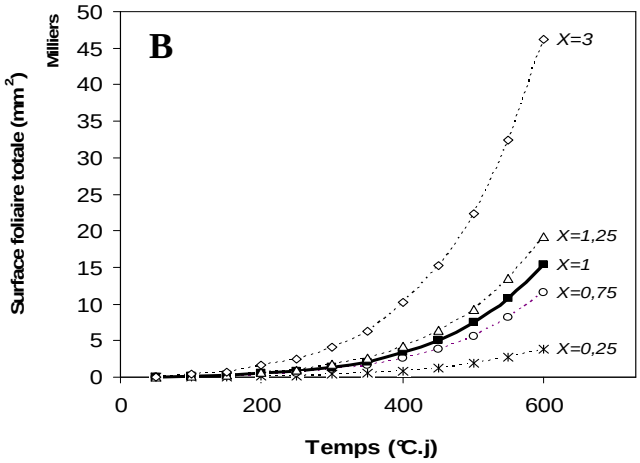


Figure III.32. Sensibilité de la plante virtuelle (A) et de sa surface foliaire totale (B) aux variations de la détermination de la largeur maximale des feuilles. Dans les deux cas la régulation du tallage a été désactivée de manière à ne pas interférer avec l'effet direct de la variation de la largeur sur la surface foliaire totale. A présente des plantes virtuelles âgées de 600°C.j.

Lors de l'utilisation du modèle L-oliaom, il convient donc d'être attentif à la relation spécifique entretenue entre la largeur et la longueur des feuilles de la plante devant être reproduite, puisque toute erreur d'estimation est directement répercutée sur la surface

foliaire totale de plante virtuelle. Bien qu'il s'agisse d'une propriété relativement peu plastique au niveau intraspécifique ou intravariétal, en revanche il s'agit d'un caractère très sensible à la variabilité génétique. Le contraste est ainsi très fort entre des variétés de ray-grass gazonnantes par rapport à des fétuques par exemple.

Tallage

La probabilité pour un bourgeon axillaire d'effectivement donner naissance à une nouvelle talle est régulée par les seuils de surface foliaire, estimés comme les seuils i) de détection de l'ombrage et ii) de fermeture du couvert. La figure III.33 présente les dynamiques de tallage lorsque ces seuils sont modifiés. Dans les deux cas, la courbe grise correspond au tallage maximum, c'est-à-dire lorsque tous les bourgeons sont systématiquement déclenchés.

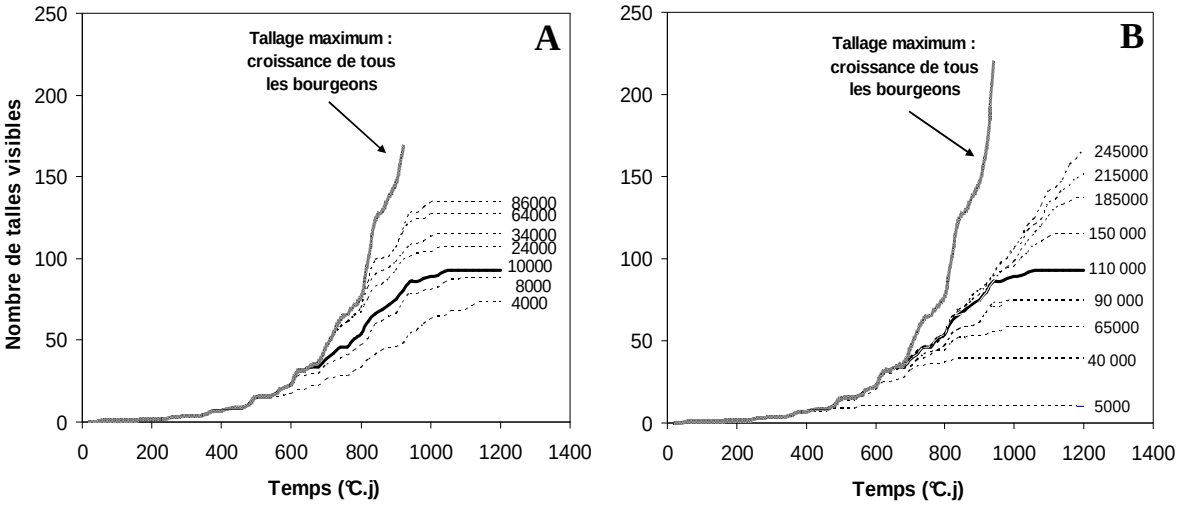


Figure III.33. Variation des dynamiques de tallages lorsque les seuils de détection de l'ombrage (A) et de fermeture du couvert (B), sont modifiés. Les seuils sont exprimés en mm^2.

Lorsque l'arrêt complet du tallage est programmé à 110 000 mm^2 alors chaque doublement du seuil de détection induit la production d'une vingtaine de talles (visibles) supplémentaires.
La modification de ce seuil d'arrêt provoque la diminution de 50% du nombre de talle lorsqu'il est lui-même diminué de 50%, et une augmentation de 50% lorsqu'il est doublé. **Il ressort de cette analyse que la dynamique de tallage répond très directement aux seuils**, et que ces derniers doivent en conséquence faire l'objet d'une attention particulière dans leur définition, d'autant plus que des références bibliographiques précises pour leur calibration font défaut.

3) Sensibilité des caractères qualitatifs

En parallèle de la sensibilité de caractère développementaux de la plante, la sensibilité de la structuration spatiale de la surface foliaire - à un stade donné - est un élément critique à évaluer dans la perspective du développement d'applications pour le modèle L-oliaom. A la suite des travaux entrepris sur la caractérisation de l'organisation spatiale de l'appareil aérien du ray-grass décris en III.B.2, l'efficience d'interception lumineuse a été utilisée comme indicateur intégratif de la disposition de la surface foliaire. Dans cette section, l'outil utilisé pour déterminer l'efficience d'interception lumineuse n'a pas été le logiciel VegeSTAR mais le modèle de transferts radiatifs Caribu (Chelle et Andrieu, 1998), couplé au modèle de plante de la manière

décrite dans la section IV.B.3. Des plantes virtuelles de 600°C.j ont été générées, en utilisant le paramétrage du modèle décrit dans le tableau III.1. **La sensibilité de l'EIL aux trois principaux caractères structuraux que sont : l'angle de courbure des feuilles, l'angle d'insertion des limbes et l'angle de divergence des talles, a été mesurée**, et ce pour différentes élévations solaires, entre 0° et 90° (fig. III.34).

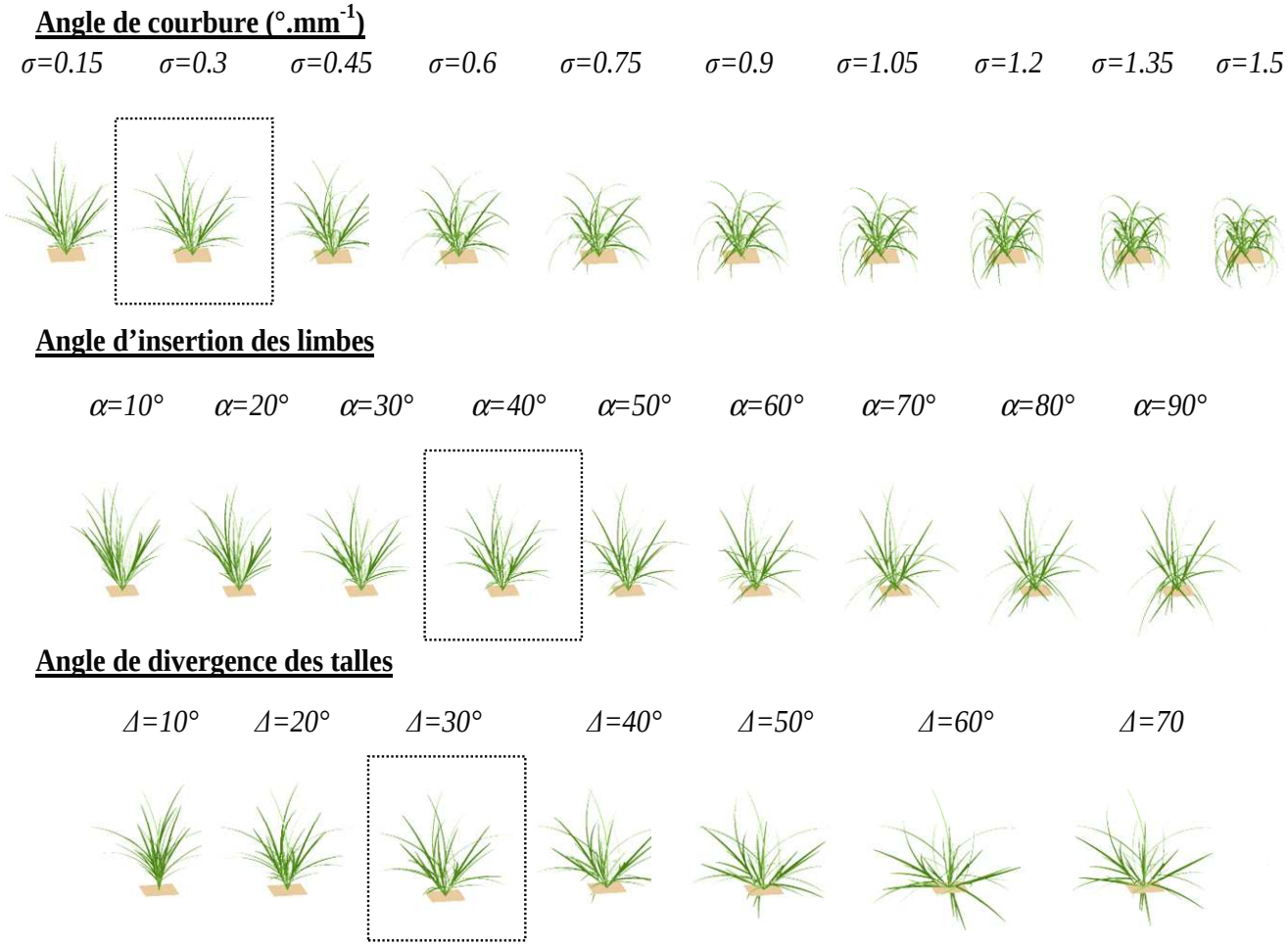


Figure III.34. Plantes virtuelles obtenues par variations du paramétrage des caractères d'ordre géométrique.

Pour la courbure et l'angle d'insertion des feuilles, la sensibilité maximale est atteinte aux hautes élévations « solaires » (80° et 90° ; fig. III.35.). Dans la mesure où la densité énergétique du rayonnement incident est plus forte lorsque le soleil est proche de sa position zénithale, ce fait ne doit pas être négligé pour une évaluation de la sensibilité de l'interception énergétique, intégrée sur une journée complète. L'amplitude maximale des variations de l'EIL en réponse à l'éventail des paramétrages testés pour ces deux caractères (soit un parcours de 10° à 90° pour l'insertion et de 0,15°.mm^{-1} à 1,5 °.mm^{-1} pour la courbure) est de l'ordre de 10 points, soit une différence de 30% sur l'interception. Cependant, certaines valeurs testées sont grossièrement irréalistes (voir par exemple une courbure de 1,5°.mm^{-1}). Aussi, lorsque l'angle d'insertion des limbes, par exemple, varie dans des proportions correspondantes à une erreur pouvant être facilement commise (entre 30° et 60°), alors l'interception varie de 10% environ.

Dans le cas de la courbure (entre 0,15° et 1,05°.mm^{-1}), l'amplitude des variations pouvant vraisemblablement intervenir par erreur ou négligence est de l'ordre de 20%.

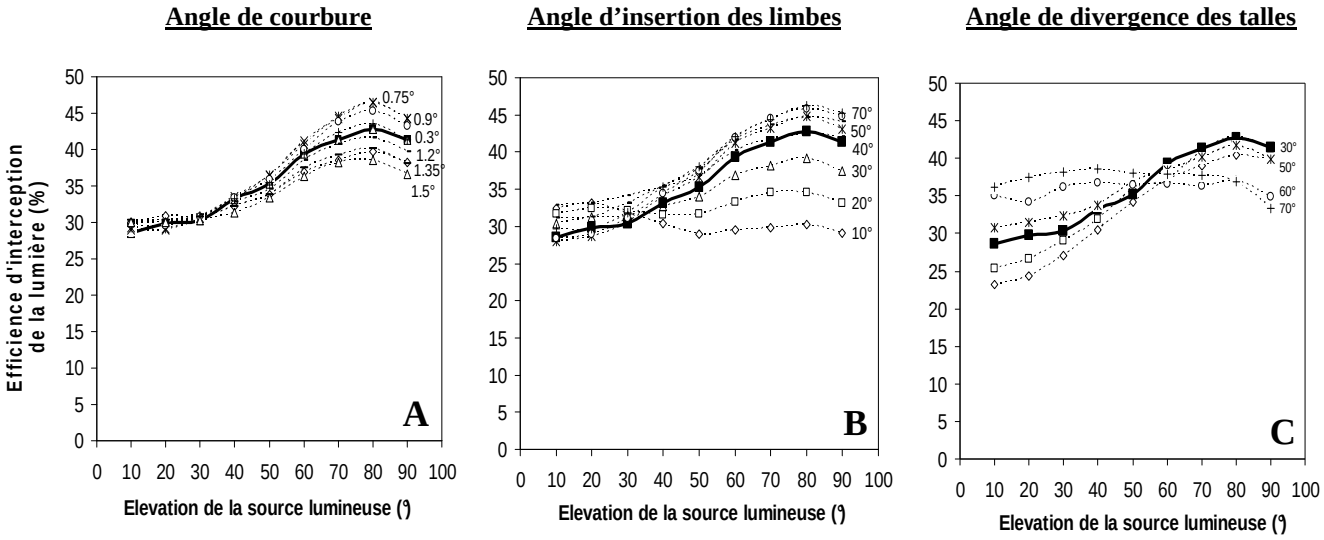


Figure III.35. Profils d'efficience d'interception directionnelle de la lumière de plantes virtuelles, pour des sources de lumière placées à neuf élévations successives (de 0° à 90° tous les 10°). L'impact de variations de l'angle de courbure des feuilles (A), de l'angle d'insertion des limbes foliaires (B) et de l'angle de divergence des talles (C) a été testé.

Les modifications de l'angle de divergence des talles pour leurs parts modifient très fortement le port des plantes, auquel l'efficience d'interception de la lumière répond de façon sensible. L'effet est particulièrement marqué pour les basses élévations solaires, dans lesquelles les plantes prostrées interceptent significativement plus de lumière. A haute élévation foliaire l'effet du port est moins marqué et est caractérisé par une inversion de tendance : les plantes très érigées interceptent alors plus que les plantes prostrées. Ce dernier effet est en contradiction avec le fait qu'une plante plagiotrope intercepte normalement plus de rayonnement lorsque la source de lumière est placée à sa verticale. Ce comportement anormal peut être expliqué par le fait que - dans le modèle L-oliaom - les limbes foliaires sont insérés de façon à ce que la surface adaxiale de leur limbe présente un vecteur normal colinéaire à celui du vecteur directeur de la talle qui les porte (fig. III.36.).

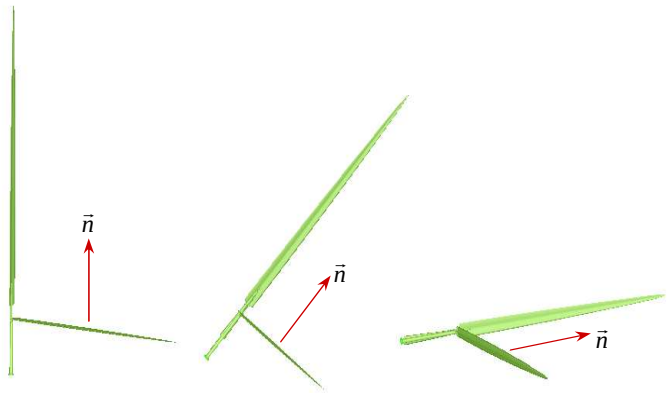


Figure III.36. Du fait de la manière dont sont insérés les limbes foliaires dans le modèle L-oliaom, toute talle positionnée à l'horizontale n'interceptera que peu de rayonnement venant de la direction verticale. Ce fait peut induire des erreurs d'estimation de l'interception énergétique et doit être considéré.

Ainsi, plus la talle est verticale et plus la face adaxiale des feuilles est orientée horizontalement (tournée vers le haut). De même, plus la talle est horizontale et plus la surface foliaire est orientée verticalement (tournée vers l'horizontale). Dans la réalité cet effet semble compensé par une modification de l'orientation des feuilles, en particulier par des torsions.

Il convient donc d'être particulièrement vigilant dans le paramétrage de ce caractère géométrique. Il s'agit ici d'une difficulté non négligeable pour reproduire l'architecture de plantes données puisque cet angle est de surcroit extrêmement plastique et est adapté dynamiquement aux conditions de croissance. Des travaux supplémentaires seraient donc souhaitables pour implémenter une solution plus performante dans la régulation de l'orientation de la surface foliaire et des angles zénithaux des talles.

Au final l'EIL se révèle assez peu sensible à la courbure des feuilles. En revanche l'angle d'insertion des limbes et l'angle de divergence entre talles, lorsqu'ils sont modifiés, induisent des instabilités plus importantes, respectivement aux hautes et basses élévations solaires. L'erreur commise sur l'interception par le biais d'imprécisions dans le paramétrage de la courbure et de l'angle d'insertion semble en tout cas relativement tolérable. Au contraire la sensibilité de l'interception à l'angle de divergence des talles, ainsi que l'erreur commise du fait du manque de flexibilité de l'orientation des limbes, font que ce paramètre de divergence doit être contrôlé de façon particulièrement attentive.

D) Discussion

L'objectif initial pilotant la création du modèle L-oliaom était triple :
1) développer un simulateur du déploiement architectural du ray-grass anglais
2) dans cette perspective, évaluer le pouvoir génératif de règles d'auto-régulation
3) tester la plausibilité de ces règles d'auto-régulation lorsqu'elles sont actionnées de manière intégrée

1) Capacité de simulation

Le modèle L-oliaom semble bien en mesure de reproduire fidèlement le développement de plantes de ray-grass anglais. Par ailleurs, sur la base de mesures de caractères géométriques, à chaque stade devant être capturé, la structuration spatiale de la surface foliaire peut également être reproduite de manière satisfaisante. La principale limitation de ce simulateur réside en le fait que l'évolution temporelle de ces caractères géométriques (évolution des angles zénithaux de talles ou de la courbure) est difficile à estimer et à implémenter. Aussi, des campagnes expérimentales semblent nécessaires dans ce domaine pour caractériser ces dynamiques et tenter de développer des lois de réponse pouvant être intégrées dans le modèle L-oliaom.

2) Pertinence de l'emploi de règles d'auto-régulation dans le cadre de la simulation du déploiement architectural du ray-grass.

Quel que soit le degré de fidélité à la réalité des règles d'auto-régulation, qui sera discuté plus loin, leur emploi présente des avantages pratiques non négligeables :

-leur mobilisation de manière itérative offre la possibilité de créer des « automates », générant des sorties réalistes avec une intervention minimale de l'utilisateur. Il est ainsi possible de créer et d'extrapoler le développement de plantes dont seuls ont été mesurés : la série foliaire du brin maître, le rythme d'apparition des feuilles sur le même brin, et le nombre de talles de la plante. Il s'agit là d'un point tout à fait remarquable puisque que contrairement à d'autres graminées comme le maïs, il est techniquement inenvisageable d'obtenir une mesure de toutes les feuilles de toutes les talles d'une plante qui en présente 60 ou plus. Sans ces règles, il ne serait donc tout simplement pas possible de créer des maquettes de plantes très développées.

-la modification de la fonction centrale de création de potentiel entraine une réaction cohérente et intégrée du modèle qui modifie en réponse automatiquement l'ensemble des caractères architecturaux (rythme d'apparition des feuilles, nombre de talles, longueur des feuilles, etc). Cette flexibilité permet la génération d'une grande variété d'architectures réalistes de manière supposément mécaniste (Davies and Thomas, 1983 ; Zarrough *et al.*, 1984 ; Bahmani *et al.*, 2000).

-l'auto-régulation produit un système auto-adaptatif capable de réagir, en puissance, **à des événements contingents** tels que la défoliation ou des limitations trophiques. Il n'est ainsi pas nécessaire d'implémenter des lois de réponse spécifiques pour simuler la réaction aux facteurs. Cette réactivité ne serait pas permise par la reproduction déterministe des gradients morphogénétiques, telle que cela a été fait dans les principaux modèles structure-fonction antérieurs (Fournier et Andrieu, 1998 ; España *et al.*, 1999 ; Lafarge et Tardieu, 2002 ; Evers *et al.*, 2005 ; Tomlinson *et al.*, 2007).

Cependant, les avantages conférés par la génération de l'architecture de la plante virtuelle par émergence, sans contrôle direct *a priori*, ont également pour pendant une limitation de sa facilité d'utilisation. Puisqu'il n'existe pas de connexion directe entre le paramétrage et les caractères architecturaux produits, il est difficile d'utiliser ce type de modèle à des fins purement descriptives, pour reproduire un individu donné. Ce comportement force parfois à procéder par tâtonnement, il s'agit donc là d'une limite forte à la reproductibilité des résultats. Ce fait est encore aggravé par le manque de signification biologique des fonctions principales (*PotCroiss* en particulier) qui les rend difficile à calibrer et impose par ailleurs de reprendre le paramétrage pour chaque nouvel individu devant être simulé. Le développement de fonctions plus pertinentes serait ici hautement souhaitable, sur la base des dynamiques cellulaires sous-jacentes en particulier, comme cela a pu être entrepris par Durand *et al.* (1999) et Fournier *et al.* (2005) par exemple.

3) Plausibilité de processus autorégulés

Il s'agit ici d'estimer le degré de compatibilité entre le comportement du modèle et les observations réalisées sur des plantes réelles. Cette évaluation peut être réalisée sur la base de l'analyse des propriétés émergentes exhibées par le modèle.

Détermination de la longueur finale des feuilles

Le profil de la série foliaire du brin maitre résulte directement du calage de la fonction *PotCroiss* sur des jeux de données expérimentales, il n'est donc pas possible de tirer des conclusions quant à la correspondance entre les règles implémentées et les processus réels. En revanche l'analyse comparative de la surface foliaire totale de plantes virtuelles et réelles peut apporter des éléments de réflexion. Il a été montré que lorsque qu'une plante virtuelle est produite à un stade de développement similaire à celui de plantes réelles, alors sa surface foliaire totale est automatiquement capturée. La surface foliaire d'une plante entière résulte du cumul des surfaces de chacune des talles. Puisque le nombre de talles est identique entre la plante réelle et la plante virtuelle, cela signifie que la surface moyenne par talle, laquelle dépend directement de la série foliaire propre de la talle, est correctement reproduite. Il semble donc logique de conclure que soit la série foliaire de chaque talle considérée individuellement est correctement reproduite, soit que tel n'est pas le cas et que des jeux de compensation interviennent entre talles. Cette seconde option semble assez peu probable considérant le fait qu'à d'autres stades phénologiques, la surface foliaire totale est également capturée automatiquement, confirmant ainsi la tendance. **Dès lors, il apparaît que la règle dictant la série foliaire de chaque talle en fonction de sa gaine d'émergence ne produit pas un comportement erroné et qu'elle n'est donc pas patemment invraisemblable.**

Coordination de la croissance des feuilles dans un même brin

Le phyllochrone, c'est-à-dire le temps séparant l'apparition de deux feuilles successives, **n'est pas inclus a priori dans le modèle.** Il s'agit d'une propriété émergeant du jeu entre le temps nécessaire à chaque pointe de feuille pour parcourir la distance correspondante à la longueur de la pseudotige, et la coordination du déclenchement de leurs croissances. Ici lorsque la fonction de croissance initiale et la longueur des pseudotiges ont été calées sur des données mesurées, alors la règle de coordination déclenchant une feuille à chaque fois que la feuille précédente émerge à permis de capturer automatiquement le phyllochrone, sans avoir à recourir à un paramétrage spécifique. **Il n'existe donc pas d'incompatibilité manifeste entre les observations et l'hypothèse selon laquelle il existerait une coïncidence entre le démarrage de la croissance d'une feuille au delà de 1 mm et l'apparition de la pointe de la feuille précédente.**

Dynamique de tallage

Durant les premiers stades de développement, la dynamique de tallage peut être capturée sans besoin de paramétrage spécifique, indiquant que la règle de déclenchements des talle lorsque la feuille située au nœud *n+2* apparaît ne mène pas à un comportement aberrant. Lorsque le site filling diminue du fait de l'ombrage, les seuils de détection et d'arrêt du tallage ont dû être fixés à respectivement 10^4 et 110 000 mm^2 pour pouvoir restituer la dynamique de tallage mesurée. La densité des plantes réelles ayant servi à ces mesures était d'environ 69 plantes par mètre carré. De ce fait, si la plante virtuelle était placée en condition de densité similaire, la détection de l'ombrage interviendrait à LAI=0,7 et le tallage cesserait au delà de LAI=7. Simon et Lemaire (1987), ont observé une réduction sévère du tallage à partir de LAI=3 à haute densité de semis, cette réduction passant à LAI=5 ou plus à densité inférieure. Dès lors, un arrêt du tallage à LAI=7 en situation quasi-isolée ne semble pas aberrant. **Ce fait tend à démontrer que les règles de recrutement des nouvelles talles et de limitation du site filling ne sont pas incompatibles avec les observations.**

Réaction aux perturbations : coupe

Une des principales spécificités des prairies est le fait que les peuplements végétaux sont soumis à la contrainte de coupe. La coupe modifie la longueur de la pseudotige et pourrait donc potentiellement affecter la morphogénèse foliaire (Duru *et al.*, 2001) ainsi que d'autres caractères architecturaux comme le tallage. Le fait est qu'une réduction de la longueur foliaire ainsi que l'augmentation du tallage en réaction à la coupe sont des phénomènes connus. Il est cependant difficile de discriminer dans ce cas s'il s'agit d'une réaction purement physiologique due à la perturbation de l'équilibre trophique induit par le retrait d'une partie de l'appareil aérien (Richards, 1993 ; Lasseur *et al*., 2007) ou bien s'il s'agit d'une réaction purement morphogénétique.

Ici un test à été réalisé pour constater l'effet de la coupe sur la morphogénèse lorsque seule la réduction de la longueur de la pseudotige est considérée, c'est-à-dire lorsque le fonctionnement de la plante post-défoliation reste identique au comportement pré-défoliation. Il s'agit évidemment d'une hypothèse qui – dans l'absolu – n'est pas conforme à la réalité, mais qui permet une étude prospective, par la déconnection des dynamiques trophiques du reste du fonctionnement. Un algorithme permettant de simuler le retrait d'une partie de la biomasse aérienne a été développé (voir IV.A.2). La figure III.36 présente la réaction du modèle lorsque la plante virtuelle est coupée à 25 mm, à 450°C.j., avec le même paramétrage que celui présenté dans le tableau III.1.

La réaction du modèle L-oliaom est caractérisée (fig. III.37.) par la production de feuilles plus courtes (-20% pour la feuille 8 du brin maître), qui apparaissent plus rapidement (une feuille supplémentaire à 900°C.j), contribuant ainsi à une augmentation du tallage (+15% à 1000°C.j). La réduction de la longueur foliaire et l'augmentation du rythme d'apparition des feuilles (diminution du phyllochrone) sont dus à la réduction de la hauteur de la pseudotige d'émergence. L'augmentation du tallage est due à la fois à l'augmentation du nombre de sites produits (du fait du rythme d'apparition des feuilles plus rapide), ainsi qu'à l'augmentation du remplissage de ces sites du fait de l'augmentation de la probabilité de recrutement des talles lorsque la surface ombrante est retirée.

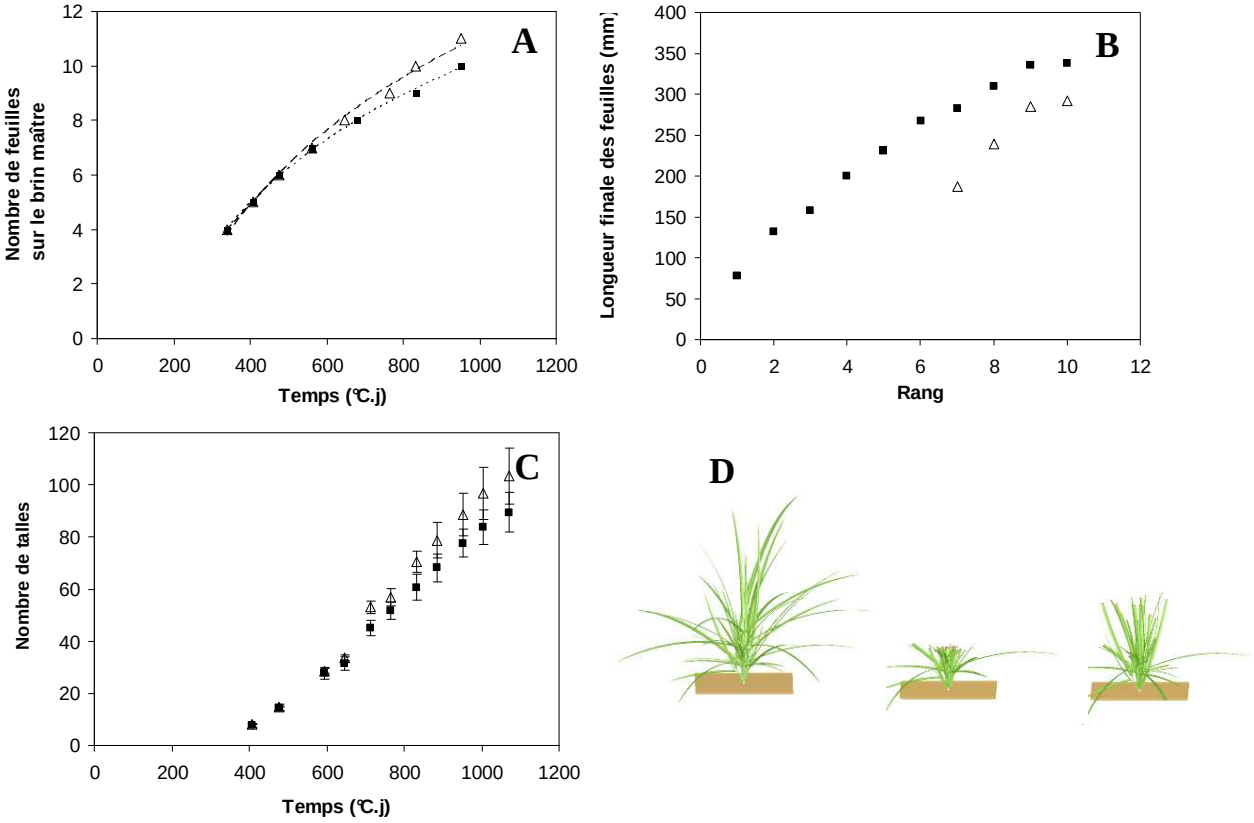


Figure III.37. Comparaison de l'évolution du nombre de feuilles du brin maître (A), de leurs longueurs (B), ainsi que du nombre total de talles (C) de plantes virtuelles défoliées (Δ) et non-défoliées (■). La coupe a été appliquée à 450°C.j à une hauteur de 25 mm. Concernant les feuilles des plantes défoliées (B), seules les feuilles entières après repousse sont présentées. Puisque des fonctions stochastiques régulent le tallage, les résultats de 10 simulations sont présentés pour le nombre de talles. Les moyennes ± 1 E.T. sont montrées. D) Illustration de la coupe et de la repousse d'une plante virtuelle.

Ces résultats sont compatibles avec les observations reportées dans la littérature (Forde 1966 ; Grant *et al*., 1981 ; Hernandez Garay *et al.*, 1995 ; Gautier *et al.*, 1999). La réduction de la longueur foliaire observée ici est comparable à celle de 23% constaté par Lestienne *et al*. (2002, non publié) sur des feuilles 9 du brin maître de plantes (de même génotype et ayant été cultivées dans les mêmes conditions que les plantes ayant servies au paramétrage du modèle) défoliées à 30 mm de manière hebdomadaire. Grant *et al*. (1981) ont démontré que le tallage était plus important dans des parcelles expérimentales soumises à un pâturage intense que dans des parcelles soumises à un pâturage moins fort et que les feuilles produites étaient plus longues dans ce dernier cas. Hernandez Garay *et al.* (1995) ont reporté une augmentation du rythme d'apparition foliaire (feuille.talle^{-1}.jour^{-1}) de 18% après une coupe à 40 mm par comparaison à une coupe à 160 mm, laquelle n'a vraisemblablement pas modifié la longueur de la pseudotige. Dans le cas présent, une augmentation de 20% est observée après une coupe à 25 mm d'une pseudotige (brin maitre) de longueur normalement supérieure à 50-60 mm. Cette augmentation du rythme d'apparition et donc du nombre de feuilles matures par brin après coupe a également été souligné par Yang *et al*. (1998) chez le ray-grass et la fétuque élevée. Ces résultats supportent l'hypothèse d'une régulation du phyllochrone par la longueur de la pseudotige.

Là encore, l'implémentation de règles d'auto-régulation et leur actionnement intégré n'a pas donné lieu à la production de résultats aberrants permettant d'invalider l'hypothèse ou

de démontrer son défaut de plausibilité. De plus, il apparaît que sans avoir besoin de faire appel à une interprétation trophique, la réaction morphogénétique intégrée de la plante à une coupe peut au moins être qualitativement reproduite.

4) Conclusion

Le modèle L-oliaom semble en mesure de répondre avec efficacité aux objectifs qui lui étaient assignés. Sa nature auto-générative et auto-adaptative, lui prête des capacités de simulation, et donc heuristiques, spécifiques. Par ailleurs, l'ensemble des propriétés émergentes constatées sur des plantes virtuelles créées par l'actionnement intégré de règles d'auto-régulation semblent compatibles avec les observations. Aussi l'hypothèse de l'existence de processus auto-régulés dans le système morphogénétique de l'appareil aérien du ray-grass ne peut être réfutée par cette étude.

IV. APPLICATIONS

A) Interaction architecture - défoliation

1) Introduction

La défoliation répétée des individus, qui doivent survivre, est une des caractéristiques des agrosystèmes prairiaux. Comme évoqué dans la section I.A.2, cette contrainte spécifique est extrêmement structurante dans la création de la valeur d'usage agricole des prairies, mais aussi dans la régulation des dynamiques populationnelles. Or, les conditions d'application de la défoliation sont très variées, du point de vue de son intensité (hauteur) et de sa fréquence, en fonction des modes de gestion. Une prairie peut ainsi être destinée à la production de fourrage de stockage (foin, ensilage, enrubannage), à la récolte sur pied par pâturage, ou à une combinaison de ces modalités (foin-regain-pâturage, ensilage-regain-pâturage, etc.). Cette séquence d'utilisation de la prairie résulte d'un choix opéré par l'exploitant en fonction d'une multitude de facteurs (p. ex. état de la végétation, objectifs de production, organisation du travail ; Duru et Hubert, 2003). S'agissant donc d'un pilotage subjectif, de nombreuses études participent à la compréhension de l'impact des ces modalités sur le peuplement prairial afin d'optimiser la prise de décision. **La création d'un outil de simulation de l'interaction entre la structure du couvert et la coupe apparaît donc comme pertinente.** En conséquence, un algorithme permettant de simuler la coupe d'une plante, c'est-à-dire le retrait d'une partie de l'appareil aérien sur la base d'un critère spatial (hauteur), a été développé. Cette fonctionnalité générique se prête ainsi à l'étude de nombreuses problématiques, en offrant en particulier la possibilité d'étudier les relations entre la structure spatiale de la plante et les propriétés i) du prélèvement effectué et ii) de la plante défoliée, et ce en fonction des conditions de défoliation (couple hauteur-fréquence).

2) Implémentation algorithmique

L'ablation sélective d'une partie de l'appareil aérien de la plante rend la défoliation par coupe assimilable à la taille ornementale ou arboricole. La gestion de cette problématique à déjà été abordée dans le cadre de la modélisation structure-fonction par Prunsinkiewicz *et al*. (1994) dans une tentative de simulation de l'art topiaire. Cependant, dans le cas précis de la taille, des phytomères entiers sont retirés, alors que dans le cas de la fauche une partie seulement des feuilles est prélevée. Il n'est donc pas possible de simuler la fauche dans le modèle L-oliaom par le retrait de feuilles entières et *a fortiori* de phytomères complets. **Le but de l'algorithme développé est donc de déterminer la proportion de chaque feuille qui est retranchée, c'est-à-dire, en termes géométriques, de calculer l'intersection entre chaque feuille et le plan de coupe.** Du fait de la géométrie non simple des feuilles, le développement d'une solution purement mathématique de type vectorielle n'est pas trivial. Une approche algorithmique a donc été préférée ici.

L'algorithme développé repose sur la possibilité de subdiviser les programmes L-Systems (dans la plateforme L-Studio) en « groupes » de production (Karkowski et Lane, 2006), dont les règles de réécriture de la chaîne sont appelées par le programme dans des cas particuliers. Ici un tel groupe a été défini comme une phase de défoliation. Durant cette phase de défoliation l'événement de coupe est simulé par une déconstruction-reconstruction de la plante virtuelle, en 3 étapes :

1) Chaque module de feuille est remplacé dans la chaine (qui représente la plante) par une succession de modules « élémentaires » (longueur standard prédéfinie, 1 mm), entre chacun desquels est intercalé un capteur de position « GetPos() ». Les capteurs GetPos sont des modules fonctionnels prédéfinis dans L-Studio (Query modules), capables d'interroger l'interpréteur graphique pour obtenir leurs coordonnées tridimensionnelles propres. Une feuille de 200 mm sera ainsi remplacée par une chaine de 200 modules élémentaires. Chacun de ces modules véhicule l'ensemble de la structure de donnée de la feuille d'origine, ainsi que son rang propre, si bien, par exemple, que le module de rang 134 correspondra au 134ième mm de la feuille, depuis sa pointe. Chacun de ces modules est tracé en suivant les mêmes instructions géométriques que la feuille d'origine, de telle manière que cette « doublure » de la feuille originale en présente la même structure. Cette décomposition utilise une boucle du type :

```
Feuille(X):                                                  // Pour chaque feuille de la plante
{
int nb_mod=ceil((X.Taillefeuille-X.coupe)/Long_mod_unit);    // Calcul du nombre de modules élémentaires
                                                             //nécessaires à la création de la doublure de la feuille

        for (int i=0; i<nb_mod; i++)
        {
                Feuildefoli  Z={X.age, X.Agecroiss, X.Taillefeuille,X.id_rang, X.id_talle, X.id_plante, X.Ymax,
                X.Difftps, X.Reservoir, X.Taillefinalel, X.Taillefinaleg, X.Taillelimbe, X.Taillegaine, X.Phase,
                ((X.Taillefeuille-X.coupe)/LSTEP)-i,X.rapportK, 0, X.angleinsert, X.coupe, X.geno, X.Assimibrut,
                X.Besoinencroiss};
                 // Transmission des attributs de la structure de données de la feuilles à chaque module élémentaire

                nproduce  Module_élementaire(Z) SB() GetPos(0, 0, 0) EB();
        }
produce ;
}
```

2) Chacun de ces modules élémentaires teste sa position et est supprimé s'il est situé au dessus du plan de coupe (instruction Cut()). Ce test est noté :

```
Module_unitaire(Z) > SB() GetPos(Xg, Yg, Zg):
{
        if (Yg>Hauteur_Coupe)
        {
                produce Module_unitaire(Z) SB() Marqueur(0) EB() Cut();
        }
        else
        {
                produce Module_unitaire(Z);
        }
}
```

De cette manière le dernier module non supprimé, de par son rang, indique la longueur du morceau de feuille coupé, et, par complémentarité, la longueur du morceau restant.

3) Le dernier module non défolié est remplacé par un module de feuille « véritable », laquelle est reconstruite à partir des informations d'origine véhiculées par le module élémentaire et de l'information sur sa longueur résiduelle. Tous les autres modules *GetPos* et unitaires sont supprimés. La suite du déroulement du programme se fait en repassant au groupe gérant la croissance de la plante.

La figure IV.1 résume le déroulement algorithmique d'une défoliation.

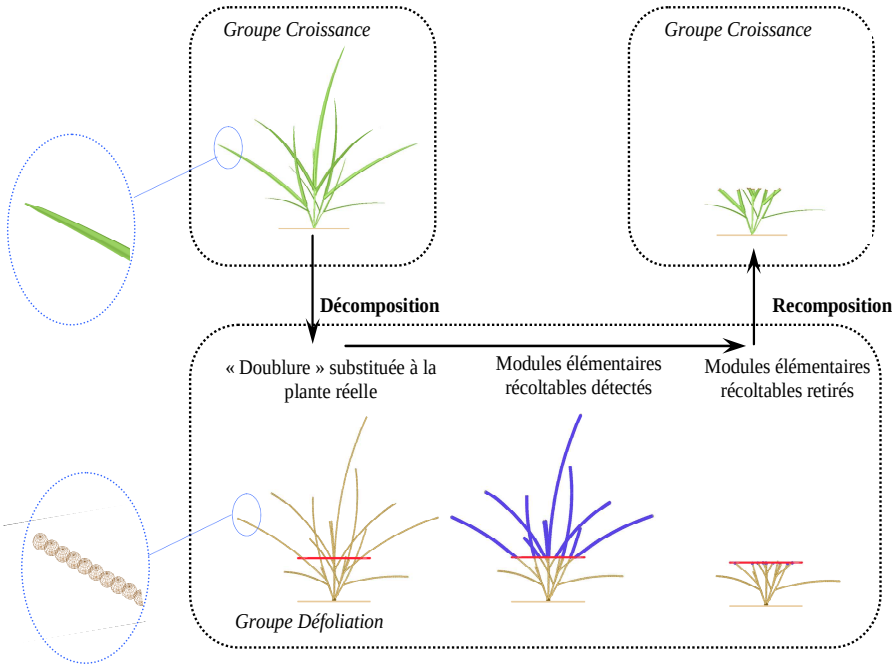


Figure IV.1. Représentation schématique des étapes de l'algorithme permettant de simuler un épisode de défoliation. Quand une coupe doit être simulée le programme passe d'un groupe de production « croissance » à un groupe de production « défoliation ». Dans ce second groupe, une doublure de la plante virtuelle est créée en décomposant chaque feuille en une suite de modules élémentaires, qui détectent leur position et sont supprimés s'ils sont situés au dessus du plan de coupe spécifié par l'utilisateur. Chaque feuille de la plante est ensuite reconstruite à partir des informations d'origine véhiculées par chacun des modules élémentaires. Le programme repasse alors en mode « croissance ».

A partir de cet algorithme il devient donc possible de tester toutes les interactions possibles entre l'architecture de l'appareil aérien de la plante et le régime de coupe (fig. IV.2).

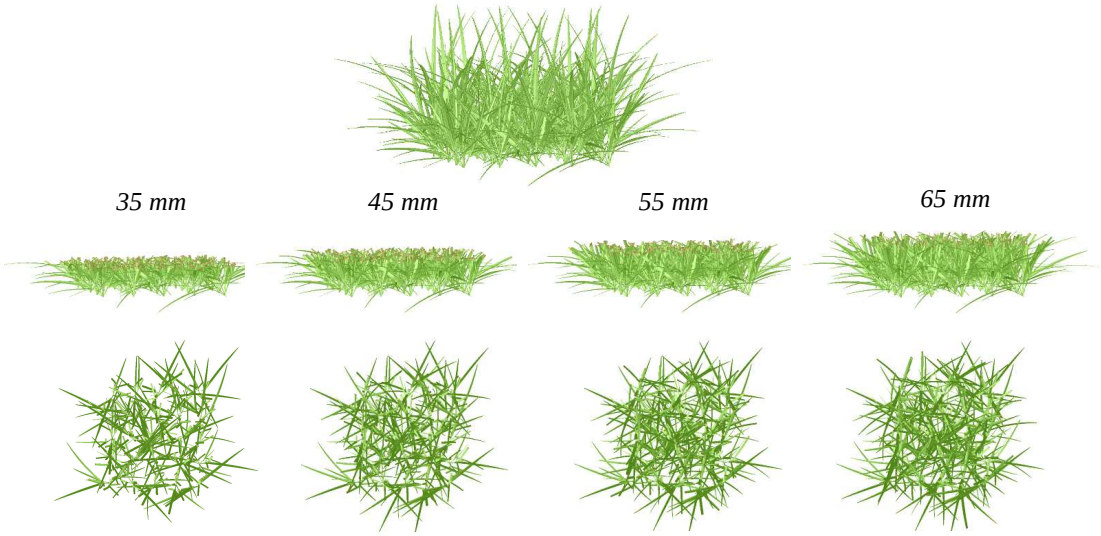


Figure IV.2. Structure initiale et résiduelle d'un couvert virtuel (peuplement constitué de 16 plantes) après des coupes pratiquées à resp. 35, 45, 55 et 65 mm. Vues de face et de dessus.

3) Expérimentation virtuelle : interaction défoliation-tallage

Problématique

La prairie peut être appréhendée comme un peuplement de talles, dont la densité (démographique : nombre de talles par m^2) constitue (avec leur masse) une composante importante du rendement agricole (Nelson and Zarroughs, 1981 ; Hernandez-Garay *et al*., 1999), ainsi qu'un déterminant de la structure du couvert végétal (Lemaire et Agnusdei, 2000). La densité de talles d'une prairie est très variable, répondant en particulier de façon très significative aux modalités de défoliation. La coupe a ainsi tendance à provoquer une augmentation transitoire du tallage (Grant *et al*., 1981 ; Jones *et al.*, 1982) lorsque celle-ci n'est pas appliquée de façon trop intense, c'est-à-dire trop près du sol (Olson et Richards, 1988).

Par ailleurs, les dynamiques de tallage et leurs réactions aux perturbations comme la coupe peuvent varier entre espèces ou génotypes (Bahmani *et al*., 2000), ce qui fait du tallage un facteur important dans l'établissement des rapports de dominance entre individus (Olson et Richards, 1988). Ainsi, dans le cas de peuplements hétérogènes, les régimes (intensité, fréquence) de fauche sont de nature à exercer une pression de sélection sur les différentes espèces/génotypes en présence et donc à modifier les équilibres populationnels. Hazard et Ghesquière (1995) ont mis en évidence le fait que des défoliations fréquentes entraînent une domination sensible de génotypes à feuilles courtes (FC) sur des génotypes à feuilles longues (FL), en termes de représentation relative de leurs talles respectives dans le peuplement. En cas de défoliations peu fréquentes, l'inverse se produit. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ces observations.

- L'architecture contrastée des plantes pourrait être un élément déterminant : avec une surface foliaire située dans les horizons inférieurs du couvert les FC ont un LAI résiduel plus important après fauche (Rhodes, 1971). De ce fait elles sont plus à même d'assurer la refoliation et le tallage à partir, de plus, d'une ressource lumineuse plus accessible puisque la défoliation retire les horizons supérieurs (ombrants) du couvert. En cas de défoliations moins fréquentes les FL colonisent l'espace et s'attribuent donc la ressource lumineuse. Cette première hypothèse est donc celle d'une capacité différenciée des architectures à maintenir un état trophique propice à l'acquisition de la ressource lumineuse.

- Des effets morphogénétiques peuvent aussi être avancés, imputables à la réduction de la longueur des pseudotiges (qui augmente le rythme d'apparition des feuilles et donc éventuellement la création du nombre de sites) ainsi qu'au retrait des surfaces créant de l'ombrage au niveau des bourgeons axillaires, et donc relâchant l'inhibition de leur initiation (Deregibus *et al*., 1983 ; Gautier *et al*., 1999). Des réactions morphogénétiques individuelles contrastées pourraient donc partiellement rendre compte des dynamiques observées.

Il est difficile de discriminer expérimentalement ce qui relève : i) d'aspects trophiques ii) de réactions morphogénétiques, puisque ces processus interagissent. Au sein même des réactions morphogénétiques, **il est difficile de quantifier la contribution relative de chacun des facteurs putatifs énoncés dans l'augmentation du tallage.** En d'autres termes, est ce que l'augmentation du tallage serait une conséquence de l'augmentation du nombre de sites (bourgeons) créés ou est ce qu'il s'agit plutôt d'une augmentation du remplissage (*sensu* site filling) de ces sites ?

Objectifs

Le modèle L-oliaom semble particulièrement approprié pour étudier ce type de problématiques puisqu'il permet de procéder à la déconnexion des processus en jeu, intriqués. Il a donc été employé à des fins exploratoires. **L'expérimentation virtuelle mise en place consiste à caractériser la réponse du tallage de plantes présentant des architectures contrastées soumises à des défoliations, lorsque seul l'impact morphogénétique de la défoliation est considéré,** c'est-à-dire en occultant les perturbations trophiques. Ce type d'approche permet d'évaluer dans quelle mesure l'hypothèse morphogénétique à elle seule peut rendre compte des observations.

Matériels et méthodes

Deux plantes virtuelles présentant des caractéristiques morphologiques analogues aux génotypes FL (paramétrage présenté en III.B.1) et FC produites sur le centre de recherche de Lusignan (Hazard et Ghesquière, 1995) ont été générées. Dans la réalité, ces plantes présentent des phyllochrones comparables en conditions non limitantes mais des longueurs foliaires contrastées, avec 20% de différence environ selon Lestienne *et al.* (2002 ; données non publiées). Les dynamiques de leur tallage sont également très similaires (Bahmani *et al.*, 2000, Lestienne *et al.*, 2002 ; données non publiées). Pour obtenir des morphotypes correspondant à ces deux génotypes, un coefficient de 0,85 a été adjoint à la fonction *PotCroiss* de la plante figurant le génotype à feuilles courtes, ce qui permet d'obtenir des séries de feuilles plus courtes tout en préservant un phyllochrone semblable à celui des FL. La différence sur la longueur des feuilles est de 30% environ. Pour reproduire des dynamiques de tallage similaires, le seuil de détection de l'ombrage de la plante FC a été fixé à 6000 mm^2, contre 10 000 mm^2 pour la plante FL. La figure IV.3 présente ces deux types de plantes virtuelles (à 600°C.j) ainsi que des éléments de caractérisation de leur morphologie.

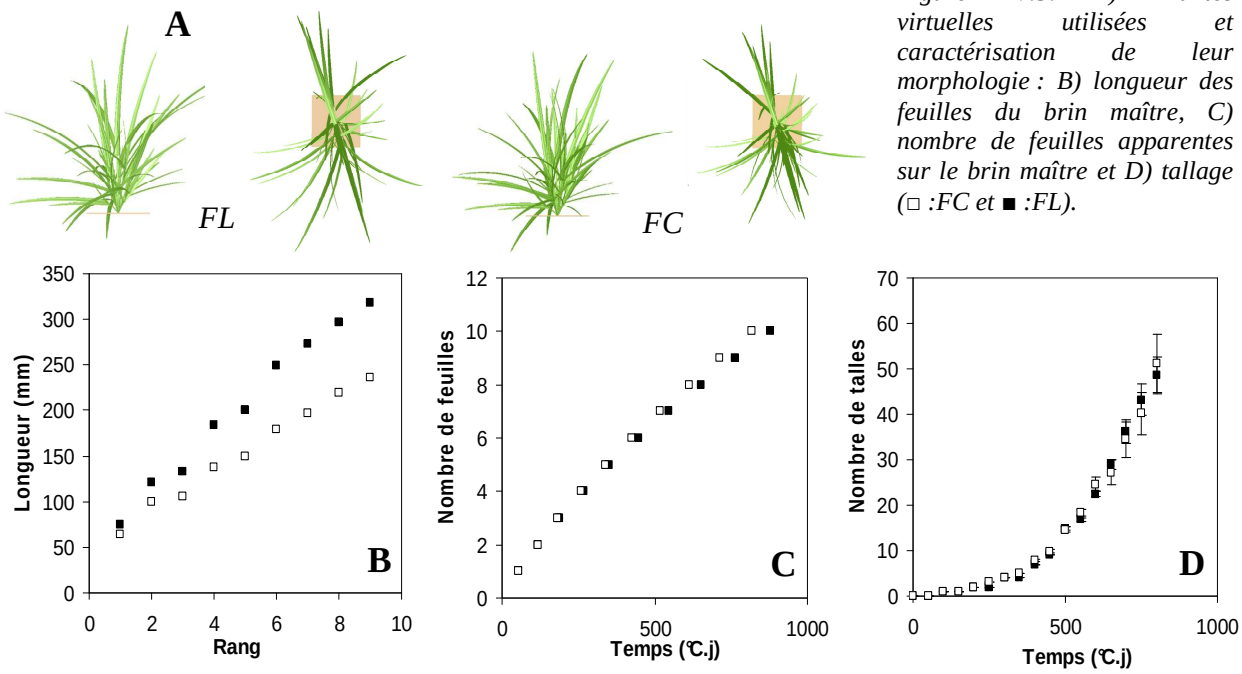


Figure IV.3. A) Plantes virtuelles utilisées et caractérisation de leur morphologie : B) longueur des feuilles du brin maître, C) nombre de feuilles apparentes sur le brin maître et D) tallage (□ :FC et ■ :FL).

Ces plantes ont été soumises à des défoliations (hauteur 25 mm) répétées tous les 100°C.j à partir de 400°C.j de vie (fig. IV.5), reproduisant ainsi un régime de défoliations très fréquentes (3

coupes séparées d'une semaine approximativement). Dans un premier cas les bourgeons ont été déclenchés systématiquement, générant une plante dont le nombre de talles correspond au nombre total de bourgeons (sites) produits. Ceci permet d'évaluer l'effet sur le tallage de la réduction de la hauteur des pseudotiges, et donc du rythme de recrutement des nouvelles talles, lorsqu'elle est déconnectée de l'effet connexe sur l'ombrage. Dans un second cas, le processus de régulation probabiliste du tallage était activé : plus la surface foliaire totale de la plante augmente et plus la probabilité pour un bourgeon de donner naissance à une nouvelle talle diminue. La figure IV.6 présente le résultat obtenu, à savoir le nombre total de talles visibles par plante à 800°C.j.

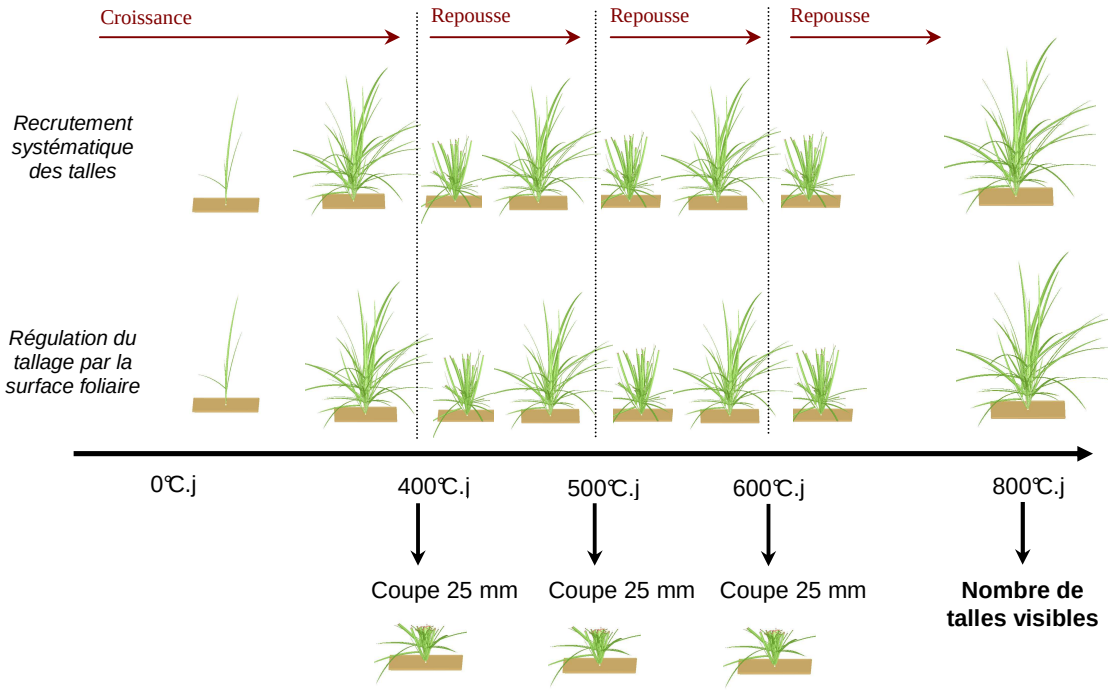


Figure IV.5. Protocole de l'expérimentation virtuelle visant à étudier la réaction de plantes à morphologies contrastées à des coupes répétées. A la fois des plantes virtuelles à feuilles courtes (FC) et à feuilles longues (FL) ont été soumises à trois coupes. Le nombre de talles produites par ces plantes a été analysé i) dans le cas où tous les bourgeons se différencient en nouvelles talles, ce qui permet d'obtenir une mesure du nombre total de site produits et ii) dans le cas où la probabilité de recrutement des talles est pondérée par la surface foliaire de la plante.

Résultats et discussion

Dans le cas où les bourgeons de talles sont déclenchés systématiquement alors l'augmentation du tallage consécutif à la coupe est de l'ordre de 4% pour les FL contre 0% pour les FC. Lorsque les effets du retrait des surfaces ombrantes sont pris en compte, **les deux plantes réagissent à la fauche par une augmentation significative (par ANOVA) du nombre de leurs talles à 800°C.j.** L'amplitude de cette augmentation est significativement plus importante pour la plante à feuilles courtes que pour la plante à feuilles longues (respectivement 36% contre 31%).

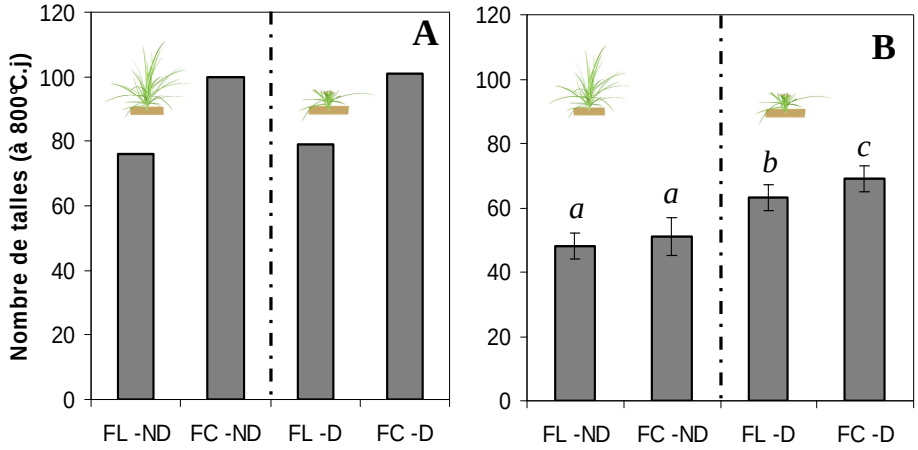


Figure IV.6. Réponse des plantes virtuelles à la séquence de coupes imposée (ND : non défolié, D : défolié).
A) Avec une différenciation systématique des bourgeons.
B) Lorsque la régulation du tallage est activée. Les moyennes et écarts-types de 14 simulations sont présentés. Les lettres correspondent à une séparation des moyennes par le test de Student-Newman-Keuls au seuil de 5%.

Discussion : contribution relative de la modification de la longueur des pseudotiges
La réduction de longueur des pseudotiges seule a un effet mineur sur le tallage. Pour les FC une défoliation à 25 mm affecte très peu la longueur des pseudotiges, ce qui se traduit par un impact nul sur le nombre de talle à 800°C.j. Pour les FL une augmentation de 4% seulement du nombre de talle à 800°C.j peut être constatée. Ces éléments démontrent que, dans le cadre paradigmatique de notre modèle, la réduction de la longueur des pseudotiges, c'est-à-dire l'augmentation du rythme d'apparition des feuilles et donc du recrutement de nouveaux sites de tallage, ne saurait expliquer à elle seule le comportement observé. **D'après ce modèle, l'augmentation du tallage consécutive à des épisodes de défoliation résulte plus d'une augmentation du site-filling, soit donc du déclenchement des bourgeons, que de la création d'un nombre supérieur de bourgeons du fait de la diminution du phyllochrone, qui serait un épiphénomène.**

En effet, le surcroît de 30% environ du nombre de talles à 800°C.j résulte quasi-uniquement de la levée de l'inhibition du déclenchement des talles du fait du retrait d'une partie de la surface foliaire. Par conséquent, un décalage dans le temps s'observe pour ce qui est du moment auquel la surface de la plante atteint le seuil de détection de l'ombrage, à partir duquel la probabilité de déclenchement des bourgeons diminue très fortement. Ainsi pour les plantes FL, ce seuil (10 000 mm^2) est normalement atteint à 550°C.j. Suite à la séquence de défoliation, ce seuil est atteint à 650°C.j (fig. IV.7.). Ce délai permet l'initiation d'un nombre supérieur de bourgeons.

Discussion : comportements et réactions comparés des deux morphotypes
Il peut-être relevé que les plantes à feuilles courtes qui présentent un phyllochrone plus faible que les plantes à feuilles longues, produisent un nombre de talles sensiblement plus important que ces dernières (+25%) lorsque tous les bourgeons sont initiés. Cela laisse supposer que le nombre de phytomères créés est plus important, ou alors le nombre de talles *visibles* est supérieur parce que les gaines d'émergence sont moins longues. Quoiqu'il en soit, l'émission foliaire (faiblement) plus rapide et l'existence de gaines plus courtes, sont des éléments qui, lorsqu'ils sont intégrés sur l'ensemble des talles et sur un temps long, font diverger de manière très sensible les comportements respectifs des deux génotypes.

Ensuite, il apparaît que la plante à feuilles courtes réagit aux coupes par une augmentation de son tallage plus importante que la plante à feuilles longues. Ce fait peut-être attribué à une amplification du nombre de talles - très légèrement supérieur pour la plante à feuilles courtes en condition non défoliée (en moyenne trois talles de plus à 800°C.j) - et au fait que le seuil de détection de l'ombrage est plus faible pour la plante FC que la plante FL (6000 mm^2 contre 10 000 mm^2). De ce fait les défoliations permettent un sursis (en temps) plus important en deçà du seuil de détection de l'ombrage pour la plante à feuilles courtes que pour la plante à feuilles longues, qui atteint normalement plus tard ledit seuil (550°C.j contre 500°C.j ; fig. IV.7.).

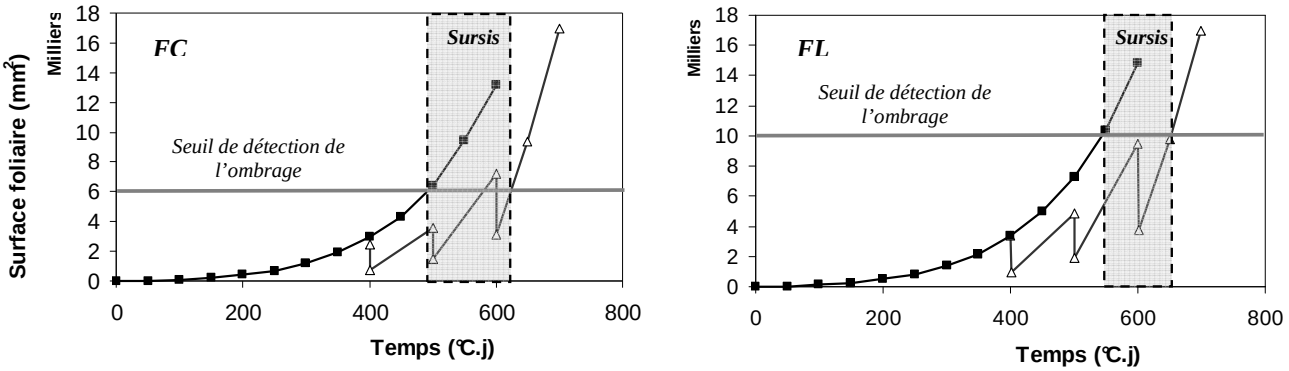


Figure IV.7. Evolution de la surface foliaire des deux morphotypes employés dans cette expérimentation virtuelle (FC et FL) en situation non défoliée (■) et défoliée (Δ). La ligne grise figure le seuil de détection de l'ombrage, à partir duquel la probabilité de recrutement des talles diminue fortement. Du fait du retrait d'une partie de la surface foliaire des plantes à chaque défoliation, ce seuil est atteint plus tardivement, ce qui permet l'initiation d'un nombre supérieur de bourgeons. Ce sursis est représenté ici par les rectangles grisés. Il semble qu'il soit plus long pour le morphotype à feuilles courtes, et corresponde de surcroît à un moment où un grand nombre de talles sont susceptibles de produire de nouveaux sites.

Conclusion

Les simulations présentées montrent que sur la base des hypothèses implémentées dans le modèle L-oliaom, il est difficile de rendre compte d'augmentations quantitativement significatives du tallage en réponse à la coupe du fait de la réduction du phyllochrone. Il se pourrait que les réponses soient plus fortes avec des plantes plus érigées, plus âgées ou encore à des hauteurs de coupe inférieures. Cependant il semble vraisemblable que ces effets soient de toute manière très largement débordés par l'impact de la levée de l'inhibition du recrutement des talles du fait de l'exposition à la lumière. Il s'agit là d'un résultat original, illustratif de l'intérêt de l'approche du système morphogénétique par simulation, puisqu'il s'agit de conclusions qu'il aurait été difficile de tirer sur une base purement expérimentale.

D'un point de vue technique, ces résultats confirment la sensibilité du comportement de la plante virtuelle aux seuils de régulation du tallage. Pour l'étude du tallage en général et de la réaction à la coupe en particulier, il semblerait donc pertinent de capturer de manière plus mécaniste les processus de régulation du débourrement des bourgeons. Pour ce, il semble nécessaire de coupler la plante virtuelle à un modèle permettant de réaliser des bilans radiatifs. Ce couplage est d'autant plus nécessaire que la réaction à la fauche ne peut être complètement étudiée en faisant abstraction de l'impact trophique de la défoliation. En effet si la variation de la représentation d'un génotype dans une population en termes de nombre de talles doit répondre à la dynamique

de recrutement des talles, elle doit également répondre à la dynamique du développement, voire de la mortalité, de ces talles.
Suite à ces constats, la section suivante présente les travaux entrepris dans le but de pouvoir procéder au calcul d'un environnement lumineux virtuel.

B) Interaction architecture – environnement lumineux

1) Couplage du modèle de plante avec un modèle de transfert radiatif : implémentation d'une méthode projective simple

Quelles méthodologies pour simuler la lumière ?

Jusqu'ici, le modèle L-oliaom se propose de simuler le développement du ray-grass dans des conditions non limitantes. Or, **pour que ce simulateur soit opérationnel pour des analyses de productivité agronomique**, **une simulation mécaniste de la croissance - et donc de la photosynthèse - est indispensable**. Par ailleurs, dans le cas des peuplements prairiaux, la compétition pour la lumière est une contrainte forte, impactant fortement la structuration et la composition du peuplement. Pour être en mesure de simuler l'assimilation photosynthétique et la compétition pour la lumière, un modèle permettant le calcul de l'interception de la lumière, décrivant la quantité d'énergie lumineuse captée par la plante, doit être adjoint au modèle de plante. Ce couplage est un enjeu récurrent dans le cadre de la modélisation structure fonction des plantes (Faurie *et al.*, 1996 ; Chelle et Andrieu, 1998 ; Allen *et al.*, 2005 ; Cieslak *et al.*, 2008 ; Wang *et al.*, 2008).

Il existe une grande variété d'approches pour réaliser cette description, sur un spectre allant de lois mathématiques empiriques associant l'interception au calcul de l'indice foliaire, jusqu'aux modèles de transfert radiatif décrivant de manière fine l'environnement lumineux en tous points de l'espace. Ces approches sont différenciées par le niveau de discrétisation de l'espace qu'elles permettent. Lorsque la structure du couvert n'est pas explicitement décrite il est ainsi suffisant d'utiliser des approches statistiques décrivant l'assimilation réalisée par le couvert dans son entier, en fonction de son état de développement. Au-delà, l'approche la plus communément utilisée pour décrire le rayonnement *dans* le couvert repose sur l'analogie entre le couvert végétal et un milieu turbide (approche dite « turbid-medium » ; Combes *et al.*, 2008). Selon cette méthodologie, le couvert est approché comme une superposition de strates horizontales homogènes, composées d'éléments végétaux orientés, repartis de manière aléatoire, et de dimensions négligeables (Monsi et Saeki, 1953 ; Combes *et al.* 2008 ; Da Silva *et al.*, 2008). Partant de ces approximations, il est possible de calculer la « densité optique » de la strate, et donc de décrire l'atténuation des radiations lumineuses dans chacune de ces strates à partir d'une transformation de la classique loi de Beer-Lambert utilisée en spectroscopie :

$$I(\lambda, l) = I_0(\lambda).e^{-\alpha l C}$$

Avec I_0 l'intensité de la lumière incidente de longueur d'onde λ (nm). l la longueur du trajet optique parcouru (m), α la coefficient d'absorption ($m^2.mol^{-1}$) et C la concentration de l'entité dans le milieu ($mol.m^{-3}$).

En :

$$p_0 = e^{-G.LAD.l}$$

Où p_0 est la probabilité pour un photon de traverser la strate considérée sans être intercepté, soit donc la porosité de la strate, LAD (Leaf Area Density) la densité foliaire, G le coefficient d'extinction, qui correspond à une estimation statistique (à partir de fonctions de distribution des propriétés géométriques du couvert) du coefficient de projection des éléments foliaire sur un plan orthogonal à la direction de lumière incidente, et l le trajet optique.

Les premières applications de cette analogie (Monsi et Saeki, 1953) assimilaient le couvert à une seule couche de végétation. Par la suite des approches multicouches ont été développées, encore améliorées par le passage à une description tridimensionnelle de la structure du couvert en le décomposant en unités de volumes ; les voxels (Combes *et al*., 2008 ; fig. IV.8.).

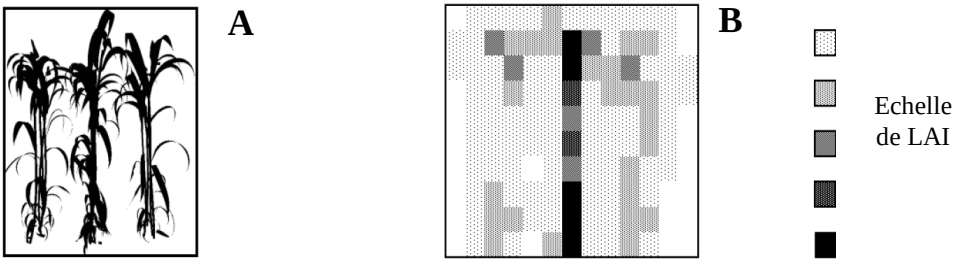


Figure IV.8. L'approche turbid-médium. A) Représentation 3D explicite de la structure de plantes de sorgho et B) la même scène représentée sous la forme d'un jeu de voxels contigus, permettant de véhiculer l'information sur la distribution spatiale de la LAI. Figure de Combes et al., 2008.

Cette méthodologie présente l'avantage d'être opérante sans pour autant nécessiter des temps de calculs très longs. Cependant, de sévères limitations doivent être relevées, certaines étant fondamentales, principalement le postulat d'homogénéité et la nature probabiliste de la méthode.

Pour parer à cette limitation des méthodologies plus mécanistes ont été développées. Ces dernières, qualifiées de projectives, consistent à calculer la projection véritable des maquettes informatiques tridimensionnelles des plantes - ou des primitives utilisées - selon la direction de la lumière incidente, permettant ainsi de déduire l'interception (STAR, Silhouette To Area Ratio ; Da Silva *et al*., 2008). Les méthodes les plus performantes à ce jour combinent cette approche projective à des algorithmes dérivés du domaine de l'infographie (Z-Buffer notamment) et de calculs de radiosité permettant de simuler les phénomènes optiques de diffusion/réflexion de la lumière. Le modèle CANESTRA (Nested Radiosity ; Chelle et Andrieu, 1998 ; fig. IV.9.) ainsi que le modèle 3DRIM (Wang *et al*., 2008) en constituent les versions les plus avancées.

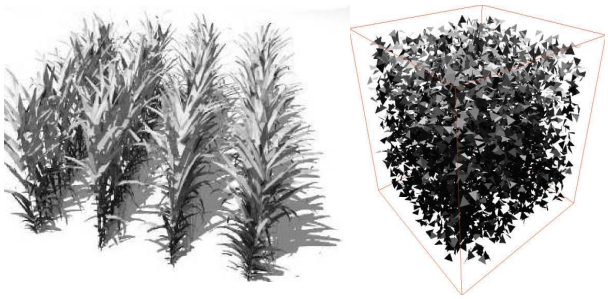


Figure IV.9. Calculs d'irradiance effectués sur des scènes infographiques tridimensionnelles. A) Bilan radiatif réalisé sur un mini-peuplement de maïs à l'aide du programme Canestra/Caribu (Chelle et Andrieu, 1998 ; figure de Pradal et al., 2008). B) Illumination d'une scène comportant 5000 triangles par la méthode de lancer de rayons QMC (Cieslak et al., 2000).

Ces modèles permettent d'atteindre des performances équivalentes aux méthodes de lancer de rayons, tout en présentant des temps de simulation bien inférieurs.

Enfin la méthode la plus mécaniste est donc celle du lancer de rayons -là encore empruntée au domaine de l'infographie - puisqu'il s'agissait à l'origine d'un algorithme de rendu graphique. Elle consiste à « illuminer » virtuellement une scène en calculant le chemin de photons (choisis

aléatoirement) entre la source de lumière et les objets de la scène. Un outil standard pour l'application du lancer de rayons est la méthode dite de « Monte-Carlo », qui repose sur une approche probabiliste (fig. IV.9.). Le lancer de rayons permet d'obtenir une description très réaliste de l'irradiance en tous points de l'espace mais nécessite de simuler un grand nombre de photons pour être utilisable dans la cadre de la modélisation biologique (Chelle et Andrieu, 1998). Cependant, les travaux de Cieslak *et al.* (2008) sur un dérivé de la méthode de Monte-Carlo (Quasi-Monte-Carlo), ont montré qu'il était désormais possible d'obtenir des simulations par lancer de rayons en un temps comparable à celui demandé par les méthodes projectives.

Pour conclure, **il doit être noté que ces trois grandes catégories ; turbid-medium, projectives, et lancer de rayons ne sont en aucun cas exclusives et que de nombreux modèles de transfert radiatif sont des hybrides empruntant aux trois méthodes** (Chelle et Andrieu, 1998 ; Cieslak *et al*., 2008 ; Wang *et al.*, 2008). Dans cet éventail typologique, le choix d'une méthode résulte d'un arbitrage entre les besoins de modélisation, notamment en précision en regard du degré de description de la structure de la plante, et l'investissement nécessaire au développement des ces méthodes.

Evaluation d'une méthode projective sans Z-buffer

Dans ce travail, nous disposons d'une description explicite de l'occupation de l'espace par la plante. Il apparaît donc peu judicieux de perdre l'information de spatialisation au moment du calcul de l'interception. Le calcul des conditions d'irradiance étant très consommateur de puissance de calcul **il s'agit** cependant **de sélectionner un compromis satisfaisant entre la perte informationnelle et la praticité de la méthode implémentée** pour la réalisation de simulations dynamiques performantes, puisqu'il s'agit là de la finalité même des travaux entrepris.

Les modèles de transferts radiatifs les plus aboutis prennent la forme de modules devant être adjoints et mis en communication avec les modèles de plantes. La solution *ad hoc* semble donc, en première analyse, le couplage avec un de ces modèles, permettant de calculer un environnement lumineux très différencié, donnant accès aux irradiances locales. Cette externalisation présente l'inconvénient de rendre la communication entre modèles relativement lourde, puisqu'ils nécessitent la mise en place de procédures (notamment physiques) d'écriture-échange-lecture de données, induisant des délais de simulation non négligeables. Par ailleurs, cette modularité qui les rend génériques, présente aussi le défaut de les rendre peu contrôlables par rapport à des solutions de calcul intégrées au modèle de plante même. Des efforts tendent à réduire les effets de ces principaux revers, notamment par la création de plateformes de communication inter-modèles telle que Openalea-Visualea (Pradal *et al*., 2008).

D'un autre coté, l'approche turbid-medium, ainsi que des méthodes projectives simples, sont beaucoup plus aisées à mettre en œuvre, mais l'information structurale est en partie perdue lors du calcul. Par le turbid-medium, une des principales pertes est celle de l'information sur l'occultation réalisée par des éléments se situant sur des lignes de trajectoire de photons identiques. Le postulat d'homogénéité, sur la base de l'hypothèse de la répartition aléatoire des éléments foliaires, ne permet en effet pas de restituer explicitement les situations de recouvrement (clumping), pourtant courantes par exemple dans le cas des arbres (Da Silva *et al*., 2008). Dans le cas des méthodes projectives très abouties (Nested Radiosity, Chelle et Andrieu, 1998 ; 3DIRM, Wang *et al*., 2008), l'identification des ces situations de recouvrement est prise en charge par un Z-buffer, qui détermine les positions relatives des éléments foliaires. Le Z-buffer permet donc de déterminer quelle primitive est la plus proche de la source lumineuse, et sera donc prioritaire pour l'interception en ombrant les autres.

Afin de mieux maîtriser le fonctionnement du simulateur développé ici, ainsi que pour disposer de bases factuelles pour orienter le choix de la méthode devant être implémentée, il a donc semblé pertinent de procéder à une évaluation de l'importance du phénomène de recouvrement foliaire, dans le cas précis du ray-grass. S'inspirant en cela des travaux notamment de Da Silva *et al*. (2008), une méthode d'évaluation de l'erreur commise sur l'interception lorsqu'une méthode projective négligeant le recouvrement est implémentée a donc été réalisée.

Matériels et méthodes

Une solution projective simple a été développée et intégrée dans le modèle L-oliaom. Les valeurs de l'interception lumineuse réalisée par des plantes, données par ce modèle de transfert radiatif, ont été comparées aux valeurs de référence données par le logiciel VegeSTAR (Adam *et al.*, 2002), basé sur un calcul de la projection véritable, par analyse d'image.

La solution projective développée à été inspirée des travaux de Sinoquet *et al*. (1993). Cette méthode se propose de simuler le gradient vertical du flux de photons (dans le PAR) disponible dans le couvert. Pour cela, connaissant le rayonnement incident, il est nécessaire de calculer quelle est la proportion de ce rayonnement transmise jusqu'au point considéré. Il est donc nécessaire de pouvoir déterminer la proportion *i* du rayonnement (*R*) interceptée lorsqu'un rayon traverse une couche du milieu d'étude d'un point *a* à un point *b*, avec donc :

$$R_b = R_a.(1-i)$$

Déterminer la proportion de rayonnement interceptée par une couche de couvert revient à calculer la probabilité pour un rayon de lumière de rencontrer un élément absorbant dans sa course, ou alors par complémentarité la probabilité de passer dans un trou de la végétation (puisque le couvert est poreux). Une modélisation de cette probabilité de passer à travers les trous de la végétation (« fréquence lacunaire ») consiste à calculer le rapport de la surface projetée des éléments végétaux selon la direction du rayon incident, sur la surface du plan horizontal lui-même. Par exemple, si 1 m^2 de sol est observé et que 0.3 m^2 de ce sol est éclairé sous un rayonnement de direction ω, alors il peut être considéré qu'un photon choisi aléatoirement au dessus du couvert et voyageant selon la direction ω aura 30% de chance d'atteindre le sol sans être intercepté. Un corollaire de cette approche est que pour tout rapport supérieur ou égal à 1 le rayonnement est entièrement intercepté.

Il faut donc déterminer la surface projetée des éléments du couvert sur un plan horizontal. Une méthode possible consiste à décomposer le couvert en unités élémentaires de faibles dimensions puis à déterminer pour tous les éléments (inclinés selon α), le coefficient multiplicatif *G* déterminant la surface de leur projection sur le plan horizontal par rapport à leur surface propre. Par exemple si *G*=0,86 sous un rayonnement de direction donnée, alors la surface projetée sur le plan horizontal d'un élément de 3 cm^2 sera de 3 x 0,86=2,58 cm^2. Le calcul de G peut être obtenu grâce des relations trigonométriques. Ainsi, pour toute radiation suivant une direction Ω (élévation h et azimuth A), l'élément foliaire *dS* de normale *n* (inclinaison α et azimuth θ) présentera une projection suivant (Sinoquet *et al.*, 1993 ; fig. IV.10.) :

$$dS' = G[h, \alpha, A, \theta].dS$$

Avec

$$G[h, \alpha, A, \theta] = \left|\cos(\alpha).\sin(h) + \sin(\alpha).\cos(h).\cos(\theta - A)\right|.\frac{1}{\sin(h)}$$

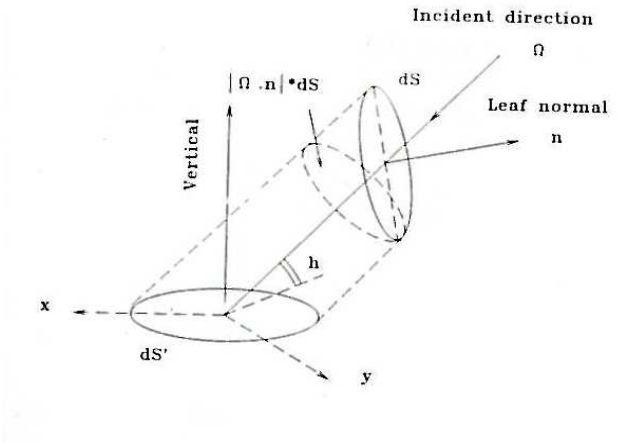


Figure IV.10. Calcul de l'ombre projetée dS' d'un élément dS illuminé selon une direction Ω(h, A). Figure de Sinoquet et al. (1993).

Sous l'hypothèse que la couche considérée est très fine et que les éléments végétaux sont distribués de manière aléatoire, la projection du couvert est l'intégrale des projections des éléments *dS*. Elle peut être approchée numériquement (pour chaque élévation *h*) par la somme S_p:

$$S_p = \sum dS'$$

A partir de cette surface projetée il possible de calculer la probabilité de transmission *trans* en divisant par la surface du plan horizontal (S_{sol}) :

$$trans = 1 - \left(\frac{S_p}{S_{Sol}} \right)$$

<u>Implémentation algorithmique</u>

La séquence d'instructions suivante a été implémentée (fig. IV.11.) : l'espace est verticalement décomposé en strates de hauteur fixée par l'utilisateur. De la même manière que dans l'algorithme de défoliation, un groupe de production remplace la plante virtuelle par une doublure reconstituée à partir de modules élémentaires. Cette fois, un capteur d'orientation des modules est intercalé entre chacun d'entre eux, permettant l'obtention des coordonnées tridimensionnelles du vecteur normal à leur surface.

En fonction de ces coordonnées et de la direction ω de la lumière incidente (élévation *h* et azimut *A* spécifiés par l'utilisateur), dans chaque strate sont calculés :

-La surface foliaire totale présente dans la strate

-La somme des projections (sur le plan horizontal) de l'ensemble des éléments foliaires présents dans la strate (notée *Sp* ci-dessus) à partir de calculs vectoriels et géométriques (détermination du coefficient de projection *G*).

-Le rapport entre cette projection et la surface horizontale de la strate donne accès à la probabilité (notée *trans* ci-dessus) pour un rayon d'être transmis à travers cette strate. Cette probabilité multipliée par le rayonnement entrant dans la strate donne accès au rayonnement total transmis ($\mu mol.m^{-2}.s^{-1}$) et donc, par différence, au rayonnement intercepté.

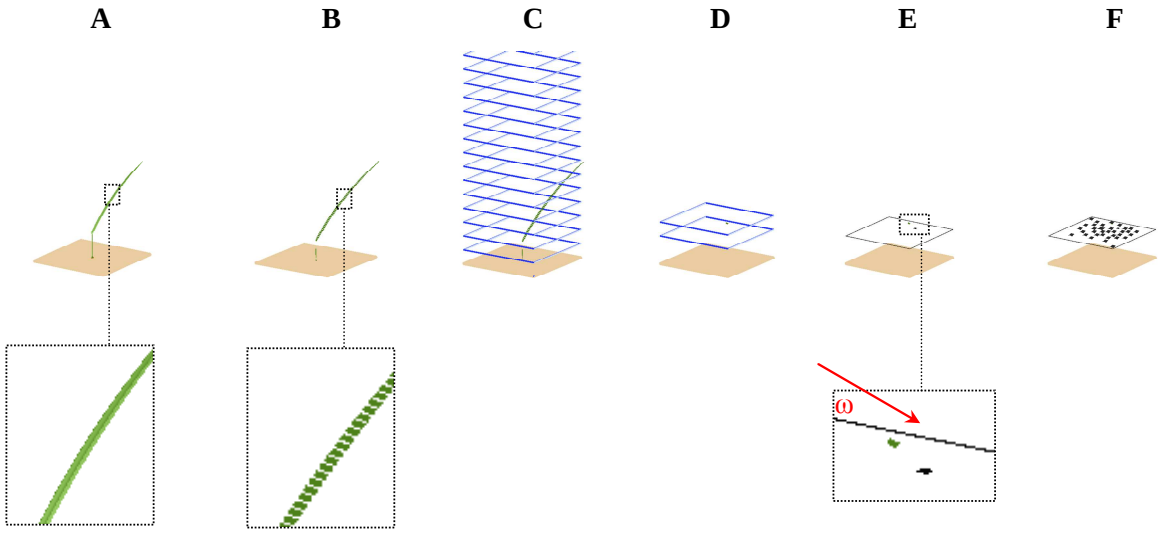


Figure IV.11. Représentation schématique des étapes de l'algorithme projectif implémenté. Chaque feuille de chaque plante (A) est décomposée en modules élémentaires (B). L'espace est verticalement découpé en strates (C). Dans chacune de ces strates (D), la projection de chaque élément foliaire est calculée (E). La somme des projections des éléments foliaires (F) donne accès à la probabilité de transmission du rayonnement à travers la strate considérée.

Sorties

La figure IV.12 présente les résultats obtenus suite au test suivant : Quatre plantes virtuelles (âgées de 420°C.j), représentant une partie d'un peuplement, ont été générées.

A partir de ce peuplement, le rayonnement transmis à chacun des niveaux résultants du découpage du profil vertical du couvert en strates de 10 mm a été calculé. Pour ne pas biaiser les calculs d'interception par des effets de bords, ces calculs ont été effectués sur un prélèvement au cœur de ce mini-couvert, correspondant à un parallélépipède de section transversale carrée (6 cm x 6 cm). Les graphiques de la figure IV.12 présentent les surfaces foliaires totales, l'indice foliaire cumulé et l'interception dans chacune des strates de 10 mm.

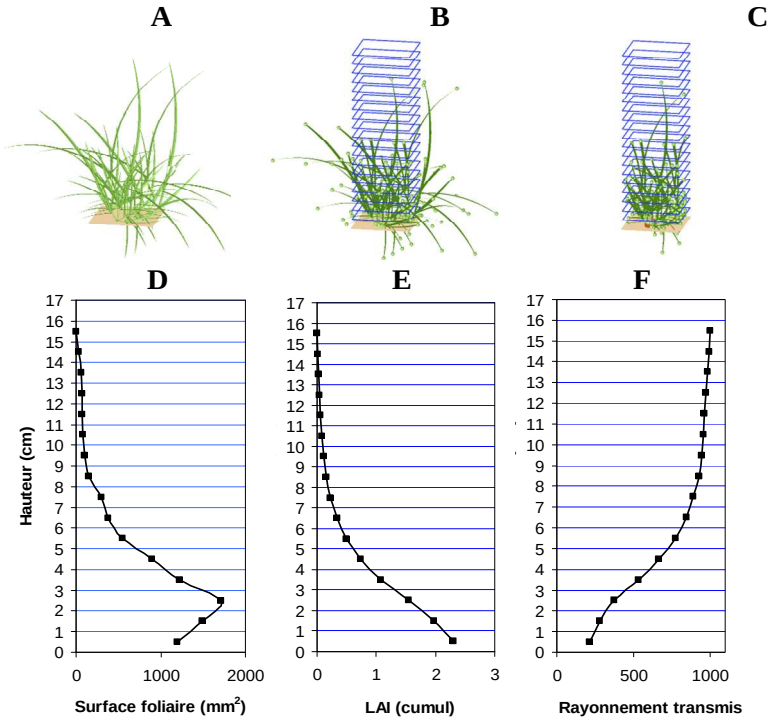


Figure IV.12. A, B, C) Sorties graphiques présentant les 4 plantes étudiées et le prélèvement effectué dans le couvert (colonne bleue) pour les calculs d'interception.
D, E, F) Représentation des caractéristiques du couvert (resp. D : surface foliaire et E : LAI) et du rayonnement transmis dans le profil vertical du couvert (F, unité arbitraire).

Le profil de la distribution verticale du rayonnement semble qualitativement similaire à des profils obtenus expérimentalement (Rhodes, 1971 ; Mahalladi, 1998). Par ailleurs, l'analyse du rayonnement transmis en fonction du LAI cumulé, correspondant à une « descente » dans le couvert, permet bien de mettre en évidence une diminution de type exponentielle, telle que décrite par la loi de Beer-Lambert (figure IV.13. ; à 620°C.j) et mesurée par Faurie *et al.* (1996). De plus, une extinction (couvert fermé) à LAI=6 est en accord avec des données bibliographiques (Simon et Lemaire, 1987).

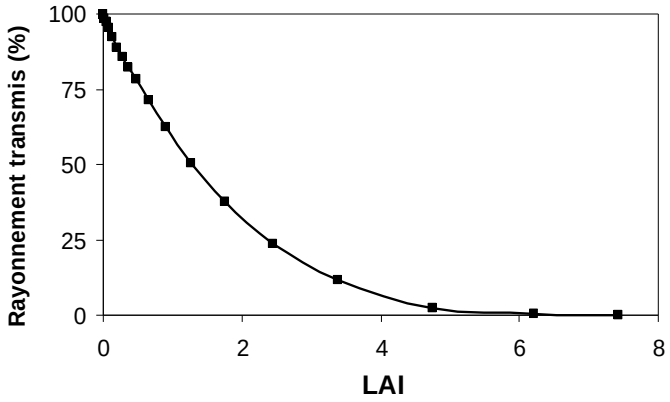


Figure IV.13.. Représentation graphique de l'évolution de la disponibilité en rayonnement en fonction du cumul de l'indice foliaire (profil vertical). Calcul réalisé sur le prélèvement décrit dans le texte, à l'aide de l'algorithme projectif simple également décrit dans le texte..

L'algorithme décrit permet de simuler qualitativement les différences d'accessibilité à l'énergie lumineuse, pour des éléments foliaires situés à des hauteurs différentes dans le couvert. La capture des gradients de disponibilité de la lumière dans les profils verticaux permet de restituer partiellement des phénomènes d'occultation et donc possiblement de compétition pour la lumière. Ainsi, à titre illustratif, la figure IV.14 présente la variation des rapports de dominance entre des individus à morphologies contrastées, en réponse aux conditions environnementales.

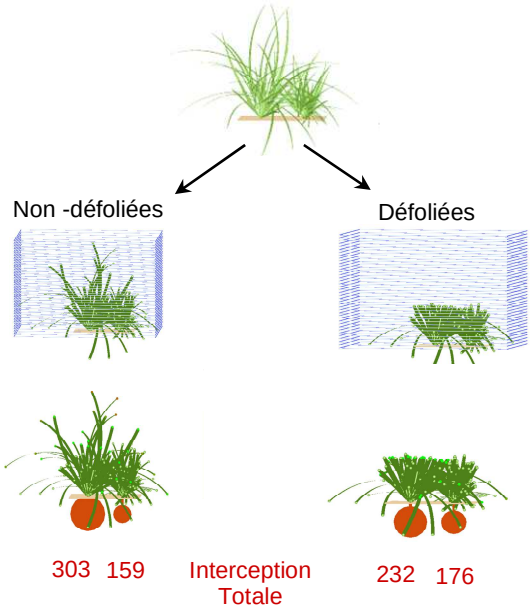


Figure IV.14. Illustration de l'interception de l'énergie lumineuse (unité arbitraires) réalisée par deux plantes juxtaposées présentant des feuilles longues (FL) et courtes (FC) en conditions non perturbées (gauche) et après une défoliation (droite). L'implémentation d'un algorithme projectif simple permet de restituer les phénomènes de variation de la compétitivité des plantes en fonction de leur architecture et des conditions de défoliation.

L'interception de deux plantes à feuilles respectivement longues (FL) et courtes (FC) a été étudiée en condition non perturbée, et suite à une coupe. En situation non perturbée la plante à

feuilles longues colonise plus d'espace et en particulier les strates supérieures du couvert. De ce fait elle capte plus de lumière, dans l'absolu et également par unité de surface. La plante FC, elle, est ombrée et possède une surface totale inférieure ce qui rend son interception moindre. En cas de défoliation en revanche, la plante à feuilles courtes est assez peu affectée du point de vue de sa surface foliaire totale du fait de l'occupation des strates inférieures du couvert et se retrouve plus exposée ; elle intercepte donc plus de rayonnement qu'auparavant et accroît sa compétitivité face à la plante FL.

2) Evaluation de l'importance du phénomène de recouvrement foliaire (clumping) chez le ray-grass

Malgré la vraisemblance qualitative des sorties décrites plus haut, la méthode employée comporte des approximations mettant en péril la précision des résultats. La principale de ces approximations est de complètement ignorer les propriétés de la distribution horizontale des éléments foliaires au sein de chaque strate, en considérant qu'ils sont répartis de manière homogène, indéterminée. A quantité de surface donnée, quelle que soit donc la disposition des éléments foliaires, l'interception calculée reste la même, même si ces derniers sont superposés (dans l'axe de la lumière). Dans la réalité, les éléments foliaires s'ombrent les uns les autres, ce qui fait diminuer l'interception énergétique totale réalisée par la plante. Ici, au delà de la perte informationnelle, la limitation la plus importante de l'algorithme implémenté semble donc être celle de l'imprécision quantitative commise sur l'interception énergétique réelle. Pour estimer cette erreur, les surfaces projetées calculées selon l'algorithme simple présenté ici (projection approximée) et selon le logiciel de référence VegeSTAR (projection réelle ; Adam *et al*., 2002) ont été comparées.

Pour ce faire, deux échantillons différents ont été employés (fig. IV.15.).

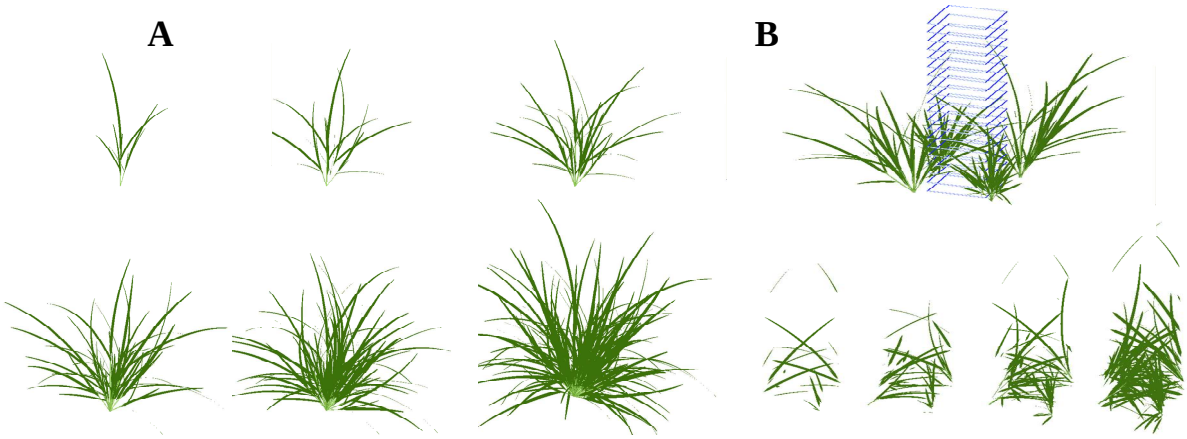


Figure IV.15. Echantillons utilisés pour estimé l'importance du phénomène de recouvrement des éléments foliaires chez le ray-grass. A) Plante virtuelle à 300, 400, 500, 600, 700 et 800°C.j. B) Prélèvement réalisé dans un mini-peuplement de 4 plantes, à 500, 600, 700 et 800°C.j

-Le premier échantillon est une plante isolée, censée présenter une distribution spatiale de ses phytoéléments déterminée (non aléatoire ; fig. IV.15.). Il s'agit donc là d'un cas manifestement hors des limites des hypothèses d'homogénéité, mais utilisé en guise de test.
-Le second échantillon est un prélèvement réalisé dans un peuplement (zone de contact entre 4 plantes), supposé présenter une distribution moins structurée des éléments foliaires (fig. IV.15.).

Dans les deux cas d'études, la projection totale de l'échantillon a été calculée selon différentes orientations solaires. Ensuite la projection séparée de chaque strate (hauteur 10 mm) a été analysée afin de déterminer ce qui, dans l'erreur commise sur le calcul de la projection totale du prélèvement, est dû au recouvrement des éléments foliaires i) au sein même de la strate ou ii) entre les strates. Ces deux catégories de recouvrement seront qualifiées ici respectivement de recouvrement intra et inter-strate. Pour calculer le recouvrement intra-strate, les maquettes tridimensionnelles ont été segmentées en portions de 10 mm et la surface projetée de chacune de ces portions a été calculée (fig. IV.16.).

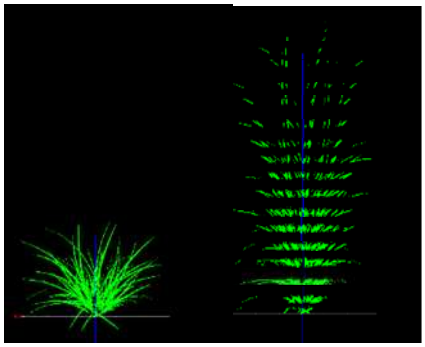


Figure IV.16.. Découpage d'une plante virtuelle de 700°C.j en « tranches » de 10 mm de hauteur pour étudier le recouvrement des éléments foliaires dans chacune de ces strates de végétation.

Le recouvrement inter-strate a été déduit par différence. Dans ce cas, la projection des éléments foliaires sur un plan placé successivement à différentes hauteurs, correspondant aux strates d'analyse, ont été calculées. Ce test correspond au calcul de la surface de projection du cumul des strates situées au dessus du plan d'étude. **La différence entre la surface projetée véritable (VegeSTAR) et la surface projetée calculée par l'algorithme projectif décrit plus haut correspond donc à la somme du recouvrement des éléments foliaires, qu'il s'agisse de recouvrement inter ou intra-strate.** Il n'existe évidemment pas de différence dans la réalité entre ces deux types de recouvrement puisqu'ils dépendent des dimensions des strates considérées. Mais il s'agit d'un artifice de calcul nécessaire pour déterminer les zones dans lesquelles le recouvrement est le plus fort et donc le plus générateur d'erreur.

Résultats

Les surfaces totales projetées au sol calculées par les deux méthodes divergent de manière importante à partir du stade de développement « 600°C.j » (soit des plantes présentant une trentaine de talles ; fig. IV.17.) pour atteindre des valeurs très significativement différentes à 800°C.j. Ainsi en situation « plante isolée » la surface projetée obtenue par l'algorithme de projection décrit ci-dessus surestime de plus de 100% la surface projetée réelle à basse élévation de la source lumineuse, et de plus de 50% lorsque la source est située en position zénithale absolue (90°). L'erreur commise pour cette élévation est encore plus marquée dans le cas du prélèvement dans le peuplement pour atteindre des valeurs trois fois supérieures aux valeurs réelles (+200%).

Il semble logique que l'élévation de la source lumineuse ait une grande importance sur la valeur des surfaces projetées. Plus l'élévation de la source est faible plus l'ombre projetée est importante, ce phénomène étant ici capturé mathématiquement par le facteur *1/sin(élévation)*. Lorsqu'un stade de développement intermédiaire est considéré (700°C.j), l'erreur commise diminue dans les élévations supérieures (fig. IV.18.) mais beaucoup moins fortement pour le prélèvement dans le peuplement que pour la plante isolée, conservant une différence de 40 cm^2 environ (fig. IV.18.).

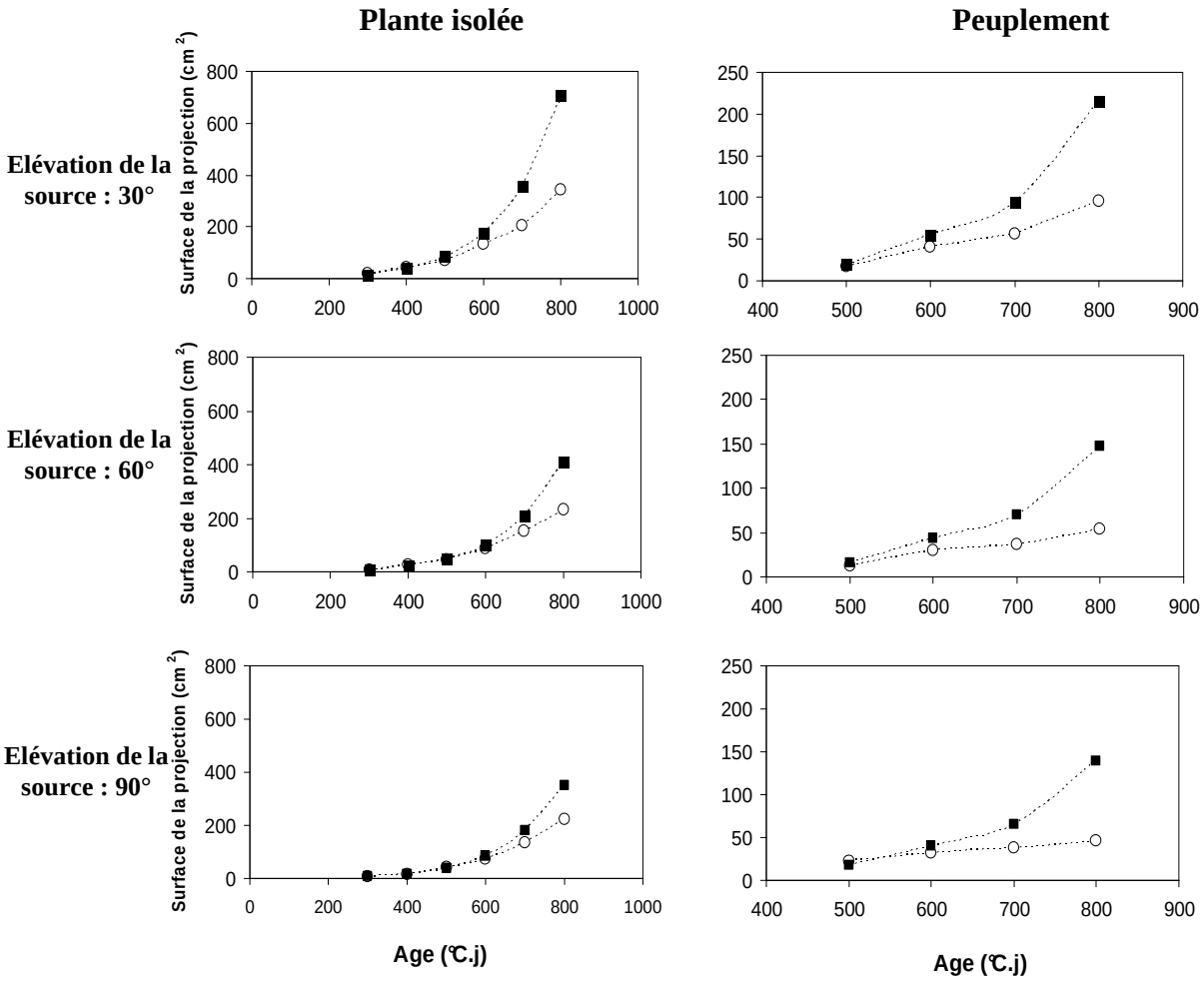


Figure IV.17. Surfaces projetées au sol des échantillons décrits dans la figure précédente, calculées avec le logiciel VegeSTAR (○) et l'algorithme projectif simple décrit ci-dessus (■). La source de lumière a été placée à trois élévations : 30°, 60° et 90° (source à la verticale de l'échantillon). Du fait de la négligence du recouvrement des éléments foliaires, l'algorithme projectif simple surestime la surface projetée des échantillons.

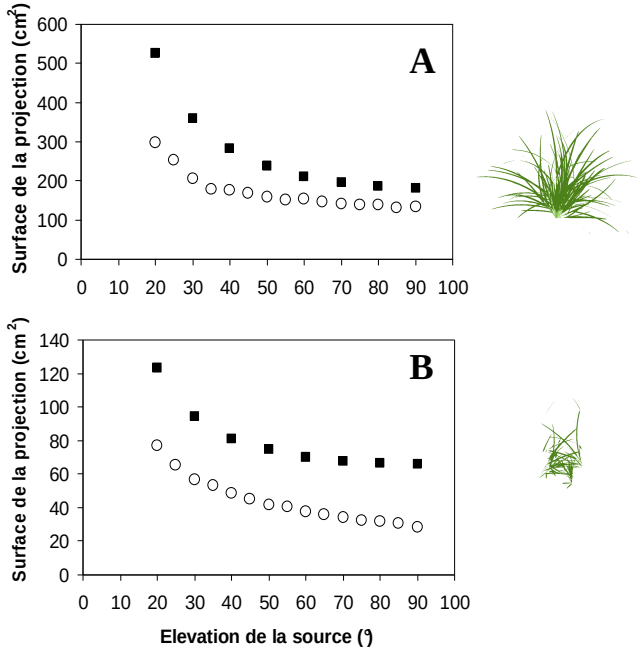


Figure IV.18. Surfaces projetées au sol d'échantillons (A : plante isolée à 700°C.j, B : peuplement à 700°C.j) calculées avec le logiciel VegeSTAR (○) et l'algorithme projectif simple décrit ci-dessus (■), en fonction de l'élévation de la source de lumière.

Lorsque les strates d'analyse sont étudiées individuellement, l'imprécision la plus grande se révèle dans les horizons inférieurs du couvert végétal, c'est-à-dire dans les strates où la quantité de surface foliaire réelle est la plus importante (entre 0 et 6 cm à partir du sol). C'est donc à dire que le recouvrement à l'intérieur de chaque strate (intra-strate) est plus important dans les strates inferieures que dans les strates supérieures (fig. IV.19.).

Lorsque les surfaces projetées cumulées des strates sont comparées il apparaît que l'imprécision commise sur le calcul de la projection totale de la plante est à la fois imputable au recouvrement intra et inter strate, 50% du recouvrement intervenant entre les strates et 50% d'une strate à l'autre à basse élévation. Pour les hautes élévations de la source de lumière, le problème réside surtout dans le recouvrement entre les strates.

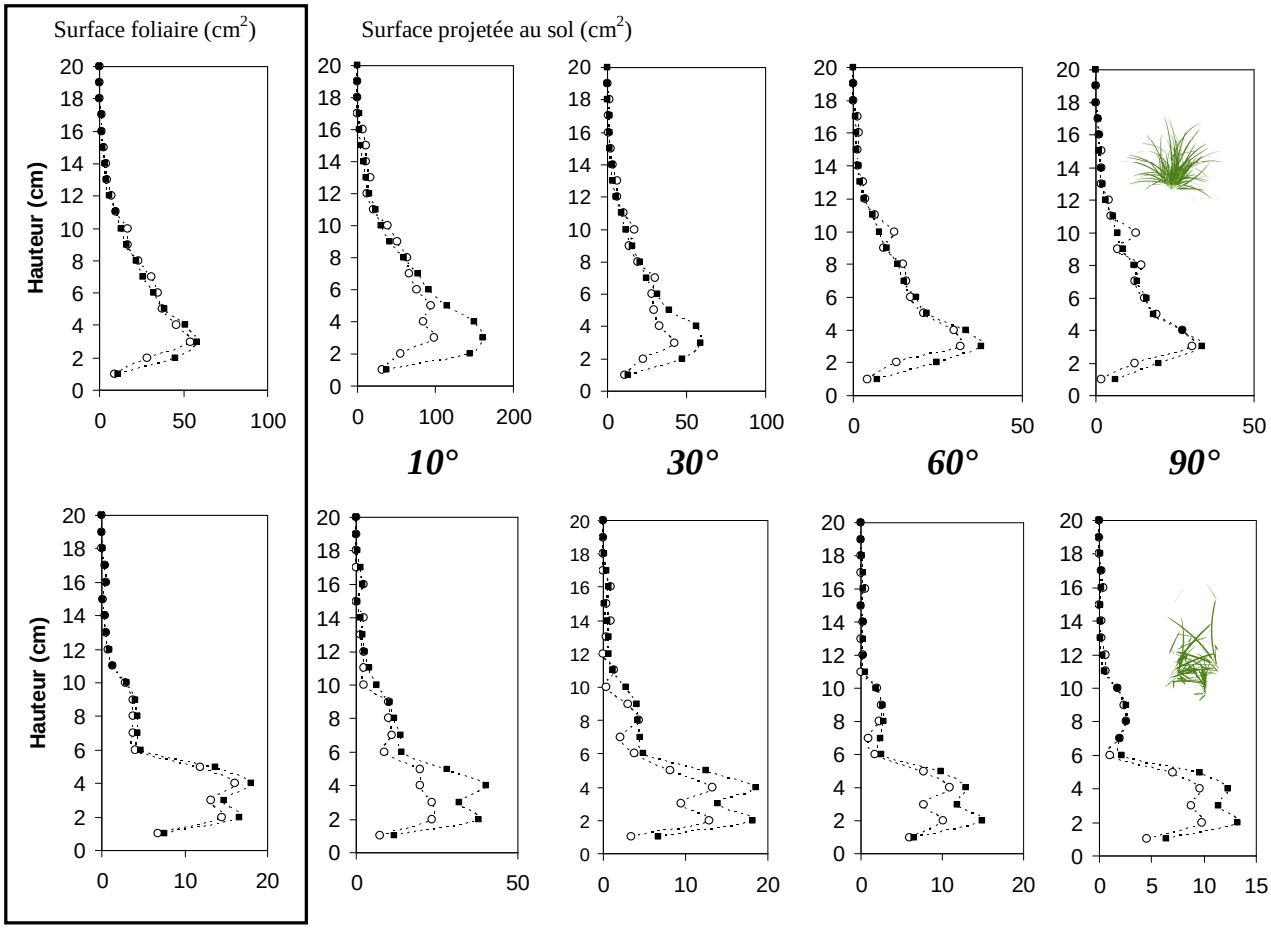


Figure IV.19. Surface foliaire réelle par strates (profils verticaux) et projection au sol de cette surface selon 4 élévations de la source lumineuse, calculée grâce au logiciel VegeSTAR (○) et l'algorithme projectif simple décrit plus haut (■). Les deux échantillons testés sont une plante isolée (700°C.j ; en haut) et un prélèvement dans un mini-peuplement (700°C.j ; en bas).

Interprétation

A partir de 600°C.j l'erreur d'estimation de la surface projetée devient très sensible pour les deux types d'échantillons analysés. Cette imprécision est due au fort recouvrement des ombres projetées des éléments foliaires dans les strates inférieures des échantillons (communément 50% de l'erreur ; fig. IV.19.).

Dans le cas des plantes isolées ce fait peut être expliqué par la structure spécifique du ray-grass, présentant une forte concentration de la surface foliaire à la base de la plante. En effet, du fait de l'émission des feuilles par des apex situés au niveau du plateau de tallage, **il y a convergence vers un point unique de l'ensemble de la surface foliaire.** Ce déterminisme fait que le postulat d'homogénéité de la dispersion des éléments foliaires est violé d'autant plus fortement que la strate étudiée est proche de ce point de convergence. La dominante verticale de l'orientation des éléments foliaires dans ces strates basales explique également le fait que l'imprécision soit plus grande pour les basses élévations de la source lumineuse.

Dans le cas du prélèvement dans le peuplement, supposément plus proche du postulat d'homogénéité, l'erreur commise est plus forte que pour les plantes isolées, indiquant que l'analogie entre le couvert végétal et un milieu dans lequel les éléments foliaires sont répartis de manière homogène est une hypothèse devant être examinée avec prudence dans le cas des graminées fourragères.

Il doit cependant être relevé qu'il s'agit ici d'un couvert virtuel, sur la base duquel des conclusions sur les propriétés des couverts réels ne peuvent être tirées aussi directement :
-Dans la réalité il est plausible que les feuilles membres du couvert se placent dans l'espace de manière à optimiser l'interception, en créant ainsi une répartition plus homogène, avec moins de recouvrement.
-Ensuite le prélèvement à été réalisé dans un carré aux quatre coins duquel avaient été placées les plantes, ce qui fait que les diagonales du carré ont été préférentiellement occupées. Il est possible que cela ait créé une situation favorable au recouvrement.
Seule l'étude de couverts réels, par digitalisation par exemple, pourrait permettre de confirmer les conclusions tirées ici

***In fine*, l'erreur est donc principalement commise dans les horizons inferieurs du couvert, à basse élévation de la source lumineuse émettrice.** Dans le monde physique réel, les éléments foliaires placés dans cette configuration (horizons inferieurs et basse élévation) capte relativement moins d'énergie que les éléments placés dans des horizons plus riches en rayonnement ou que les éléments recevant un rayonnement d'une densité énergétique plus grande (soleil à son zénith en particulier). De ce fait ces éléments foliaires contribuent pondéralement peu au bilan énergétique global – intégré sur une journée entière par exemple. Il semble donc légitime de s'interroger quant à l'amplitude de la répercussion de l'erreur quantitative commise sur l'interception sur la captation énergétique, laquelle est la variable critique pour la photosynthèse.

Un test supplémentaire à donc été réalisé. Des données météorologiques consistant en mesures du rayonnement solaire ($J.cm^{-2}$, direct et diffus) le 21 juin 2003 à Lusignan, France (45°75'N, 3°08'E), ont été employées pour calculer l'énergie totale captée par une plante isolée (700°C.j) à chaque heure de la journée (fig. IV.20).

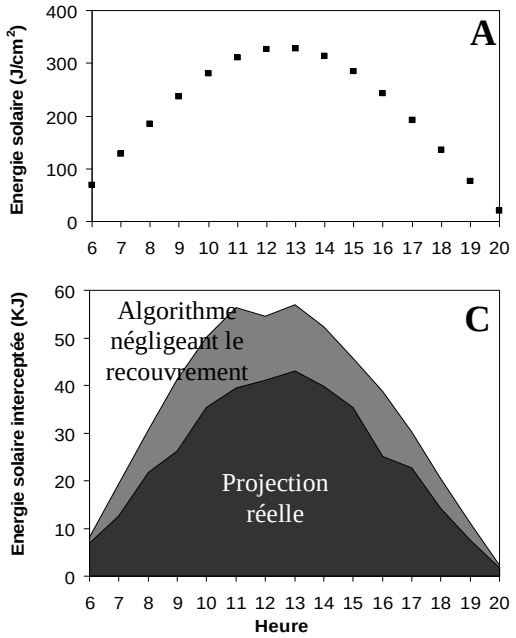


Figure IV.20. Estimation de l'énergie totale captée (C) par une plante virtuelle (B) à différentes heures (légales) de la journée (21 juin 2003) en fonction du rayonnement solaire incident (A), calculée à partir de la projection de la plante obtenue par le logiciel VegeSTAR et par l'algorithme projectif simple décrit plus haut. L'algorithme simple néglige une grande partie du recouvrement des éléments foliaires, surestimant ainsi la quantité d'énergie captée par la plante.

Il ressort de cette étude (fig. IV.20.) que l'amplitude des variations de la densité énergétique du rayonnement solaire aux différentes élévations (rapport de un à vingt) surpasse de beaucoup l'amplitude de l'erreur commise sur l'estimation de l'interception à ces mêmes élévations (rapport de un à trois au maximum). En conséquence, une erreur quantitativement faible sur l'interception lorsque le soleil est à son zénith induit une imprécision sur l'estimation de l'énergie captée beaucoup plus grande (à cause de l'amplification induite par les forts coefficients multiplicatifs) que celle induite par une erreur très forte sur l'interception aux basses élévations.

En conclusion, malgré le fait que l'algorithme implémenté reproduit partiellement l'atténuation du rayonnement dans les strates successivement traversées, il minimise très fortement l'effet du recouvrement des éléments foliaires dans le bilan énergétique global. Intégré sur une journée entière, cette sous-estimation du recouvrement engendrerait une erreur de l'ordre de 50% sur la détermination de la quantité d'énergie totale reçue par la plante. Cette erreur, en dehors du fait qu'elle peut générer des sorties peu compatibles avec le comportement de plantes réelles, peut induire des biais dans l'étude de la compétition pour la lumière. En effet, lorsque deux morphotypes contrastés sont mis en compétition pour la lumière, la surestimation de l'interception énergétique sera d'autant plus grande que la surface foliaire est concentrée, donc que la plante sera prostrée. Concrètement, la capacité d'interception et donc d'assimilation des petites plantes risque d'être surestimée.

Conclusion

Cette section a permis d'obtenir i) des résultats originaux sur la structure même de l'appareil aérien du ray-grass ii) des données d'évaluation techniques sur la capacité d'un modèle projectif simple à reproduire les transferts radiatifs dans des couverts, ou sur des plantes, de ray-grass.

Du fait de la nature cespiteuse de la touffe de ray-grass et de l'émission de l'ensemble de la surface foliaire à partir d'une zone de faible dimension, l'ensemble de la biomasse de la plante converge vers un point unique. Plus prosaïquement, les feuilles et talles de la plante

peuvent être décrites comme un faisceau jaillissant du plateau de tallage. Cette particularité de l'organisation de la plante fait que les strates inferieurs du couvert comportent des zones où la biomasse est très concentrée. Cette distribution très différenciée de la biomasse s'oppose au postulat d'homogénéité de la dispersion des éléments foliaires, nécessaire à la mise en œuvre des approches projectives sans Z-Buffer ou turbid-medium.

En conséquence, pour des plantes isolées à un stade de développement inferieur aux 600°C.j de cette étude, l'algorithme implémenté peut se révéler satisfaisant pour des manipulations exploratoires, demandant des résultats de simulation rapides et dont la précision n'est pas un facteur discriminant. Au-delà, le biais induit par le fait de négliger partiellement le phénomène de recouvrement des éléments foliaires est considérable, et justifie le recours à des méthodes de simulation des transferts radiatifs plus performantes pour pouvoir envisager de tirer des conclusions de nature agronomique.

3) Couplage du modèle de plante avec un modèle de transferts radiatifs : le modèle de radiosité hiérarchisé « nested radiosity » (Chelle et Andrieu, 1998).

L'algorithme de calcul des transferts radiatifs dans le couvert décrit dans la section précédente, reposant sur une approche projective simple, a révélé d'importantes limitations, en partie dues à la spécificité de l'organisation spatiale de la surface foliaire chez le ray-grass. Pour permettre de calculer des bilans énergétiques réalistes, un modèle plus performant a donc été adjoint au modèle de plante. Ce dernier, plus précis, inclut notamment un Z-buffer et un sous modèle de radiosité et permet donc la prise en compte des phénomènes de diffusion du rayonnement.

Au delà du gain pratique et technique que représente ce couplage, le but poursuivi est d'établir une communication du modèle de plante avec un environnement virtuel. **Il s'agit donc ici de désenclaver le modèle (fig. IV.21.) de manière à rendre possible :**
-le calcul de l'interception véritablement permise par l'architecture de la plante virtuelle
-la réintégration de cette information sur l'énergie captée dans le modèle de plante afin de conditionner l'assimilation photosynthétique et les dynamiques photomorphogénétiques, en particulier relatives au tallage (Evers *et al*., 2007).

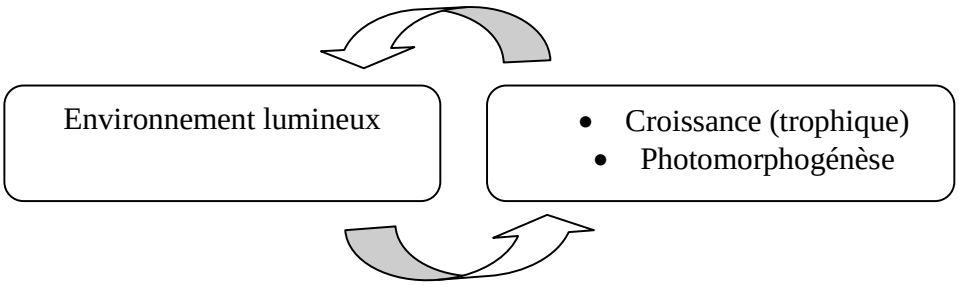


Figure IV.21. Le but ultime : une restitution mécaniste des interactions plante-environnement lumineux, permettant de simuler la compétition interindividuelle pour la lumière.

A plus longue échéance, ce couplage est une étape décisive dans la simulation des interactions entre l'environnement lumineux et le développement, permettant de reproduire des phénomènes relatifs à la compétition interindividuelle pour la lumière.

Le choix s'est porté sur l'application Caribu qui intègre le modèle de radiosité Canestra (Canopy Nested Radiosity ; Chelle et Andrieu, 1998). La spécificité de ce modèle est de jouer sur les échelles d'analyses pour en optimiser les performances en termes de temps de simulation : un algorithme projectif associé à un Z-buffer et à un calcul de radiosité permet de déterminer les transferts radiatifs locaux, tandis que la contribution des phyto-élèmements lointains est déterminée par une approche multi-couche de type turbid-medium. Depuis son couplage avec les modèles ADEL (Fournier et Andrieu, 1999) ce modèle fait référence dans la communauté scientifique de la modélisation structure-fonction, au même titre que le modèle Quasi Monte Carlo (Mech et Prusinkiewicz, 1996 ; Cieslak *et al.*, 2008). De plus, le développement de la plateforme VisuAlea (Pradal *et al.*, 2008) sur lequel ce modèle est accessible, permet son interfaçage avec les modèles de plantes de façon simplifiée.

Matériels et méthodes

Le couplage est réalisé sur la plateforme OpenAlea/VisuAlea. Cette plateforme permet la connexion de modèles (représentés par des « briques ») par l'intermédiaire d'une interface graphique, laquelle est utilisée pour créer des graphes, appelés nœuds composites (fig. IV.22.). L'établissement des liens entre les briques permet la spécification des échanges de données entre les différents composants des nœuds.

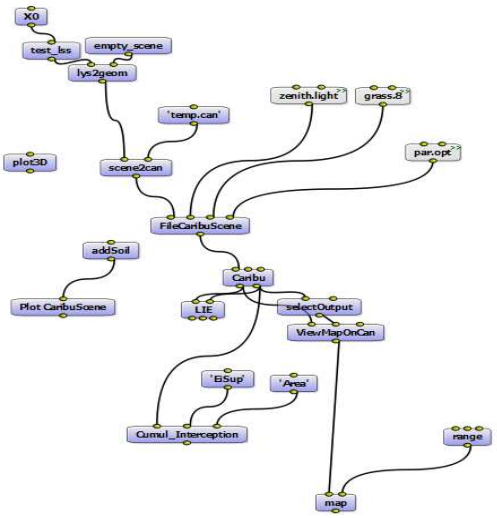


Figure IV.22. Exemple de nœud de la plateforme de modélisation Visualea. Les briques bleues représentent différents programmes. Les liens correspondent à la spécification des flux de données entre ces différents composants. L'utilisation de cette interface permet donc la communication et la collaboration de programmes séparés.

Dans le cas présent, les deux entités fondamentales devant être connectées sont i) le modèle L-oliaom codé dans le logiciel L-Studio ii) le modèle Caribu intégré à la plateforme OpenAlea. Pour les faire communiquer il s'agit de mettre en place un échange de données i) sous une forme acceptable par chacune des parties et ii) émises de manière coordonnée. En effet, à chaque fois qu'une étape de calcul de l'interception est nécessaire, le déroulement du modèle de plante doit être interrompu, l'information sur l'architecture doit être envoyée vers l'environnement lumineux, lequel doit ensuite retourner l'information sur l'interception pour que le déroulement du modèle de plante puisse reprendre. Le développement des modules de communication environnementaux (noté ?E()) dans la plateforme L-Studio permet la communication des L-Systems avec des modèles extérieurs (Mech et Prusinkiewicz, 1996). Dans ce cas la gestion de la synchronisation des flux de données et du déroulement des programmes est directement prise en charge. Cependant, dans la perspective d'une intégration du modèle de plante directement dans la plateforme Openalea/VisuAlea, qui permettra sa plus grande portabilité et donc diffusion, une méthode valorisant pleinement les fonctionnalités de VisuAlea a été favorisée.

La question de la synchronisation des programmes est gérée comme suit :
Le programme L-system est non seulement stoppé mais fermé après chaque envoi de l'information sur la structure de la plante virtuelle. Pour qu'il puisse reprendre son déroulement après les calculs du modèle Caribu, la « mémoire » de son état de développement : **la chaine L-System, est exportée** sous la forme d'un fichier au format texte *.txt. A la réouverture suivante du programme L-system, **cette chaine (Chaine.txt) est réintégrée comme « état initial du système »,** c'est à dire comme l'axiome (noté #include Chaine.txt). Le modèle de plante virtuelle peut alors reprendre son déroulement au stade précis de son arrêt.

Concernant les données échangées entre les programmes Caribu et le simulateur de plante, différentes étapes peuvent être distinguées.

Echanges plante > Caribu
Le modèle Caribu calcule les transferts radiatifs d'une maquette tridimensionnelle triangulée à partir d'un fichier de format spécifique (*.can) dans lequel sont notamment spécifiées les coordonnées tridimensionnelles de chaque primitive graphique. Pour créer ce fichier à partir du modèle de plante, un fichier intermédiaire d'exportation de la géométrie de la plante est d'abord généré. L'écriture de ce fichier (Géometrie.txt) est réalisée dans un groupe de production spécifique du programme L-system. Ce dernier reprend la décomposition des feuilles en modules élémentaires entre lesquels sont insérés des capteurs d'orientation (voir méthodologie de l'algorithme de défoliation). A chacun de ces modules inscrits dans le fichier Geometrie.txt sont associées les coordonnées de ses vecteurs directeurs et normaux, ainsi que les indices correspondant à sa généalogie (plante, talle, feuille d'appartenance).
A partir de ce fichier de spécification de la géométrie, la structure de la plante est recréée dans l'environnement graphique du logiciel PlantGL (Pradal *et al.*, 2007) par une application développée spécifiquement pour traduire le fichier Geometrie.txt en un fichier standard *.geom (Lsys_to_geom). A partir d'une scène tridimensionnelle de ce type, des utilitaires permettant la conversion en fichier *.can sont disponibles (Scene_to_can). A la fin de cette chaine de traitement, la structure de la plante virtuelle est donc disponible pour le calcul des transferts radiatifs par le modèle CARIBU, sous la forme d'un fichier énumérant l'ensemble des primitives, leurs coordonnées tridimensionnelles et leur indice généalogique.

Echanges Caribu > Plante
La sortie du programme Caribu consiste en un « dictionnaire » (*sensu* langage de programmation python) qui associe à chaque primitive son coefficient de projection sur le sol. Des applications permettant les transformations de ces données pour qu'elles soient lisibles depuis le programme L-System ont été developpées. Ces dernières convertissent ce dictionnaire en fichiers *.txt, écris comme une déclaration de tableau dans le langage L+C. Par exemple :

lumiere[1][1][61][0]=0.020795;
lumiere[1][1][60][0]=0.01369;
lumiere[1][1][59][0]=0.0135325;

Avec les chiffres entre crochets correspondant à l'indice généalogique de chacun des éléments (successivement rang de la talle, de la feuille, de la position dans la feuille et de la plante) dont le coefficient de projection est donné par l'égalité.

Ces fichiers sont lus dans le programme L-System au moment de sa réouverture, si bien que chacun des modules unitaires est en mesure d'enregistrer la surface de sa projection propre. La

somme de ces projections donne accès à la projection totale de la plante et donc à son interception.
La figure IV.23 résume les étapes et les fichiers d'échange mis en œuvre dans cette boucle.

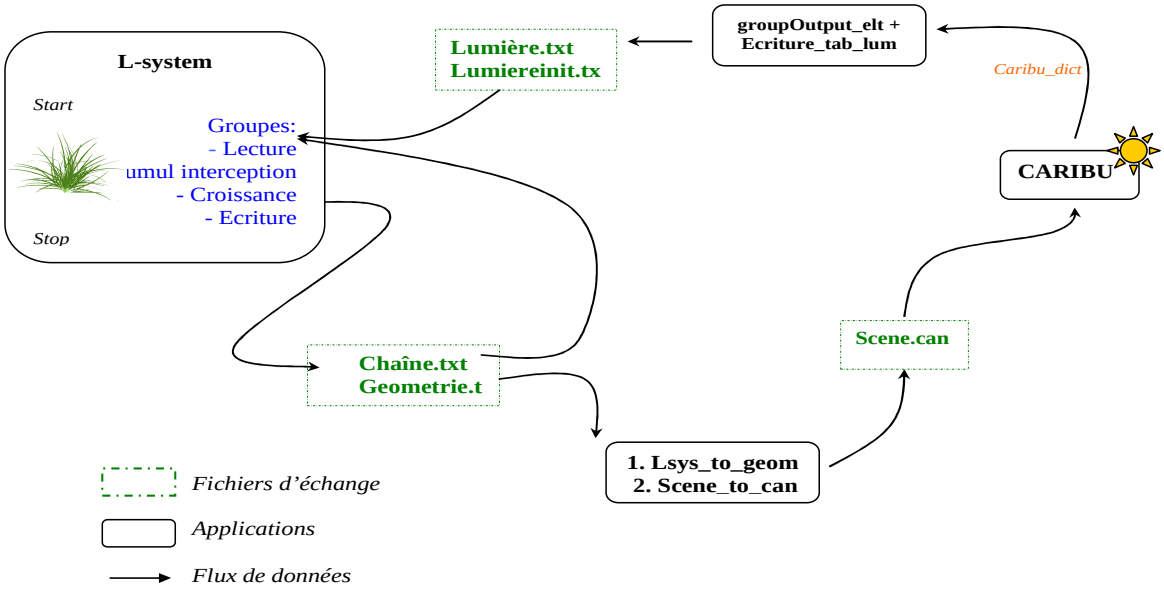


Figure IV.23. Diagramme des applications et fichiers d'échanges intervenant dans le couplage entre le simulateur L-oliaom et le modèle d'environnement lumineux CARIBU.

Sorties.

La mise en œuvre de cette boucle permet de réaliser le calcul des transferts radiatifs dans des couverts (fig. IV.24.) et d'obtenir une cartographie fine de la distribution spatiale de l'interception possible.

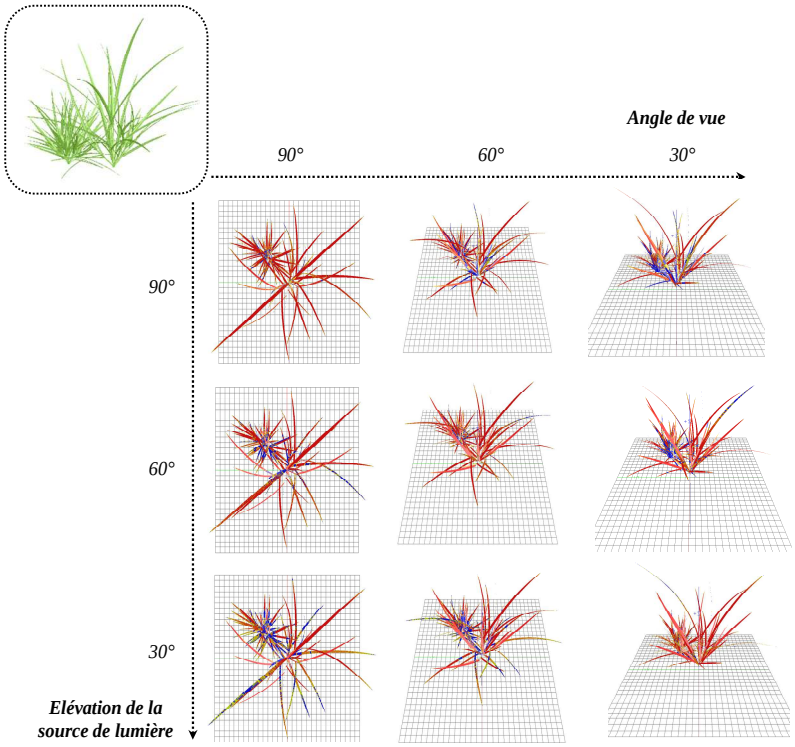


Figure IV.24. Cartographie de l'irradiance réalisée sur deux plantes virtuelles juxtaposées à l'aide de l'application Caribu, avec des sources de lumière placées à trois élévations différentes (30°, 60°, 90°). Les zones rouges figurent les éléments foliaires les plus exposés (à l'inverse des zones bleues, ombrées).

Pour s'assurer de la validité des sorties de cette boucle de calcul, les surfaces projetées totales de plantes virtuelles correspondant à quatre stades de développement (340°C.j, 440°C.j, 540°C.j et 640°C.j) calculées par la boucle décrite ci-dessus et le logiciel VegeSTAR ont été comparées (pour trois élévations de la source lumineuse 30°, 60°, 90°). Les sorties des deux applications se sont révélées quasiment identiques (Fig. IV.25 ; coefficient de corrélation de 99%). La boucle de couplage développée ici représente donc un progrès très significatif par rapport au modèle projectif simple présenté en IV.B.2.

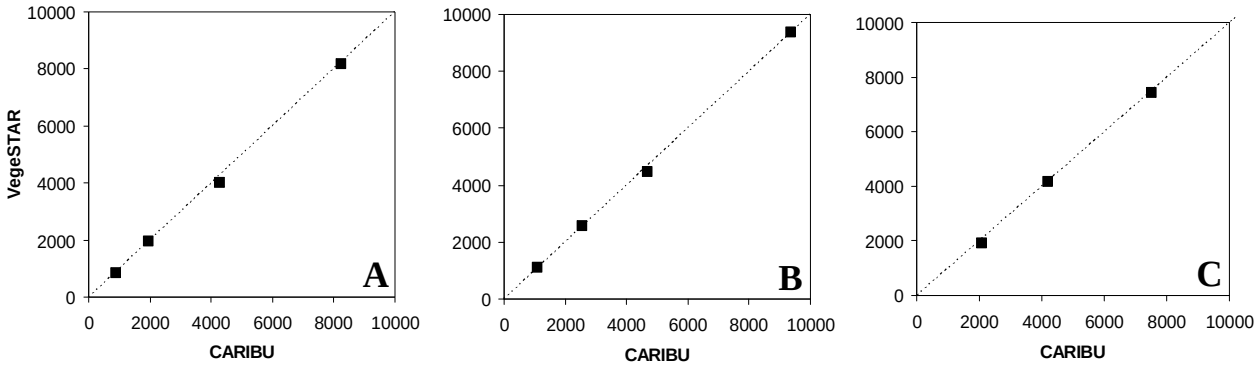


Figure IV.25. Comparaison des calculs de projection de plantes virtuelles (mm^2) à quatre stades de développement (340, 440, 540, 640°C.j ; le stade 640°C.j ne figure pas sur C)(échelle) et selon trois élévations de la source lumière (A : 30°, B : 60°, C : 90°), réalisés par l'application VegeSTAR et la boucle décrite plus haut.

Il doit cependant être noté qu'une des limitations techniques de cette boucle est sa présente incapacité à considérer les gaines dans les calculs d'interception. Il peut s'agir d'un facteur limitant non négligeable demandant à être corrigé. Cependant les comparaisons des surfaces projetées révèle qu'il ne s'agit pas là d'une limite de nature à invalider les sorties.

La seconde limitation de cette boucle est le temps de « calcul » nécessaire pour réaliser une simulation. La majeure partie de ce temps est en fait consacrée aux étapes d'ouverture, écriture, lecture des fichiers de transfert. Ce problème pourrait être solutionné par le recours à des flux de données. Cette boucle est donc perçue comme une solution technique provisoire permettant de mettre en place des expérimentations virtuelles plutôt que comme une solution de couplage définitive.

In fine, cette boucle se révélant opérante malgré les limitations évoquées ci-dessus, cette dernière a été employée dans le cadre d'études des rapports entretenus entre l'organisation spatiale des plantes virtuelles et leur interception, pour l'analyse de sensibilité décrite au III.C.3 ainsi que dans la section expérimentale qui suit.

C) Caractérisation des propriétés de la récolte et du résidu lors de la coupe

1) Introduction

La valeur d'usage agricole des prairies réside en la quantité et en la qualité de la biomasse récoltée par défoliation. La pérennité de la composition et de la productivité des peuplements végétaux est par conséquent un élément capital dans l'établissement de cette valeur d'usage. Au fil des cycles d'exploitation, la pression de défoliation opère une sélection sur la base de la capacité de résistance des individus, et affecte donc la composition des peuplements. L'aptitude, pour un individu, à surmonter la contrainte de défoliation dépend d'une multitude de facteurs. La surface foliaire résiduelle après défoliation, notamment, est un caractère majeur dans la détermination de la capacité de refoliation de la plante, et donc de sa capacité à perdurer dans le peuplement (Rhodes, 1971). Le choix de l'intensité de la défoliation, c'est à dire de la hauteur de coupe, résulte donc d'une tension entre l'intérêt de l'exploitant pour les propriétés quantitatives du prélèvement et le maintien d'une capacité d'interception du rayonnement (après coupe) suffisante pour assurer la survie et la compétitivité des individus. Or, ces deux paramètres ne répondent pas de manière symétrique à la hauteur de coupe. En effet, pour une hauteur de coupe donnée, la totalité de la biomasse située au dessus du plan de coupe est utile pour le prélèvement. En revanche, du fait de l'organisation spatiale de l'appareil aérien du ray-grass, décrite dans la section précédente, caractérisée par un fort recouvrement de la surface foliaire à la base de la plante, **seule une fraction de la surface foliaire résiduelle est efficace pour intercepter le rayonnement lumineux incident.**

Dans cette section, une étude exploratoire à été mise en place afin de caractériser les relations entretenues entre l'organisation spatiale des items végétaux et les propriétés i) du prélèvement et ii) du résidu. Il est bien entendu réducteur de se borner à seulement deux paramètres pour juger des performances d'un régime architectural, mais cette étude ne se prétend pas à visée agronomique mais purement expérimentale. Le but de cette expérimentation virtuelle, en particulier, est de déterminer s'il existe une hauteur pouvant correspondre à ce qui sera qualifié de « point de compensation », c'est-à-dire une hauteur de coupe à partir de laquelle toute élévation supérieure du plan de coupe ne sera plus rentable, pour ce qui est de l'interception du résidu, par rapport à la perte consentie sur le prélèvement.

Matériels et méthodes

Des plantes virtuelles présentant des architectures contrastées ont été générées (fig. IV.26). La plante de référence est une plante identique à celle décrite en III.B.1 (paramétrage détaillé dans le tableau III.1.).

Le déploiement architectural de cette plante de référence à ensuite été modulé de manière à obtenir 6 autres plantes :

-Deux plantes avec le même principe d'organisation géométrique mais de dimensions différentes. Ces plantes ont été obtenues par adjonction d'un facteur mutliplicatif *C* (respectivement 0,75 et 1,5) à la fonction *PotCroiss* tel que décrit en III.C.1, de façon à obtenir i) une plante avec des petites feuilles et un grand nombre de talles et ii) une plante présentant un nombre réduit de grandes talles.

-Quatre plantes présentant la même surface foliaire totale que la plante de référence mais disposant cette surface de façon différente dans l'espace. Ces plantes ont été obtenues par variations de caractères géométriques de la plante de référence ; l'angle d'insertion des limbes et

l'angle de divergence des talles. Dans les deux cas, une plante à port prostré (respectivement Ins. 70° et Div. 50°) et une plante à port érigé (resp. Ins. 10° et Div. 10°) ont été créées.

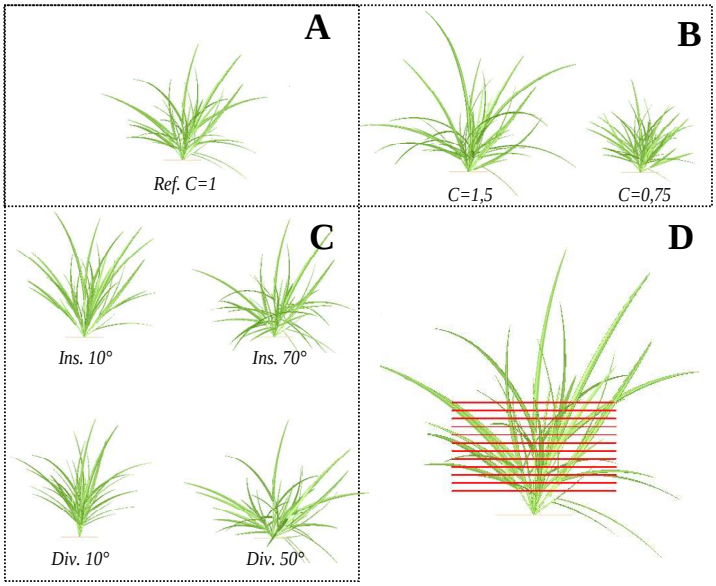


Figure IV.26. Plantes virtuelles (à 600°C.j) utilisées pour étudier les relations entre l'architecture des individus, les propriétés du prélèvement et l'interception du résidu, lors d'un événement de coupe. 6 plantes ont été générées par modulation du déploiement de l'architecture d'une plante de référence (A ; Ref. C=1). Dans le premier cas (B), les dimensions de la plantes ont été modifiées (C=1,5 et C=0,75). Dans le second cas (C), la surface foliaire totale de la plante de référence a été conservée mais les propriétés géométriques – angle d'insertion des limbes et de divergence des talles – ont été changés (Ins. 10°, Ins. 70°, Div. 10°, Div. 50°).
D présente les 12 hauteurs de coupe testées, de 15 à 70 mm, tous les 5 mm.

Traitement

Ces 7 plantes ont été défoliées à 12 hauteurs différentes, de 15 à 70 mm tous les 5 mm, et ce à 6 stades de développement successifs, correspondant à des plantes âgées de 500°C.j à 1000°C.j (tous les 100°C.j). A partir de cette défoliation ont été comparées d'une part la quantité de surface foliaire totale prélevée (qui reflète la quantité de biomasse prélevée) et d'autre part la surface projetée du résidu de l'appareil aérien de la plante dans l'axe du rayonnement incident, qui correspond à l'interception de la lumière. A ce stade, seule l'interception du rayonnement provenant de la verticale absolue a été évaluée, considérant qu'en peuplement dense la contribution énergétique du rayonnement provenant de la verticale est la plus importante pour les résidus (même s'il ne provient dans la réalité jamais exactement de la verticale absolue en Europe). Cette interception directionnelle est de toute manière ici utilisée à titre d'indicateur, pour mieux comprendre l'articulation entre le principe d'organisation géométrique de la plante et l'établissement des propriétés de la récolte et du résidu, plutôt que comme un révélateur de l'interception réelle.

2) Exploration : le rôle prépondérant du degré de concentration de la surface foliaire

La figure IV.27 présente l'évolution de la surface totale prélevée et de la projection du résidu lorsque la hauteur de coupe est progressivement augmentée, pour les 7 types de plantes employées, lorsqu'elles sont âgées de 800°C.j.

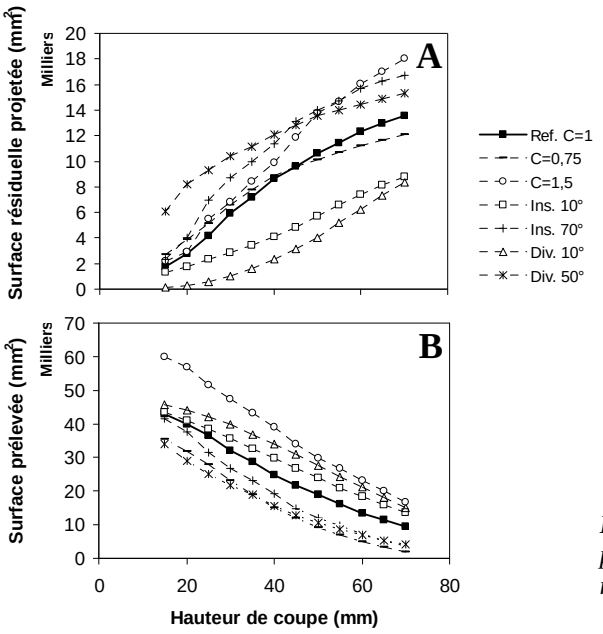


Figure IV.27. Evolution de la surface prélevée et de la projection de la surface résiduelle des sept morphotypes testés, pour 12 hauteurs de coupe.

Tendance générale

Il apparaît que les variations de la surface prélevée et de la projection du résidu sont très asymétriques lorsque le plan de coupe est placé de plus en plus haut. Ainsi, à mesure de l'élévation du plan de coupe, la quantité de surface prélevée diminue de façon d'abord linéaire puis s'amortit. L'interception, elle, augmente en suivant une tendance plutôt logarithmique, c'est-à-dire en évoluant vers une forme de saturation.

Influence de l'architecture des individus

Plus la plante est érigée et plus le prélèvement est important. Cependant, ce prélèvement se fait au détriment de l'interception qui est faible du fait de l'orientation verticale des éléments foliaires. Il doit être souligné ici encore une fois que l'interception est calculée pour une lumière provenant de la verticale, ce qui pénalise davantage les plantes présentant une géométrie à dominante verticale.

Il ressort également que la plante de grande dimension (C=1,5) est celle qui est la plus productive, c'est-à-dire qui permet le prélèvement le plus important, mais également celle qui intercepterait le plus d'énergie. Par opposition, la plante de petite dimension, de type gazonnant (C=0,75), n'intercepte pas plus de lumière que la plante de référence, mais est nettement moins productive (-60%) puisque la majorité de sa biomasse est disposée près du sol, si bien qu'elle échappe au prélèvement.

Degré de concentration de la biomasse

L'ensemble de ces résultats peuvent être expliqués par la géométrie de la plante, et en particulier par le phénomène de concentration de la surface foliaire à la base de l'appareil aérien. En effet, si le rythme d'augmentation de l'interception réalisée par le résidu ralentit fortement pour les hauteurs de coupe élevées, c'est parce que l'efficience d'interception de la lumière (proportion de la surface totale qui capte effectivement du rayonnement) ne peut que se stabiliser, puisque les éléments foliaires finissent irrémédiablement par se recouvrir. Lorsque les efficiences d'interception (LIE ; calculée comme le rapport de la surface projetée et de la surface totale) des résidus de différentes plantes sont mesurées, il apparaît que plus la plante vieillit et plus la LIE diminue, ou tend pour le moins vers la stabilisation. Le processus est d'autant plus

marqué que la plante présente une concentration forte de la surface foliaire (fig. IV.28.), comme dans le cas de la plante *C*=0,75, qui présente un nombre très élevé de talles dans un volume restreint. En vieillissant, la LIE du résidu de cette plante passe ainsi de 40% à 20%, alors que la LIE du résidu de la plante *C*=1,5, qui colonise plus d'espace et repartit mieux sa surface, passe de 40% à 30%.

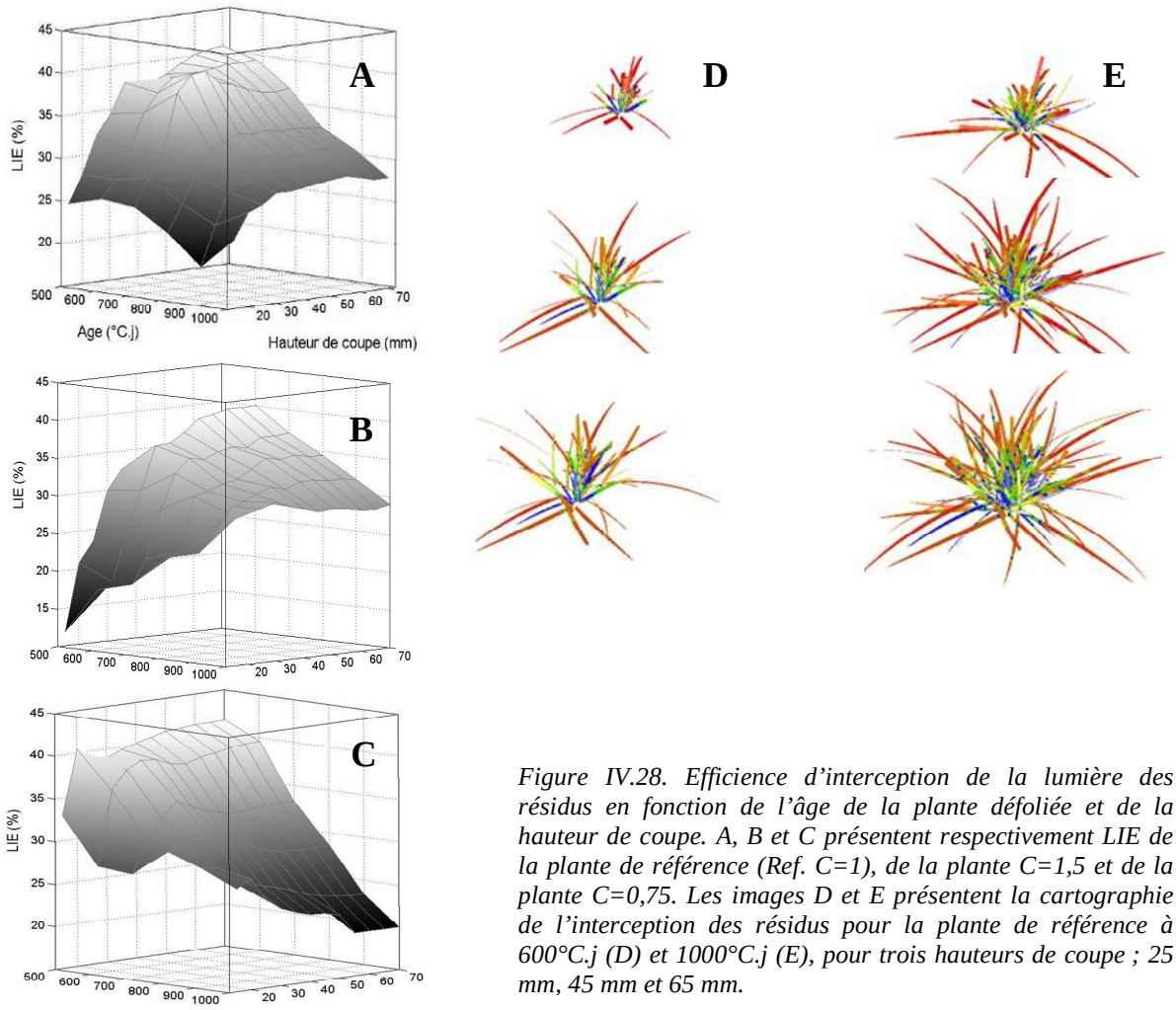


Figure IV.28. Efficience d'interception de la lumière des résidus en fonction de l'âge de la plante défoliée et de la hauteur de coupe. A, B et C présentent respectivement LIE de la plante de référence (Ref. C=1), de la plante C=1,5 et de la plante C=0,75. Les images D et E présentent la cartographie de l'interception des résidus pour la plante de référence à 600°C.j (D) et 1000°C.j (E), pour trois hauteurs de coupe ; 25 mm, 45 mm et 65 mm.

Il ressort des rapports entretenus entre les propriétés du prélèvement et celles du résidu, que le **choix de la hauteur de coupe doit résulter d'un compromis entre une hauteur qui favorise la récolte sans trop pénaliser l'interception du résidu.** Dans la suite de cette étude ont ainsi été comparées les variations relatives de l'interception et de la surface prélevée lorsque la hauteur de coupe est augmentée. Dans un premier temps ont été mesurés les coefficients par lesquels sont multipliés les deux paramètres (interception et surface prélevée) lorsque le plan de coupe est placé à différentes hauteurs, par rapport à la situation la plus productive, c'est à dire avec une coupe à 15 mm. En d'autres termes, il a été mesuré par combien est divisé le prélèvement lorsque la coupe est réalisée à *X* mm par rapport à une coupe à 15 mm. La figure IV.29 présente ces coefficients de variation pour une plante de référence et pour une plante de grande dimension (*C*=1,5). Dans cette figure, il apparaît ainsi que passer d'une hauteur de défoliation de 15 à 45

mm, pour une plante de référence de 800°C.j, induit une division par 2,16 de la surface totale prélevée, mais permet de multiplier l'interception résiduelle par 5,3.

Le profil en pince

Le couple formé par les coefficients de variation du prélèvement et de l'interception du résidu présente un profil typique en « pince ». Ce profil est relativement conservatif dans ses tendances lorsque la plante vieillit. En revanche il varie d'une plante à une autre. La forme générale de cette « pince » semble donc dépendre plutôt du principe d'organisation général de l'appareil aérien. Dans tous les cas le profil de la plante de référence présenté dans la figure IV.29 est plus caractéristique que celui plus « linéaire » de la plante de grande dimension (*C*=1,5). Il doit cependant être noté qu'il s'agit d'un mode de représentation uniquement opérant pour des morphotypes qui ne développent pas des comportements extrêmes. Ainsi, les formes d'architectures très érigées par exemple présentent une interception résiduelle tellement faible à 15 mm que les coefficients multiplicatifs dans les hauteurs de coupe supérieures deviennent trop importants pour être signifiants.

Du fait de l'existence du profil en pince, il existe une zone, dans les hauteurs de défoliation basses, dans laquelle une diminution faible du prélèvement est associée à une augmentation forte de l'interception. Cette différence des coefficients de variation passe par un maximum avant de diminuer. Pour toute plante et toute organisation spatiale, il existe par conséquent une hauteur de coupe pour laquelle la différence entre la variation de l'interception et du prélèvement est maximale. Ainsi pour une plante de référence de 900°C.j, dans la figure ci-dessous, une coupe à 50 mm induit une perte de 50% de la surface pouvant être prélevée par une coupe à 15 mm, mais permet une augmentation de 680% de l'interception.

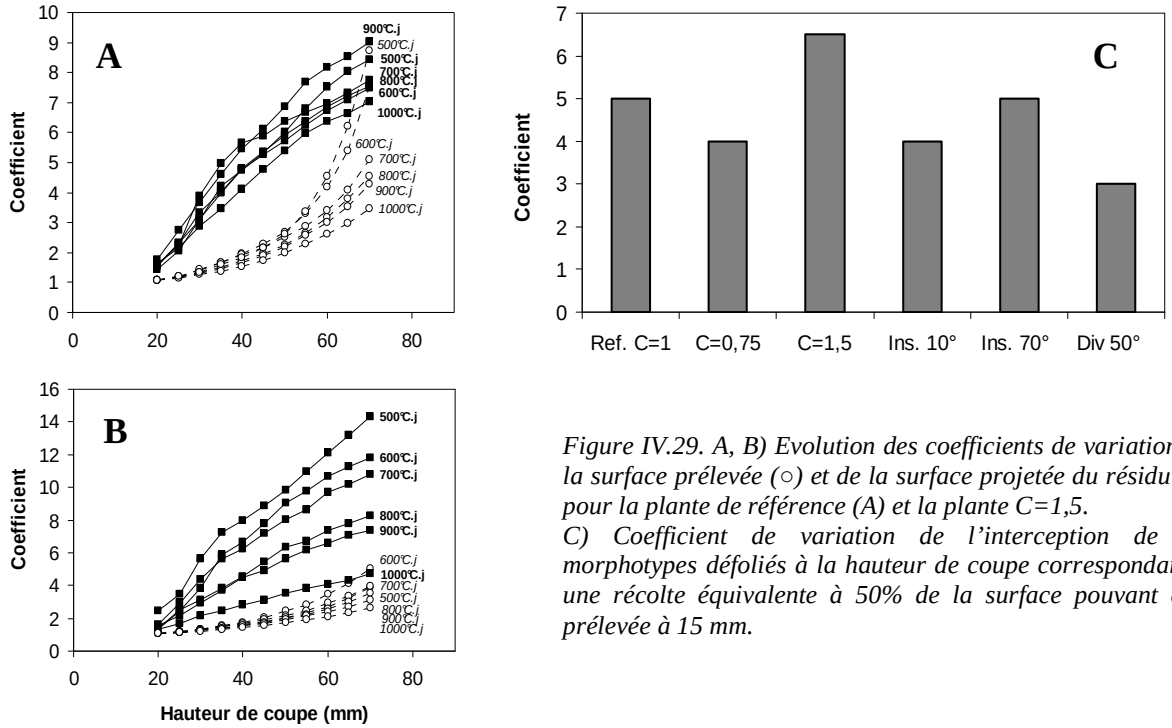


Figure IV.29. A, B) Evolution des coefficients de variation de la surface prélevée (○) et de la surface projetée du résidu (■) pour la plante de référence (A) et la plante C=1,5.
C) Coefficient de variation de l'interception de six morphotypes défoliés à la hauteur de coupe correspondant à une récolte équivalente à 50% de la surface pouvant être prélevée à 15 mm.

Il ressort également de ce profil que pour un régime architectural donné, il existe une hauteur de coupe à partir de laquelle toute augmentation de la hauteur devient inefficiente puisque l'augmentation de l'interception ne justifie plus la diminution de la quantité de biomasse récoltée.

Pour la plante référence, il est ainsi possible de doubler interception entre 25 et 35 mm alors que perte en biomasse n'est que l'ordre de 20%. En revanche, entre 60 et 70 mm, 50% de la biomasse récoltée est « perdue », pour une augmentation d'interception de 5% seulement. Au final **il existe donc un point limite à partir duquel la perte de surface prélevée, qui peut se justifier comme un investissement sur pied pour assurer la refoliation, n'est plus rentable.**

Le rapport général entre interception du résidu et prélèvement est variable en fonction de la structure de la plante. La figure IV.29 présente ainsi le coefficient de variation de l'interception du résidu lorsque la coupe est réalisée à la hauteur qui permet de récolter 50% de la surface récoltable à 15 mm. La plante très érigée (Div.10°) n'est pas présentée puisque les résultats sont faussés par la très faible surface du résidu à une hauteur de coupe de 15 mm. Les coefficients de variation de l'interception sont différents pour les différents types de plantes, pouvant varier du simple au double. Ceci illustre le fait qu'une hauteur de coupe donnée peut favoriser ou limiter la compétitivité d'un individu par rapport à ses voisins, en fonction de leurs morphologies.

3) Exploration : détermination d'un point de compensation

L'ensemble des informations collectées ci-dessus suggèrent qu'il peut exister un « point de compensation », c'est-à-dire une hauteur de coupe à partir de laquelle toute perte de surface prélevée, par rapport à la hauteur de coupe inferieure, n'est plus compensée par un gain au moins aussi important sur l'interception du résidu.

Les variations relatives de la surface prélevée et de l'interception du résidu ont cette fois été comparées de proche en proche, à hauteur de coupe donnée par rapport à la précédente. Concrètement, il s'est agit de déterminer quelle était le gain réalisé sur l'interception et la perte sur le prélèvement lors d'une coupe à 35 mm par rapport à 30 mm, ou bien à 45 mm par rapport à 40 mm. La figure IV.30 présente les profils typiques d'évolution des ces variations (plante de référence à 800°C.j). Dans ce cas spécifique, une coupe à 35 mm permet une augmentation de 20% de l'interception par rapport à une coupe à 30 mm, alors que la perte de surface prélevée s'élève à 10 % environ. **Le point de compensation correspond à la hauteur de coupe à laquelle** les courbes se croisent, et au delà de laquelle **toute perte de surface sera associé à un gain quantitativement inferieur sur l'interception.** Toute augmentation de la hauteur de coupe au delà du point de compensation est donc très peu justifiée.

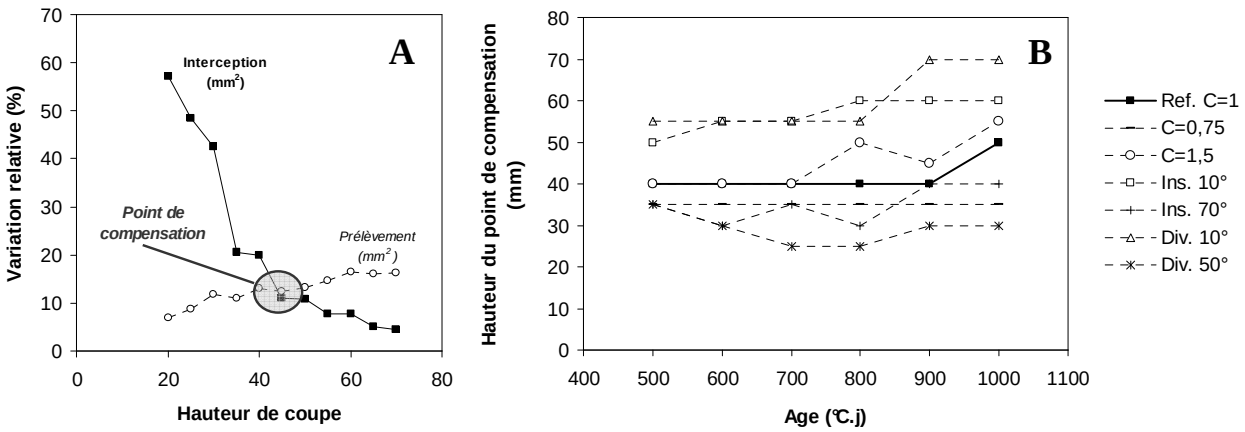


Figure IV.30. A) Exemple typique (ici pour une plante de référence à 800°C.j) des variations relatives de l'interception du résidu (exprimée en surface projetée ; ■) et de la surface prélevée (○) à différentes hauteurs de coupe. Pour tout morphotype, il existe un point de compensation au delà duquel toute élévation de la hauteur de coupe engendre une perte en prélèvement supérieure au gain réalisé sur l'interception du résidu.
B) Hauteur du point de compensation pour les différents morphotypes testés.

L'analyse de la hauteur de coupe correspondant au point de compensation des différents morphotypes (fig. IV.30.) en révèle une variabilité assez importante en fonction de l'organisation spatiale des plantes. Des plantes de surfaces identiques mais dont la géométrie est contrastée présentent ainsi des points de compensation à des hauteurs pouvant varier du simple au double. Cette hauteur varie moins lorsque les plantes vieillissent, bien qu'ayant tendance à logiquement augmenter à mesure que la plante grandit. **Les différences de hauteurs des points de compensation pourraient être des critères utiles à la compréhension des relations de compétitivité et de dominance entre les individus en peuplements.** Cependant, il ne s'agit là encore que d'un critère d'analyse qu'il peut être dangereux d'interpréter directement. Il convient en effet de prendre en compte l'organisation générale de la plante avant toute conclusion. Par exemple dans le cas d'une divergence de 10° (Div. 10°), soit donc dans le cas d'une plante très érigée, le point de compensation n'est atteint que pour des hauteurs de coupe élevées (au delà de 50 mm) parce que l'interception du résidu étant très faible, des augmentations relatives fortes de l'interception peuvent être obtenues facilement sans pour autant avoir une perte en prélèvement très importante. Cela ne signifie pas pour autant que cette interception serait suffisante à la plante pour survivre.

4) Exploration : conclusion

En conclusion, cette étude exploratoire révèle que du fait des caractéristiques intrinsèques de la morphogénèse du ray-grass, l'interception du résidu et le prélèvement de la surface foliaire suivent des tendances différentes en réponse à la hauteur de coupe. **Les profils de variation de ces deux critères sont relativement stables lors du développement de la plante et semblent en conséquence découler du principe général d'organisation de la plante, et en particulier du degré de concentration de la surface foliaire à la base de la plante.**
Pour toute tentative de compréhension de l'impact de la morphogénèse sur la valeur d'usage, il peut être intéressant d'analyser le point de compensation propre des morphotypes considérés, c'est-à-dire la hauteur de coupe à partir de laquelle toute perte de biomasse en récolte n'est plus compensée par un gain en interception, et ne semble donc plus justifiée.

V. DISCUSSION

Les objectifs des travaux entrepris pour ce travail de thèse étaient i) de développer un simulateur de la morphogénèse aérienne du ray-grass ii) de tester l'utilité de règles d'auto-régulation dans cette perspective iii) de vérifier la plausibilité des processus d'auto-régulation et enfin iv) de développer des applications permettant d'étudier les contraintes spécifiques de défoliation et de compétition pour la lumière dans les peuplements prairiaux.

A) Pertinence d'un simulateur pour la compréhension de la morphogénèse aérienne du ray-grass et de sa relation à la valeur d'usage agricole des prairies.

La simulation permet de tester des hypothèses sur mode alternatif par rapport à l'expérimentation *in vivo*. En lieu et place de l'observation des réponses des systèmes vivants à nos questionnements, l'intérêt du simulateur est d'offrir la capacité à sélectionner des idées directrices sur la base de leur plausibilité, révélée lorsqu'elles sont actionnées. Cet outil permet également de tester des hypothèses de façon beaucoup plus rapide que l'expérimentation réelle. **Le simulateur, s'il a une forte dimension utilitaire, à donc un rôle qui dépasse la technique pour lui conférer une fonction épistémologique propre,** comme cela a été démontré dans le cadre de l'étude des prairies. Dans le cas présent, le modèle L-oliaom appartient à une catégorie particulière ; il s'agit d'un « *simulateur* » de la « *morphogénèse* » de type « *structure-fonction* ». Chacun de ces trois termes désigne des aptitudes distinctives.

Quelques applications ont permis de démontrer qu'un simulateur - en tant que tel - de la morphogénèse aérienne du ray-grass, permet d'atteindre des problématiques inaccessibles à l'expérimentation traditionnelle. Il a par exemple été démontré que dans le cadre paradigmatique d'une autorégulation de l'architecture, l'augmentation du tallage consécutivement à une coupe semble difficilement explicable par l'augmentation du nombre de sites. Il s'agit d'un cas illustrant typiquement l'intérêt de la reconstitution - virtuelle - de comportements supposés, permettant de répondre à des questions impossibles à aborder par l'expérimentation du système réel du fait de la connexion des dynamiques en jeu.
De la même manière, la reconstitution explicite du développement morphologique de la plante, avec la possibilité de générer des architectures contrastées, a permis de dégager un critère organisationnel important de l'appareil aérien : la concentration de la surface foliaire à la base de la plante. Ce caractère structure fortement la capacité d'interception énergétique de la plante, ainsi que l'articulation entre prélèvement et interception résiduelle après une coupe, du fait du positionnement du point de compensation.
Enfin le test de l'hypothèse d'auto-régulation, connectant de manière directe les dynamiques structurales et fonctionnelles, illustre l'intérêt de disposer de simulateurs structure-fonctions. Sans cette interdépendance il aurait été impossible de générer automatiquement la morphologie des plantes virtuelles par émergence, sur la base du jeu récursif des fonctions de détermination des propriétés foliaires en fonction de l'état architectural de la plante. Cependant, pour que le simulateur développé prenne sa pleine dimension de modèle structure-fonction, il faudrait que l'interaction de la plante avec son environnement soit poussée plus avant. La priorité consiste ici en la restitution du processus d'assimilation-photosynthèse-allocation en fonction de l'environnement lumineux local, afin de conditionner la croissance.

In fine, certaines questions comme celle de l'auto-organisation ou bien celle de la déconnexion des processus morphogénétiques relatifs au tallage n'auraient pas pu être abordées par d'autres techniques. D'autres questions comme l'analyse structurale de la plante et de l'impact de la coupe

auraient pu être approchées par d'autres moyens de reconstituer des maquettes informatiques tridimensionnelles de l'appareil aérien de la plante, comme la digitalisation. Il s'agit cependant d'une technique qui, si elle peut sembler plus exacte, comporte de sérieuses limites. Tout d'abord les temps d'acquisition des informations géométriques sont extrêmement longs ; pour des touffes comportant parfois plus de 100 talles, il est techniquement inenvisageable de procéder à l'enregistrement des coordonnées spatiales de chacun des organes. De plus, la digitalisation ne permet de rendre compte que des parties visible de la plante et n'est en aucun cas en mesure de permettre la reconstitution dynamique du déploiement architectural.

En conclusion, le simulateur basé sur le modèle L-oliaom a démontré sa capacité, en l'état, à répondre à des questionnements scientifiques, nonobstant le fait qu'il ne s'agit encore à ce stade que d'une base d'étude demandant à être complétée pour acquérir la dimension critique permettant la création de nouvelles connaissances à l'échelle du peuplement prairial. L'ensemble de ces éléments porte à soutenir la proposition selon laquelle :

-Un simulateur de la morphogénèse de l'appareil aérien du ray-grass est un outil heuristique spécifique, pertinent pour la compréhension des dynamiques structurales et des variations de la valeur d'usage des couverts prairiaux.

B) Utilité des règles d'autorégulation

Beaucoup de simulateurs ou modèles architecturaux emploient des règles déterministes pour restituer le développement des plantes (Evers *et al*., 2005 ; Watanabe *et al*., 2005 ; Fournier *et al*., 2007), sur la base en particulier de l'association des propriétés des organes avec leur indice généalogique. Fournier (2000, 2005) est l'auteur ayant utilisé le plus avant le concept d'auto-régulation pour restituer les gradients ontogéniques, sur maïs en particulier. L'indice généalogique ne correspond par forcément à une réalité biologique (une feuille ne connaît pas son rang, ou si tel est le cas l'information est véhiculée sous une forme différente) mais est un concept utile. **De même, il est ici démontré que, dans le cas spécifique du ray-grass, l'emploi de règles d'auto-régulation, quel que soit leur véracité réelle, permet de restituer de manière réaliste son déploiement architectural.**

Les règles d'autorégulation utilisées ici sont simples :
-L'émergence de la pointe des feuilles déclenche la croissance de la feuille suivante et de la talle située au nœud inferieur.
-La longueur finale des feuilles et la position de la ligule sont déterminées par le temps passé dans la pesudotige avant leur émergence.
-Le remplissage des sites de tallage (bourgeons) dépend de l'environnement lumineux, mesuré de façon très indirecte en situation de plante isolée par la surface foliaire de la plante et par le LAI en peuplement (auquel cas il ne s'agit plus à proprement parler d'auto-régulation).

Comme décrit dans le chapitre III leur emploi permet l'obtention d'un système donnant aux propriétés émergentes un rôle fort dans la détermination de la structure de la plante. De ce fait, le système morphogénétique créé est hautement flexible et auto-adaptatif. Le paramétrage de la fonction de création de potentiel de croissance, des seuils d'ombrage régulant le tallage et des propriétés géométriques semble suffisant pour reproduire le développement architectural de plantes données. Par rapport aux modèles existants, il s'agit d'une simplification notable des jeux de mesures nécessaires à la simulation : l'observation de la série foliaire du brin maitre et du nombre de talle suffit à la reproduction des caractères architecturaux quantitatifs. **Cette aptitude du modèle à reconstituer une *histoire* du développement d'une plante sur la base de mesures simples est tout à fait originale.**

En effet, contrairement à d'autres graminées modélisées comme le maïs ou le blé, qui présentent un nombre de talles et de feuilles limité, il n'est pas possible de suivre le développement de chaque talle et de chaque feuille d'une touffe de ray-grass. En conséquence, même s'il s'agit de reproduire de manière uniquement descriptive la structure d'une touffe de 100 talles visibles, la question se pose en ces termes : comment décrire explicitement les propriétés morphologiques de chacune de ces talles sans pouvoir les mesurer ? Le fait est que la touffe n'est pas un assemblage de talles identiques, si bien qu'il est impossible de reconstituer cette touffe en agglomérant 100 talles « moyennes ». Chaque talle présente des caractéristiques spécifiques, dépendant principalement de sa généalogie. Aussi, pour capturer l'état d'une touffe à un instant donné, il est impératif de reconstituer toute la généalogie de chacune des talles, en décrivant de quelle feuille a émergé chacun des ancêtres de chacune de ces talles. Il s'agit très exactement de ce que permettent les règles d'auto-régulation du fait de leur aptitude à créer des systèmes se comportant automatiquement, et donc un de leur grand intérêt.

Toutefois, malgré ces avantages non négligeables, ces règles ne peuvent évidemment suffire à restituer l'ensemble de la physiologie de la plante. Aussi, **leur valeur doit être discutée en**

regard de leur capacité à intégrer les deux grands processus responsables des contrastes observables dans la morphologie des individus : la variabilité génétique et la plasticité phénotypique. Il s'agit là d'un déterminant essentiel de la pérennité de leur utilisation, au même titre que leur véracité.

Une partie de ces deux sources de contrastes peut être prise en charge naturellement par le modèle L-oliaom, qui connecte les grands processus morphogénètique (longueurs foliaire, rythme d'apparition des feuilles et rythme d'apparition des talles). En effet, toute variation de la longueur des feuilles est répercutée sur ces rythmes d'apparition sans qu'il soit besoin d'intervenir. Il est ainsi possible de restituer l'observation courante de la relation négative entre l'établissement de la longueur des feuilles et le rythme d'apparition des feuilles et talles (Davies and Tomas, 1983 ; Zarrough *et al.*, 1984 ; Bahmani *et al*., 2000) en réponse à la sélection ou aux facteurs du milieu.

Variabilité génétique

Dans les travaux de Bahmani *et al.* (2000) visant à caractériser la variabilité génétique de ces caractères il peut être remarqué que les variétés Ellett et Ruani, qui présentent des longueurs foliaires comparables, présentent des dynamiques d'émission des feuilles et des talles similaires. En revanche, les génotypes à feuilles courtes présentent un rythme d'apparition des feuilles plus rapide. De même, les génotypes testés par Davies et Thomas (1983) présentent un tallage et un rythme d'apparition des feuilles variant en raison inverse de la longueur des feuilles. En parallèle, les travaux de Zarrough *et al.* (1984) montrent que des génotypes de fétuque sélectionnés pour exprimer des vitesses d'allongement foliaire faibles (correspondant à des feuilles courtes) présentent un tallage plus fort et un rythme d'apparition foliaire plus rapide.
De là, il pourrait être considéré que, dans le modèle L-oliaom, une simple variation du paramétrage de la fonction définissant le rythme de création du potentiel de croissance (*Potcroiss*) permet en puissance de reproduire de manière intégrée les comportements contrastés de génotypes différents. Cependant il apparaît que ces relations ne sont pas systématiques. Ainsi le génotype à feuilles courtes employé par Bahmani *et al.* (2000) ne produit pas sensiblement plus de talles que le génotype à feuilles longues. Il en va de même selon Lestienne *et al*. (2002, non publié).

Il doit être mentionné que les génotypes de Zarrough *et al.* (1984) et les génotypes à feuilles longues/courtes de Bahmani *et al*. (2000) ont été créés artificiellement par sélection divergente sur l'élongation foliaire. Il n'est en aucun cas assuré que ce type de sélection, s'il était répété, agirait sur les mêmes facteurs génétiques, et ne modifierait pas profondément les relations de connexion entre ces caractères. En effet, la variabilité génétique de la morphologie de la plante, système complexe, peut prendre sa source dans de très nombreuses dynamiques. Un simulateur aussi incomplet que celui présenté ici, ne saurait donc prendre en charge aussi facilement la restitution des contrastes observés.

L'introduction de la variabilité génétique de la morphogénèse dans ce type de modèle doit donc avant tout être précédée d'une caractérisation phénotypique fine des génotypes devant être simulés. En l'état, la reproduction des contrastes observés est possible par modification déterministe ou mécaniste des fonctions intervenant dans le réseau de régulation général : fonction de création du potentiel de croissance, fonction de croissance initiale (phase cachée), variation des relations allométriques entre longueur finale et les composantes dynamiques de la croissance (LER, LED), etc. La modélisation mise en œuvre ici demande donc à être affinée, et dans tous les cas des campagnes de validations expérimentales doivent être entreprises pour s'assurer de la capacité du modèle à effectivement reproduire la variabilité génétique des traits

architecturaux. D'ici là, le simulateur présenté est au moins recommandable pour travailler sur des idéotypes, du fait de sa simplicité d'utilisation par rapport à des modèles déterministes.

Plasticité morphogénétique non trophique

La variation solidaire des caractères morphologiques (longueur des feuilles/rythme d'apparition des feuilles/rythmes d'apparition des talles), **pourrait également rendre compte d'une partie de la plasticité du développement architectural.** Toujours dans les travaux de Bahmani *et al*. (2000), ces caractères, chez tous les génotypes, réagissent de manière intégrée lorsque l'environnement lumineux est modifié : typiquement la présence d'ombrage induit une augmentation de la longueur des feuilles associée à une diminution du rythme d'apparition des feuilles et des talles. Le même type de réaction plastique est observé sous contrainte de défoliation (réduction de longueur foliaire associée à une augmentation du tallage et du rythme d'apparition foliaire ; voir III.D.3).

Il s'agit là de données expérimentales démontrant que l'utilisation de règles d'autorégulation permet de capturer, au moins partiellement, ce type de réaction intégrée de l'ensemble de la morphologie de la plante, même si dans ces cas précis le rôle de la qualité de l'environnement lumineux sur le tallage fait que ces résultats doivent être interprétés avec prudence. Quoiqu'il en soit, la nature même des réactions morphogénétiques n'est pas encore prise en compte dans le modèle L-oliaom. Dans le cas de la photomorphogénèse, les travaux de Evers *et al*. (2007) sur la prise en compte de la qualité de la lumière sur le tallage (débourrement des bourgeons axillaires) constituent une piste.

Aspects trophiques

L'économie du carbone (plus exactement des hydrates de carbone, glucides $C_n(H_2O)_p$) dans la plante est un déterminant essentiel de son développement en tant que régulatrice de la fourniture d'éléments structuraux et d'énergie aux différents organes. Les expérimentations virtuelles décrites dans le chapitre IV démontrent qu'**à moyenne échéance, la reproduction de la boucle assimilation-allocation-croissance est indispensable pour reproduire les dynamiques observables en termes de structuration du couvert et de compétition interindividuelle.** Les algorithmes et le couplage décrit en IV.B.3 permettent d'ors et déjà de calculer l'interception de la lumière. A partir de l'énergie photonique captée par chaque segment de feuille, l'assimilation brute du CO_2 peut être calculée à partir d'une fonction classique (Mahalladi, 1998) de type :

$$A_h = A_m\left(1-\exp\left(-\varepsilon\frac{I_a}{A_m}\right)\right)$$

Avec A_h l'assimilation horaire brute ($kgCO2.m^{-2}.s^{-1}$), A_m l'assimilation brute à la saturation lumineuse ($kgCO2.m^{-2}.s^{-1}$), ε ($kgCO2.J^{-1}$) l'efficience d'utilisation lumineuse et I_a l'énergie (PAR) absorbée ($J.m^{-2}.s^{-1}$).

La difficulté majeure rencontrée dans les modèles décrivant explicitement la structure de la plante est ensuite de déterminer comment les ressources carbonées ainsi créées sont reparties entre les différents organes, c'est-à-dire de simuler les échanges sources-puits. Pour ce faire, différents degrés de précision mécanistes peuvent être visés, des modèles compartimentaux d'allocation simples, aux modèle transport-résistance intégrant des outils de mécanique des fluides (théorie de

Münch) pour expliquer la circulation des assimilats dans le réseau phloémien (Tabourel-Tayot, 1997, Le Roux *et al*., 2001 ; Minchin et Lacointe, 2005 ; Minchin, 2007).

Dans le cadre de la présente étude, des prototypes d'allocation simples ont été développés de manière exploratoire, s'inspirant notamment des travaux de Tabourel-Tayot (1997), Escobar-Gutièrrez *et al.* (1998) et de Tomlinson *et al*. (2007). Ainsi, il a été constaté qu'il est possible de reproduire la plasticité de la croissance foliaire en fonction de l'irradiance de manière qualitative en considérant par exemple que le carbone est mis en circulation dans le phloème par les sources, et est ensuite prélevé de ce « pool » commun en raison des besoins de chacun des organes. La demande de chacun des organes peut être déterminée à partir de sa croissance potentielle, fournie par leur fonction de croissance. Dans le modèle présent il est simple ensuite de ne réaliser que partiellement cette croissance par l'adjonction d'un coefficient de satisfaction de la demande, rendant possible la simulation de situation de surabondance ou de déficit chronique (fig. V.1.).

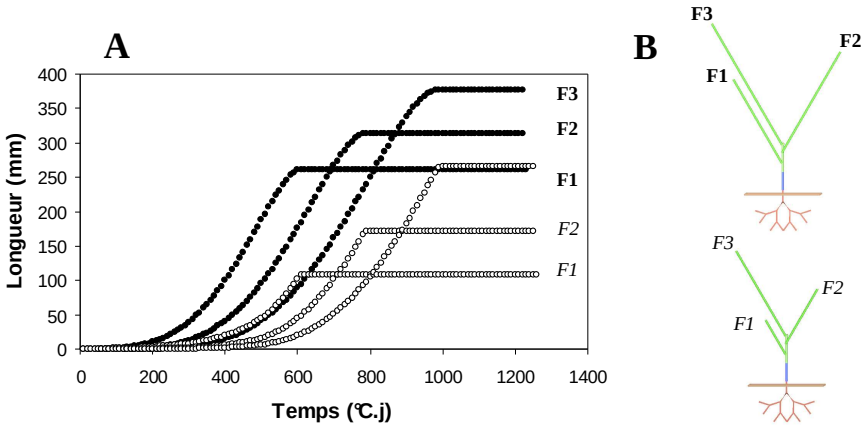


Figure V.1. Exemple de prototype de modèle structure-fonction utilisé pour étudier le processus d'assimilation et d'allocation du carbone. Par l'emploi de règles de mise en circulation dans un pool commun du carbone assimilé par les feuilles en fonction de l'irradiance locale, puis de prélèvement de ce carbone par les organes au pro rata de leurs besoins, il est possible de restituer la plasticité de l'élongation foliaire. En effet par l'adjonction d'un coefficient de satisfaction des besoins dictant à chaque pas de temps la proportion de la croissance effectivement réalisable, il est possible de reproduire des situations de croissance en condition trophiques non limitantes (●) et en condition de déficit chronique (○). A présente les cinétiques de croissance de trois feuilles successives dans ces conditions et B les plantes virtuelles correspondantes.

Ce type de modélisation compartimentale a été intégré dans le modèle L-oliaom pour y étudier son comportement. Il s'est avéré que la simulation quantitativement juste des échanges, et donc de la croissance différenciée effective de chacun des organes en réponse à l'éclairement, demande un travail théorique de modélisation beaucoup plus soutenu pour définir, par exemple, quelle échelle d'étude et quels paramètres physiologiques retenir. La gestion du rôle des racines - absentes dans le modèle L-oliaom - et des réserves en fructanes, dont la remobilisation est un processus essentiel à la repousse (Prud'Homme *et al.*, 1992), nécessite des analyses profondes.

Quoiqu'il en soit, la structuration générale du modèle présenté (réseau de phytomère) est favorable à la connexion : i) de modules supplémentaires décrivant la biomasse racinaires, ii) de dynamiques relatives aux réserves et iii) d'algorithmes d'allocation de type transport-résistance (analogie électrique-hydraulique ; Prusinkiewicz *et al*., 2007).

En conclusion, l'emploi de règles d'auto-régulation, parce qu'elles reposent sur le concept de croissance potentielle réalisable, est compatible - et pertinente pour l'association - avec des modèles de répartition/allocation du carbone dans la plante, ce qui constitue là encore un avantage non négligeable par rapport aux approches plus déterministes.

In fine, malgré les difficultés inhérentes à l'utilisation de règles se voulant mécanistes dans la considération des processus mais empiriques de par leur définition, faisant de la morphogénèse une propriété émergente (contrôlabilité limitée, signification biologique des paramètres inconnue rendant difficile leur mesure, etc) ces dernières présentent des avantages à considérer par rapport à des lois de réponse purement descriptives (sur la base du rang par exemple). En particulier elles permettent l'auto-adaptation, le jeu solidaire des règles morphogénétiques et préservent l'ouverture du système pour l'intégration d'autres dynamiques de contrôle. Ces éléments, mis en regard du fait que l'architecture des plantes tests peut être reproduite de façon fidèle, mènent à soutenir la proposition selon laquelle :

-D'un point de vue technique, le concept d'auto-organisation est d'une grande puissance opérationnelle pour capturer le déploiement architectural de l'appareil aérien du ray-grass, sa variabilité génétique et sa plasticité phénotypique. Il peut suffire à reproduire les rapports de solidarité des principaux traits architecturaux.

C) Auto-organisation

La perception du déploiement architectural comme un système de type auto-organisé repose principalement sur le rôle morphogénétique de la gaine (morphogénèse foliaire et coordination). **L'expérimentation décrite dans le chapitre II a permis de confirmer qu'une manipulation de la longueur de la pseudotige induit une modification de l'allongement foliaire,** lorsque la pointe des feuilles était déjà visible au moins. Cet effet pourrait être médié par la lumière. Il s'agit d'éléments confirmant les résultats expérimentaux de Casey *et al.* (1999) et Wilson et Laidlaw (1985). La mise en évidence de cet effet est de nature à instiller le doute quand aux conclusions tirées sur les effets de nombreux facteurs sur la morphogénèse de la plante. L'effet de certains facteurs pourrait être directement médié par la longueur de la pseudotige, masquant ainsi leurs effets intrinsèques réels, comme cela a été souligné par Duru *et al.* (2001) ou Berone *et al.* (2007).

Le champ ouvert sur le sujet du rôle morphogénétique de la gaine pourrait même s'avérer être encore plus vaste. En effet, l'approche du développement architectural de la plante comme un système auto-organisé invite à reconsidérer des événements ou processus pouvant apparaître sans importance ou contingents comme étant potentiellement des contributeurs forts à sa régulation. Ceci est particulièrement vrai des événements locaux dans un système à contrôle distribué.

Un exemple est particulièrement représentatif. Il peut être remarqué qu'à partir d'un certain stade de développement de la plante, la vigueur des talles produites fait qu'elles ont tendance à écarter leurs feuilles engainantes dans les premiers stades de leur croissance. Elles exposent alors une partie de la face abaxiale des gaines immatures des feuilles en croissance (fig. V.2.). Dans certains cas les gaines ainsi exposées semblent stopper prématurément leur élongation. Ce fait pourrait participer à la stabilisation des longueurs foliaires, puisqu' à partir d'un certain stade de développement les phénomènes de croissance foliaire et d'écartement des gaines semblent en phase.

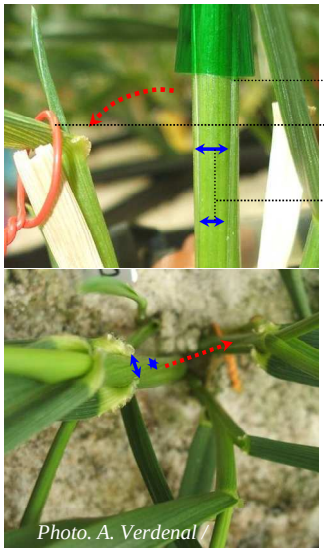


Figure V.2. Photographies montrant comment, à partir d'un certain stade développement de la plante, les talles axillantes exposent les feuilles en croissance en écartant leurs feuilles engainantes de leurs talles mères.

Il s'agit là d'une observation purement empirique, mais qui illustre comment le rôle morphogénétique de la pseudotige ouvre de nouvelles perspectives d'interprétations et d'investigations.

Parallèlement à ces travaux expérimentaux, **l'approche par modélisation a démontré que les propriétés émergentes résultant de l'actionnement de règle d'auto-régulation ne révèlent pas d'incohérences manifestes, ce qui argue également en faveur de leur plausibilité.** Parmi les règles implémentées, les lois de coordination de l'émission des feuilles et talles par des événements d'émergence sont celles dont les assises expérimentales sont les plus frêles. Il s'agit en effet de spéculations reposant sur l'observation de la coïncidence de ces événements (Skinner et Nelson, 1994), mais un lien de causalité n'a semble-t-il pas encore été mis au jour. Ces relations de coordination par les évenements d'emergence, cependant, présentent un pouvoir explicatif fort. Dans le cadre de la sélection variétale, ce type de comportement récursif de l'architecture pourrait expliquer la difficulté à désolidariser les caractères morphologiques (par exemple la longueur des feuilles et le tallage) et le fait que des idéotypes sélectionnés sur l'allongement foliaire modifient en réponse leur rythme d'apparition des feuilles et des talles (Zarrough *et al.*, 1984 ; Hazard et Ghesquière, 1995).

In fine, quel que soit le rôle de la pseudotige dans la coordination, son impact manifeste sur la morphogénèse ne peut être ignoré. **Ce fait supporte la vision de la morphogénèse comme étant soumise à un contrôle non centralisé, et rend nécessaire une analyse des modalités selon lesquelles ce type de régulation peut se conjuguer avec les autres contrôles existants** (composante génétique et dimension trophique en particulier). Il s'agit d'une démarche nécessaire d'un point de vue théorique, notamment dans le cadre des travaux de modélisation, mais encore d'un point de vue pratique, pour assurer la convergence des approches en écophysiologie et en biologie moléculaire.
Dans ce cadre, le contrôle hypothétique, même partiel, de l'architecture *par* l'architecture et le déterminisme génétique ne s'excluent pas mutuellement mais pourraient plutôt se révéler être complémentaires. En effet, dans cette étude, la définition du schéma de régulation du déploiement de l'architecture aérienne, tel qu'implémenté et qu'encouragé par les résultats présentés, correspond plutôt à une articulation en niveaux successifs de contrôle (fig. V.3.) :

1) Le patrimoine génétique pourrait contrôler le rythme auquel les potentiels de croissance peuvent être générés (division cellulaire, propriétés mécaniques des parois cellulaires, etc).
2) L'état de l'architecture (pseudotige) régulerait la durée pendant lequel le potentiel est créé et donc le potentiel de croissance futur des feuilles. L'état de l'architecture influe également sur le potentiel de recrutement de nouvelles feuilles et talles.
3) Enfin les conditions environnementales (température, lumière, etc) conditionnent la réalisation *actuelle* de ces potentiels.

Il est évident que la concaténation de ces niveaux de contrôle est présentée sur un mode hiérarchique pour plus de clarté mais qu'ils entretiennent des relations d'interaction plus subtiles et intriquées (puisque l'état trophique influe également sur la division cellulaire, etc). *In fine*, la composante génétique agit ici comme un véritable déterminisme du comportement du système, agissant cependant très en amont du réseau de régulation, et devant ensuite s'exprimer dans la *contingence* (fig. V.3.*)*.

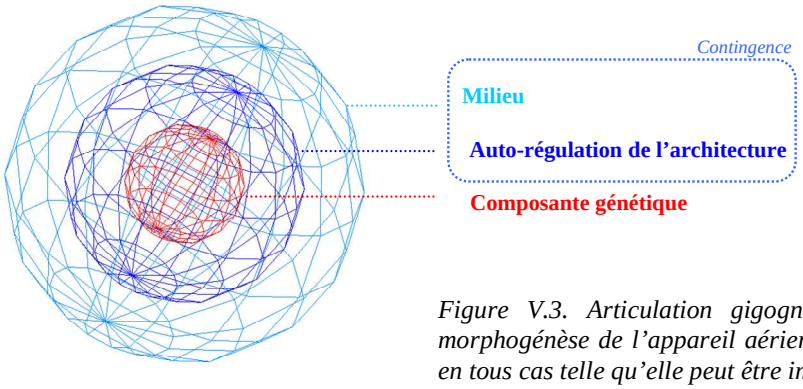


Figure V.3. Articulation gigogne des niveaux de régulation de la morphogénèse de l'appareil aérien du ray-grass, telle qu'elle possible et en tous cas telle qu'elle peut être implémentée dans le modèle L-oliaom.

A ce stade la pertinence d'un tel schéma d'un point de vue purement biologique doit faire question. En particulier la question de la sélection évolutive de ce type de configuration doit être abordée ; quel avantage peut procurer à une plante l'existence de ces différents niveaux de régulation ?

Un élément saillant lorsque ce type d'analyse est entrepris est la correspondance qui peut être perçue entre les niveaux de contrôles et une forme de mémoire multi-échelle de l'histoire de la plante (fig.V.4.).

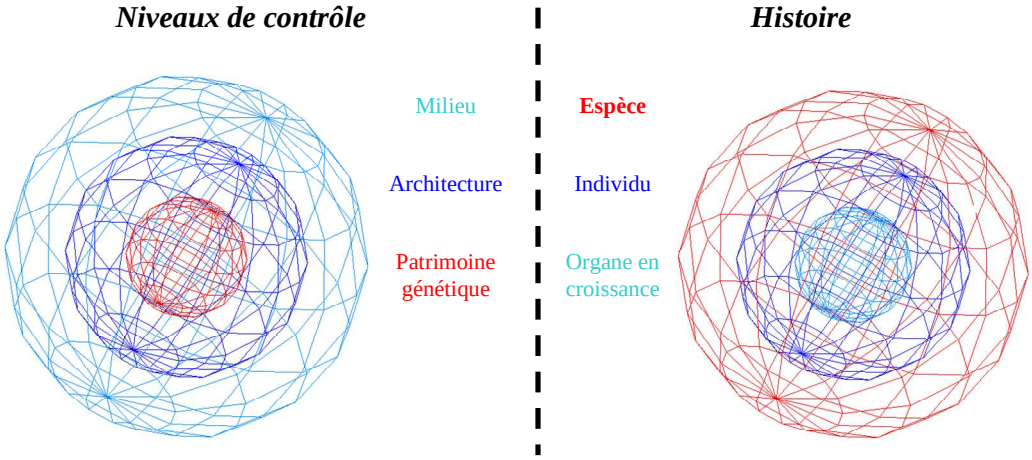


Figure V.4. Correspondance croisée (spéculative) entre les niveaux de contrôle putatifs de la morphogénèse et une forme de mémorisation multi-couche de l'histoire de l'espèce, de l'individu et des organes en croissance.

En effet, le patrimoine génétique peut être vu comme une compilation des facteurs génétiques ayant permis la survie optimale de l'individu considéré, dans les conditions habituellement rencontrées par l'espèce, la lignée. Le second niveau, celui de l'état de l'architecture, résulte de l'intégration des conditions rencontrées par la plante, et donc de son histoire individuelle. Enfin le milieu représente les conditions les plus immédiates pour les organes en croissance.

De là, une hypothèse pouvant être émise est celle que les niveaux de contrôle font écho à une forme d'intégration des conditions rencontrées, ce qui peut permettre une adaptation optimale. Par exemple, une plante défoliée va produire des feuilles plus courtes du fait de la réduction de la longueur des pseudotiges, ce qui va lui permettre d'éviter - possiblement - une autre défoliation, et d'ainsi investir inutilement des ressources dans la création de surface foliaire. De même une limitation d'ordre trophique, par la réduction des pseudotiges, peut constituer un signal que les conditions ne sont pas optimales pour créer de la surface foliaire à ce moment et en ce lieu. **Un avantage putatif de ce schéma cybernétique serait donc celui de conférer une certaine rémanence à l'interaction plante-milieu.** Cette rémanence pourrait permettre une meilleure adaptabilité, puisqu'elle est assimilable à une forme de mémoire.

Il s'agit là encore uniquement de spéculation demandant à être testée expérimentalement. Quoiqu'il en soit l'implémentation du schéma cybernétique d'auto-organisation décrit se prête à l'intégration cohérente de l'ensemble des dynamiques de régulation identifiées à ce jour, ce qui est en soit un point positif.

L'ensemble de ces éléments fait que, à leur lumière, il peut être soutenu que :

-la plausibilité d'un processus réel d'auto-régulation n'est pas infirmée par les propriétés émergentes des simulateurs ou par les résultats expérimentaux. En corollaire, il pourrait être nécessaire d'envisager de nouveaux schémas cybernétiques pour la morphogénèse de l'appareil aérien du ray-grass anglais.

CONCLUSION

CONLUSIONS ET PERSPECTIVES

Comme l'indique le titre de cette thèse, l'**objectif des travaux décris ici était double.**

Tout d'abord il s'est agit, par un travail méthodologique relevant de l'ingénierie, de développer un outil ; **un simulateur**. Le modèle selon lequel fonctionne ce simulateur doit pouvoir servir à tester des hypothèses, mais aussi de noyau pour l'accrétion et la mise en communication d'un réseau plus vaste de programmes informatiques afin de progressivement reconstituer les dynamiques à l'œuvre dans les couverts prairiaux. Il a été démontré que l'outil L-oliaom, créé à partir du concept d'auto-organisation, est effectivement en mesure de répondre à ces besoins. En l'état, il permet déjà d'aborder des problématiques inaccessibles à l'expérimentation conventionnelle ou aux modèles existant auparavant. Le fait de disposer d'un modèle « automate » décrivant explicitement la structure tridimensionnelle de notre objet d'étude donne les moyens d'appréhender la structure de la plante d'une façon nouvelle. Le degré de concentration de la surface foliaire de la plante a ainsi pu être identifié comme un critère très structurant pour le fonctionnement du ray-grass et pour l'établissement de sa compétitivité sous contrainte de défoliation, du fait de la mobilité du point de compensation prélèvement/interception résiduelle. Par ailleurs, sa nature et sa structure préservent son ouverture et font de lui un outil « sociable » en cela qu'il peut s'intégrer à une communauté de modèles environnementaux, par exemple.

Ensuite, la création de ce modèle a constitué une opportunité permettant de répondre à des questionnements plus fondamentaux, ayant traits à la structure du schéma cybernétique général de la morphogénèse de l'appareil aérien du ray-grass. Par l'expérimentation et par la simulation, il a été démontré que l'hypothèse d'auto-régulation du déploiement de l'architecture n'est pas manifestement aberrante. Elle est suffisante pour permettre de rendre compte de comportements morphogénétiques observés telle que la réaction à la coupe, ou la relation inverse entre le nombre des talles d'une plante et leur dimension. Ces comportements globaux et intégrés de la plante peuvent donc être restitués sans qu'il soit besoin de faire appel à un contrôle central et indépendant de chacun des caractères concernés. **En aucun cas la conclusion des résultats obtenus n'est que cette auto-régulation existe réellement.** En revanche ils arguent pour que cette hypothèse soit au moins considérée comme plausible, et fasse donc l'objet d'investigations plus étendues, au delà de la communauté scientifique familière avec ce concept, permettant de déterminer sa véracité réelle.

Ce travail à donc permis la création de connaissances et d'un outil originaux. Ayant cet outil et ces connaissances en main, la question est désormais de savoir comment et dans quelle mesure ils peuvent contribuer à la production scientifique, autrement dit à l'amélioration de notre compréhension de l'écosystème prairial.

Perspectives

Du point de vue du modèle en tant qu'instrument, il doit être mentionné que L-oliaom constitue principalement une base permettant d'amorcer d'autres travaux. A ce titre, il convient de procéder au développement de ce modèle selon deux démarches complémentaires :

-La première vise à assurer l'intégration de fonctionnalités permettant la communication du modèle avec son milieu virtuel. La priorité absolue réside en l'implémentation de modèles restituant la boucle assimilation-allocation (de la ressource carbonée) -croissance. A partir de

cette boucle, le modèle ainsi créé atteindra une dimension critique permettant de simuler la compétition interindividuelle pour la lumière. Il s'agit donc d'une dynamique portant sur l'expansion des capacités du modèle.
-La seconde dynamique suit la tendance inverse, puisqu'elle doit porter elle sur une refocalisation et une reconcentration sur le cœur même du modèle ; les règles procédurales gérant le fonctionnement. En effet, la définition des fonctions mathématiques comme la fonction *PotCroiss* qui dicte la longueur des organes par exemple, est encore très intuitive. Ces fonctions ne peuvent pas être paramétrées autrement que de façon très empirique. Des travaux de fond seraient nécessaires ici pour pouvoir créer des modèles plus mécanistes.

Il faudrait donc procéder à une amélioration de l'intériorité même du modèle, tout en assurant son interfaçage et la prise d'ampleur de ses fonctionnalités.

Du point de vue plus fondamental de la cybernétique, la simulation ne saurait suffire à démontrer l'existence de processus auto-organisés. Il n'est pas impossible que la coïncidence constatée entre le comportement du simulateur et la réalité soit un résultat purement fortuit, provenant de jeux de compensation entre paramètres par exemple.
L'hypothèse de l'impact de la pseudotige sur la zone d'élongation foliaire et plus généralement sur la détermination de la longueur finale des feuilles repose sur des assises expérimentales solides, si bien qu'elle est presque avérée. En revanche, il serait intéressant de tester si l'émergence de la pointe des feuilles a effectivement un rôle sur l'arrêt de la division cellulaire et sur le placement de la ligule, puisqu'il ne s'agit encore que de présomptions. Des analyses sur les dynamiques cellulaires épidermiques sont techniquement réalisables et pourraient apporter des éléments de réflexion tout à fait fondamentaux dans ce cadre.
Dans le même ordre idée, il paraît absolument capital de contrôler si la coordination de l'émission des feuilles et talles est effectivement due à une auto-régulation. Il s'agit cette fois de déterminer si la synchronie observée entre les événements d'émergence résulte de contrôles très centralisés (horloge interne par exemple) ou s'il y a vraiment une distribution du contrôle par la mobilisation d'une chaîne causale reliant les événements d'émergence et le démarrage de la croissance des organes. Il semble que cette question relative à distribution du système de contrôle soit plus difficile à aborder expérimentalement parce qu'elle demande de caractériser des comportements à différentes échelles et de façon multidisciplinaire, demandant ainsi de s'intéresser aux dynamiques trophiques, cellulaires et génétiques, entre autres.

Il n'est reste pas moins que toute mise en évidence définitive d'un schéma cybernétique d'auto-organisation dans la morphogénèse de l'appareil aérien du ray-grass serait de nature à sérieusement modifier notre appréhension du fonctionnement génétique et écophysiologique de la plante, ce qui irait jusqu'à impacter les travaux agronomiques sur les prairies les plus appliqués. **Avec cette thèse, je me propose de participer à cette démarche d'élucidation.**

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Aarssen LW. 2005. On size, fecundity, and fitness in competing plants. In: Reekie EG et Bazzar FA (Eds). Reproductive allocation in plants. Elsevier. Amsterdam. Pays-Bas.

Adam B, Donès N, Sinoquet H. 2002. VegeSTAR – software to compute light interception and canopy photosynthesis from images of 3-D digitised plants. Version 3.0.' (UMR PIAF INRAUBP: Clermont-Ferrand, France).

Agnusdei M. 1999. Analyse dynamique de la morphogenèse foliaire et de la défoliation de plusieurs espèces de graminées soumises à un pâturage continu dans une communauté végétales de la Pampa humide (Argentine). *Thèse de doctorat*. Institut National Polytechnique de Lorraine, Nancy, France.

Agreste. Service statistique du ministère de l'agriculture et de la pêche de la république française. *http://agreste.agriculture.gouv.fr*.

Akmal M, Janssens MJJ. 2004. Productivity and light use efficiency of perennial ryegrass with contrasting water and nitrogen supplies. *Field Crops Research* **88**: 143-155.

Allen M, Prusinkiewicz P, DeJong T. 2005. Using L-systems for modeling source-sink interactions, architecture and physiology of growing trees : the L-PEACH model. *New Phytologist* **166** : 869-880.

Andrieu B, Hillier J, Birch C. 2006. Onset of sheath extension and duration of lamina extension are major determinants of the response of maize lamina length to plant density. *Annals of Botany* **98**: 1005-1016.

Arredondo JT, Schnyder H. 2003. Components of leaf elongation rate and their relationship to specific leaf area in constrasting grasses. *New Phytologist* **158**: 305-314.

Atlan H. 1999. *La fin du tout génétique ? Vers de nouveaux paradigmes en biologie*. Paris. INRA Editions QUAE. 91p.

Auzanneau J. 2007. Etudes d'association dans des variétés synthétiques : cas du gène GAI et de la croissance foliaire chez le ray-grass anglais. *Thèse de doctorat*. Agrocampus, Rennes, France.

Bahmani I, Hazard L, Varlet-Grancher C, Betin M, Lemaire G, Matthew C, Thorn ER. 2000. Differences in tillering of long-and short-leaved perennial ryegrass genetic lines under full light and shade treatments. *Crop Science* **40** : 1095-1102.

Barbier de Reuille P, Bohn-Courseau I, Ljung K, Morin H, Carraro N, Godin C, Traas J. 2006. Computer simulations reveal properties of the cell-cell signaling network at the shoot apex in Arabidopsis. *PNAS* **103**: 1627-1632.

Barre P, Emile JC, Betin M, Surault F, Ghesquiere M, Hazard L. 2006. Morphological characteristics of perennial ryegrass leaves that influence short-term intake in dairy cows. *Agronomy Journal* **98**: 978-985.

Barre P, Mi F, Balfourier F, Ghesquiere M. 2002. QTLs of lamina length in Lolium perenne. *Grassland Science in Europe* **7**: 278-279.

Barrett PD, Laidlaw AS, Mayne CS. 2005. GrazeGRo: a european herbage growth model to predict pasture production in perennial ryegrass swards for decision support. *European Journal of Agronomy* **23**: 37-56.

Begg JE, Wright MJ. 1962. Growth and development of leaves from intercalary meristems of Phalaris arundinacea L. *Nature* **194**: 1097-1098.

Berone GD, Lattanzi FA, Colabell MR, Agnusdei MG. 2007. A comparative analysis of the temperature response of leaf elongation in Bromus stamineus and Lolium perenne plants in the field: intrinsic and size-mediated effects. *Annals of Botany* **100**: 813-820.

Billiard D. 1994. Rythme de développement des feuilles sur une talle de graminée tropicale (Hyparrhenia diplandra) : 2 – Modelisation. *Acta Oecologica* **15**: 715-726.

Bindi M, Porter JR, Miglietta F. 1995. Comparison of models to simulate leaf appearance in wheat. *European Journal of Agronomy*. **411**: 15-25.

Birch CJ, Andrieu B, Fournier C, Vos J, Room P. 2003. Modelling kinetics of plant canopy architecture: concepts and applications. *European Journal of Agronomy* **19**: 519-533.

Bornhofen S. 2008. Emergence de dynamiques évolutionnaires dans une approche multi-agents de plantes virtuelles. *Thèse de Doctorat*. Université de Paris Sud, Paris, France.

Borrill M. 1961. The developmental anatomy of leaves in Lolium temmulentum. *Annals of Botany* **25**: 1-11.

Bos HJ, Neuteboom JH. 1998. Growth of individual leaves of spring wheat (Triticum aestivum L.) as influenced by temperature and light intensity. *Annals of Botany*. 81. 141-149.

Boudon F. 2004. Représentation géométrique multi-échelle de l'architecture des plantes. *Thèse de Doctorat*. Université de Montpellier, Montpellier. France.

Bradshaw AD. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* **13**: 115–155.

Brégard A, Allard G. 1999. Sink to source transition in developing leaf blades of tall fescue. *New Phytologist* **141**: 45-50.

Brisson N, Mary B, Ripoche D, Jeuffroy MH, *et al.* 1998. STICS : a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. I. Theory and parameterization applied to wheat and corn. *Agronomie* **18**: 311-346.

Cameron KC, Wild A. 1984. Potential aquifer pollution from nitrate leaching following the plowing of temporary grassland. *Journal of Environmental Quality* **13**: 274-278.

Casal JJ, Alvarez MA. 1988. Blue light effects on the growth of Lolium mutiflorum Lam. leaves under natural radiation. *New Phytologist* **109**: 41-45.

Casal JJ, Sanchez RA, Deregibus VA. 1987. Tillering responses of Lolium multiflorum plants tochanges of Red/Far red ratio typical of sparse canopies. *Journal of Experimental Botany* **194**: 1142-1439.

Casey IA, Brereton AJ, Laidlaw AS, McGilloway DA. 1999. Effects of sheath tube length on leaf development in perennial ryegrass (Lolium perenne L.). *Annals of Applied Biology* **134**: 251-257.

Chaffey N. 2000. Physiological anatomy and function of the membranous grass ligule. *New Phytologist* **146**: 5-21.

Chelle M, Andrieu B. 1998. The nested radiosity for the distribution of light within plant canopies. *Ecological Modelling* **111**: 75-91.

Chelle M, Godin C, Sinoquet H. 2005. Phylloclimate or the climate perceived by individual plant organs: What is it? how to model it? what for? New Phytologist **166** : 781-790.

Chomsky N. 1956. Three Models for the description of language". *IRE Transactions on Information Theory* **2**: 113-123.

Cieslak M, Lemieux C, Hanan J, Prusinkiexicz P. 2008. Quasi-monte carlo simulation of the light environment of plants. *Functional Plant Biology* **35**: 837-849.

Colasanti RL, Hunt R. 1997. Resource dynamics and plant growth: a self assembling model for individuals, populations and communities. *Functional Ecology* **11**: 133-145.

Combes D, Chelle M, Sinoquet H, Varlet-Grancher C. 2008. Evaluation of a turbid-medium model to simulate light interception by walnut trees (hybrid NG38xRA and *Juglans regia*) and sorghum canopies (*Sorghum bicolor*) at three spatial scales. *Functional Plant Biology* **35**: 823-836.

Combris P. 1997. La consommation des produits animaux en France : tendances et perspectives d'évolution. *INRA Productions Animales* **10**: 267-274.

Coulon JB, Priolo A. 2002. La qualité sensorielle des produits laitiers et de la viande dépend des fourrages consommés par les animaux. *INRA Productions Animales* **15**: 333-342.

Cruz P, Duru M, Theau JP, Ansquer P. 2003. Déterminer la valeur d'usage des prairies permanentes. Une lecture simplifiée des communautés végétales. *INRA Façsade* **18**: 1-4.

Da Silva D, Boudon F, Godin C, Sinoquet H. 2008. Multiscale framework for modeling and analysing light interception by trees. *Multiscale Modeling and Simulation* **7**: 910-933.

Darley V. 1994. Emergent phenomena and complexity. In: Brooks R, Maes P, eds. *Artificial Life* **4**: 411–416

Davies A. 1974. Leaf tissue remaining after cutting and regrowth in perennial ryegrass. *Journal of Agricultural Science* **82**: 165-172.

Davies A, Evans E, Exley JK. 1983. Regrowth of perennial ryegrass as,affected by simulated leaf sheaths. *Journal of Agricultural Science* **101**: 131-137.

Davies A, Thomas H. 1983. Rates of leaf and tiller production in young spaced perennial ryegrass plants in relation to soil temperature and solar radiation. *Annals of Botany* **57**: 591-59.

Dawkins R. 1976. *Le gene égoïste*. Paris. Odile Jacob. 200 p.

De Kroon H, Huber H, Stuefer JF, van Groenendael JM. 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* **166**: 73-82.

De Reffye P, Edelin C, Francon J, Jaeger M, Puech C, 1988. Plant models faithful to botanical structure and development. *Computer Graphics* **22**: 151-158.

Deckmyn G, Nijs I, Ceulemans R. 2000. A simple method to determine leaf angles of grass species. *Journal of Experimental Botany* **51**: 1467-1470.

Deguet J, Demazeau Y. 2005. A complexity based feature to support emergence in MAS. In: Pechoucek M., Petta P., Varga LZ, Eds. *CEEMAS 2005. LNAI 3690. 616-619.* Springer. Berlin. Allemagne.

Delahaye JP. 2009. *Complexité aléatoire et complexité organisée.* Versailles. INRA eds Quae. 75 p.

Deregibus VA, Sanchez RA, Casal JJ. 1983. Effects of light quality on tiller production in Lolium spp. *Plant Physiology* **72**: 900–902.

Descartes R, 1637. *Discours de la méthode.* Paris. Librio. 2004. 78 p.

Dorigo M. 2009. A study of mophogenesis using the swarm-bot robotic platform. In: Doursat R, Sayama H, Michel O, Eds. *Proceedings of the 1st international morphogenetic engineering workshop*. ISC PIF. Paris. France. 5-5.

Doust AN. 2006. Grass Architecture: genetic and environmental control of branching. *Current Opinion in Plant Biology* **9**: 1-5.

Drouet JL. 2003. MODICA and MODANCA: modelling the three dimensional shoot structure of graminaceous crops from two methods of plant description. *Field Crops Research* **83**: 215-222.

Durand JL, Schaufele R, Gastal F. 1999. Grass leaf elongation rate as a function of developmental stage temperature: morphological analysis and modelling. *Annals of Botany* **83**: 577-588.

Duru M, Ducrocq H. 2000. Growth and senescence of the successive leaves on a cocksfoot tiller. Effects of nitrogen and cutting regime. *Annals of Botany* **85**: 645-653.

Duru M, Hazard L, Jeangros B, Mosimann E. 2001. Fonctionnement de la prairie paturée. Structure du couvert et biodiversité. *Fourrages* **166**: 165-188.

Duru M, Hubert B. 2003. Management of grazing systems : from decision and biophysical models to principles for action. *Agronomie* **23** : 689-703.

Escobar-Gutiérrez AJ, Daudet FA, Gaudillère JP, Maillard P, Frossard JS. 1998. Modelling of allocation and balance of carbon in walnut (*Juglans regia* L.) seedlings during heterotrophy-autotrophy transition. *J.ournal of Theoretical Biology.* **194** : 29-47.

España ML, Baret F, Aries F, Chelle M, Andrieu B, Prevot L. 1999. Modelling maize canopy 3 D architecture. Application to reflectance simulation. *Ecological Modelling* **122**: 25–43.

Etter AG. 1951. How Kentucky bluegrass grows. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **38**: 293-375.

Eurostat. Service statistique de la commission européenne. *http://epp.eurostat.ec.europa.eu/portal/page/portal/eurostat /home/*

Evers JB, Vos J, Fournier C, Andrieu B, Chelle M, Struik PC, 2005. Towards a generic architectural model of tillering in Gramineae, as aexemplified by spring wheat (Triticum aestivum). *New Phytologist* **166**: 801-812.

Evers JB, Vos J, Chelle M, Andrieu B, Fournier C, Struik PC. 2007. Simulating the effects of localized red:far-red ratio on tillering in spring wheat (Triticum aestivum) using a three dimensionnal virtual plant model. *New Phytologist* **176**: 325-336.

Faurie O, Soussana JF, Sinoquet H. 1996. Radiation interception, partitioning and use in grass- clover mixtures. *Annals of botany* **77**: 35-45.

Ferraro P, Godin C, Prusinkiewicz P. 2005. Toward a quantification of self-similarity in plants. *Fractals* **13**: 91-109.

Fiorani F, Bögemann GM, Visser EJW, Lambers H, Voesenek LACJ. 2002. Ethylene emission and responsiveness to applied ethylene vary among Poa species that inherently differ in leaf elongation rate. *Plant Physiology* **129**: 1382-1390.

Fleury V. 2007. Morphogénèse des structures arborisées et conditions physiques d'une croissance biologique auto-organisée. In: Genetiquement indeterminé. Le vivant auto-organisé. Paris. Quae Eds.

Flores-Lesama M, Hazard L, Betin M, Emile JC. 2006. Differences in sward structure of ryegrass cultivars and impact on milk production of grazing cows. *Animal Research* **55**: 25–36.

Forde BJ. 1966. Effect of various environments on the anatomy and growth of perennial ryegrass and cocksfoot. *New Zealand Journal of Botany* **4**: 455–468.

Fournier C, Andrieu B. 1998. A 3D Architectural and Process-Base Model for Maize Development. *Annals of Botany* **81**: 233-250.

Fournier C, Andrieu B. 1999. ADEL-Maize : an L-system based model for the integration of growth processes from the organ to the canopy. Application to regulation of morphogenesis by light availability. *Agronomie* **19**: 313-327.

Fournier C. 2000. Modelisation des interactions entre plantes au sein des peuplements. Application à la simulation des regulations de la morphogénèse aérienne du maïs (Zea mays L.) par la competition pour la lumière. *Thèse de doctorat.* AgroParis'Tech, Paris, France.

Fournier C, Andrieu B. 2000. Dynamics of the elongation of internodes in maize (Zea Mays L.): Effects of a shade treatment on elongation patterns. *Annals of Botany* **86**: 1127-1134.

Fournier C, Durand JL, Ljutovac S, Schaufele R, Gastal F, Andrieu B. 2004. A functional-structural model of the elongation of the grass leaf and of its relationships to the phyllochron. In: Godin C, *et al.* Eds. *4th International workshop on functional-structural plant models.* 98-104.

Fournier C, Durand JL, Ljutovac S, Schaufele R, Gastal F, Andrieu B. 2005. A functional-structural model of elongation of the grass leaf and its relationships with the phyllochron. *New Phytologist* **166**: 881–894.

Fournier C, Andrieu B, Buck-Sorlin G, Evers JB, Drouet JL, Escobar-Gutierrez A., Vos J. 2007. Functional-Structural Modelling of Gramineae. In: Vos J, Marcelis LFM, de Visser PHB, Struik PC, Evers JB, Eds. *Functional Structural plant Modelling in Crop Production*. Dordrecht. Pays-Bas. Springer.175-186.

Freeling M. 1992. A conceptual framework for maize leaf development. *Developmental Biology* **153**: 44–58.

Gautier H, Varlet-Grancher C, Hazard L. 1999. Tillering responses to the light environment and to defoliation in populations of ryegrass (Lolium perenne L.) selected for contrasting leaf length. *Annals of Botany* **83**: 423-429.

Gautier H, Varlet-Grancher C. 1996. Regulation of leaf growth by blue light. *Physiologia Plantarum* **98**: 424-430.

Gautier H, Mech R, Prusinkiewicz P, Varlet-Grancher C, 2000. 3D Architectural modelling of Aerial Photomorphogenesis in White Clover (Trifolium Repens L.) using L-systems. *Annals of Botany* **85**: 359-370.

Ghesquiere M, Hazard L, Betin M. 1994. Breeding for management adaptation in perennial ryegrass (Lolium perenne L.). II Genetic variability and heritability of leaf morphogenesis components. *Agronomie* **14**: 267-272.

Gibson D, Casal JJ, Deregibus A. 1992. The effects of plant density on shoot and leaf lamina angles in Lolium multiflorum and Paspalum dilatatum. *Annals of Botany* **70**: 69-73.

GNIS. Groupement National Interprofessionnel des Semences et plants. *http://www.prairies-gnis.org/pages/rga.htm*

Godin C. 2000. Representing and encoding plant architecture: a review. *Annals of Forest Science* **57**: 413-438.

Godin C, Sinoquet H. 2005. Functionnal-structural plant modelling. *New phytologist* **166**: 705-708.

Gould SJ. 1977. *Darwin et les grandes enigmes de la vie.* Paris. Seuil. 299 p.

Grant SA, Barthram GT, Torvell L. 1981. Components of regrowth in grazed and cut Lolium perenne swards. *Grass and Forage Science* **36**: 155–168.

Gray A. 1879. *Structural Botany*. New York. Ivsion, Blakeman, Taylor, and Company.

Grignani C, Laidlaw AS. 2002. Nitrogen Economy in grasslands and annual forage crop : control of environnemental impact. *Grassland Science in Europe* **7**: 625-633.

Grimm V. 1999. Ten years of individual-based modeling in ecology : what have we learned and what could we learn in the future ? *Ecological Modelling* **115**: 129-148.

Groot CJJ, Lantinga EA. 2004. An object-oriented model of the morphological developement and digestibility of perennial ryegrass. *Ecological Modelling* **117**: 297-312.

Hallé F. 1999. *Eloge de la plante, pour une nouvelle biologie.* Paris. Le Seuil. 346 p.

Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis.* Berlin. Springer-Verlag. 441 p.

Hamant O, Heisler MG, Jonsson H, Krupinski P, Uyttewaal M, Bokov P, Corson F, Sahlin P, Boudaoud A, Meyerowitz EM, Couder Y, Traas J. 2008. Developmental patterning by mechanical signals in Arabidopsis. *Science* **322**: 1650-1655

Hardin G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* **131**: 1292-1297.

Hay RKM, Kemp DR. 1990. Primordium initiation at the stem apex as the primary event controlling plant development: preliminary evidence from wheat for the regulation of leaf development. *Plant, Cell and Environment* **13**: 1005-1008.

Hayward MD, Forster JW. 2004. QTL analysis of morphological, developmental and winter- hardiness associated traits in perennial ryegrass. *Crop Science* **44**: 925-935.

Hazard L, Ghesquière M. 1995. Evidence from the use of isozyme markers of competition in swards between short-leaved and long-leaved perennial ryegrass. *Grass and Forage Science* **50**: 241–248.

Hazard L, Ghesquiere M. 1997. Productivity under contrasting cutting regimes of perennial ryegrass selected for short and long leaves. *Euphytica* **95**: 295-299.

Hemmerling R, Kniemeyer O, Lanwert D, Kurth W, Buck-Sorlin G. 2008. The rule-based language XL and the modelling environement GroIMP illustrated with simulated tree competition. *Functional Plant Biology* **35**: 739-750.

Hernandez-Garay A, Matthew C, Hodgson J. 1999. Tiller size/density compensation in perennial ryegrass miniature swards subject to differing defoliation heights and a proposed productivity index. *Grass and Forage Science* **54**: 347-356.

Herrman A, Schachtel GA. 2001. OSYAQ, an organ-specific growth model for forage grasses. *Grass and forage Science* **56**: 268-284.

Hervieu B. 2002. Multi-functionnality : a conceptual framework for a new organisation of research and development on grasslands and livestock systems. *Grassland Science in Europe* **7**: 1-2.

Heylighen F. 1989. Self organization, emergence and the architecture of complexity. In: FFF Eds. *Proceeding of the 1st European conference on system science.* AFCET. Paris. 23-32.

Hirose T. 2005. Development of the Monsi-Saeki theory on canopy structure and function. *Annals of Botany* **95**: 483-494.

Horst GL, Nelson CJ, Asay KH. 1978. Relationship of leaf elongation to forage yield of tall fescue genotypes. *Crop Science* **18**: 715-719

Hutchings NJ, Gordon IJ. 2001. A dynamic model of herbivore–plant interactions on grassland. *Ecological Modelling* **136**: 209–222.

Jensen CS, Salchert K, Nielsen KK. 2001. A terminal flower1-like gene from perennial ryegrass involved in floral transition and axillary meristem identity. *Plant Physiology* **125**: 1517-1528.

Jirasek C, Prusinkiewicz P, Moulia B. 2000. Integrating biomechanics into developmental plant models expressed using L-systems. In: Spatz HC, Speck T, Eds. *Plant biomechanics 2000. Proceedings of the 3rd Plant Biomechanics Conference, Freiburg-Badenweiler.* Stuttgart. Georg Thieme Verlag. 615-624.

Jones MB, Collett B, Brown S. 1982. Sward growth under cutting and continuous stocking managements : sward canopy structure, tiller density and leaf turnover. *Grass and Forage Science* **37**: 67-73.

Karkowski R, Lane B. 2006. LPFG user's manual. 43 p.

Karkowski R, Prusinkiewicz P. 2003. Design and Implementation of the L+C Modeling Language. *Electronic Notes in Theoretical Computer Science* **86**: 2-21.

Katagiri F. 2003. Attacking complex problems with the power of systems biology. *Plant Physiology* **132**: 417-419.

Kavanova M, Grimoldi AA, Lattanzi FA, Schnyder H. 2006. Phosphorus nutrition and mycorrhiza effects on grass leaf growth. P status and size mediated effects on growth zone kinematics. *Plant, Cell and Environment* **29**: 511-520.

Kemp DR. 1980. The growth rate of successive leaves of wheat plants in relation to sugar and protein concentrations in the extension zone. *Journal of Experimental Botany* **31**: 1399-1411.

Kirby EJM. 1990. Co-ordination of leaf emergence and leaf and spikelet primordium initiation in wheat. *Field Crop Research* **25**: 253-264.

Kupiec JJ, Sonigo P. 2000. *Ni dieu ni gene, pour une autre théorie de l'hérédité.* Paris. Seuil. 240 p.

Kurth W. 1994. Morpological models of plant growth: Possibilities and ecological relevance. *Ecological Modelling* **75/76**: 299-308.

Lafarge M, Mazel C, Hill DRC. 2005. A modelling of the tillering capable of reproducing the fine-scale horizontal heterogeneity of a pure grass sward and its dynamics. *Ecological Modelling* **183**: 125–141.

Lafarge T, Tardieu F. 2002. A model co-ordinating the elongation of all leaves of a sorghum cultivar was applied to both Mediterranean and Sahelian conditions. *Journal of Experimental Botany* **53**: 715–725.

Langdale JA. 2005. The then and now of maize leaf development. *Maydica* **50**: 459-467.

Larousse Agricole : Le monde paysan au XXIième siècle. 2002. Paris. Larousse. 768 p.

Lasseur B, Lothier J, Morvan-Bertrand A, Escobar-Guttiérez A, Humphreys MO, Prud'homme P. 2007. Impact of defoliation frequency on regrowth and carbohydrate metabolism in contrasting varieties of Lolium perenne. *Functional Plant Biology* **34**: 418–430.

Legay JM. 1996. *L'expérience et le modèle, un discours sur la méthode.* Versailles. Quae Editions. 112 p.

Lemaire G, Agnusdei M. 2000. Leaf tissue turnover and efficiency of herbage utilization. In: Lemaire G., Hodgson J., Nabinger C., Carvahlo PC, Eds. *Grassland Ecophysiology and grazing ecology.* Wallingford. UK. CAB International. 265-286.

Lemaire G, Chapman DF. 1996. Tissue flows in grazed communities. In: Hodgson J, Illius AW, Eds. *The ecology and mangement of grazing systems.* Wallingford. UK. CAB International. 3-7.

Le Roux X, Lacointe A, Escobar-Gutierrez A, Le Dizes S, 2001. Carbon-based models of individual tree growth : a critical appraisal. *Annals of Forest Science* **58**: 469-506.

Lestienne F, Gastal F, Moulia B, Thornton B. 2002. Pattern of leaf and tiller development of perennial ryegrass plants. *Grassland Science in Europe* **7**: 332–333.

Lestienne F, Thornton B, Gastal F. 2006. Impact of defoliation intensity and frequency on N uptake and mobilization in Lolium perenne. *Journal of Experimental Botany* **57**: 997-1006.

Levia DF. 2008. Evapotranspiration: canopy architecture and climate effects. In: Trimble SW, Stewart BA, Howell TA, Eds. *Encyclopedia of water science, second edition*. Boca Raton, USA. CRC press. 6 p.

Lilienthal H, Braouer A, Betteridge K, Schnug E. 2007. Monitoring land use change in the Lake Taupo catchment between 1975, 1990 and 2002 using satellite remote sensing data. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association* **69**: 17-22.

Lindenmayer A. 1968. Mathematical models for cellular interaction in development, Parts I and II. *Journal of Theoritical Biology* **18**: 280-315.

Luisi PL. 2003. Contingency and determinism. *Philosophical Transactions. Series A, Mathematical, Physical, and Engineering Sciences* **361**: 1141-1147.

MacAdam JW, Volenec JJ, Nelson JC. 1989. Effects of nitrogen on mesophyll cell division and epidermal cell elongation in tall fescue leaf blades. *Plant Physiology* **89**: 549-556.

Mahalladi MN. 1998. Modelling interactions in grass-clover mixtures. *Ph.D. Thesis.* Wageningen Agricultural University, Wageningen, Pays-Bas.

Mandelbrot B. 1982. *The Fractal Geometry of Nature.* San Francisco. USA. Freeman. 468 p.

Marriott CA, Zuazua MT. 1996. Tillering and partitioning of dry matter and nutrients in Lolium perenne growing with neighbours of different species : effects of nutrient supply and defoliation. *New Phytologist* **132**: 87-95.

Marx K. 1867. *Le capital, Livre I, section 8*. Paris. Champs Flammarion. 274 p.

Matthew C, Lemaire G, Sackville-Hamilton NR, Hernandez-Garay A. 1995. A modified self-thinning equation to describe size/density relationships for defoliated swards. *Annals of botany* **76**: 579-587.

McMaster GS. 2005. Phytomers, phyllochrons, phenology and temperate cereal development. Centenary review. *The Journal of Agricultural Science* **143**: 137-150.

McNaughton SJ. 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. *American Naturalist* **124**: 863-886.

McSteen P, Leyser O. 2005. Shoot Branching. *Annual Review of Plant Biology* **56**: 353-374.

McSteen P. 2009. Hormonal regulation of branching in grasses. *Plant physiology* **149**: 46-55.

Mech R, Prusinkiewicz P. 1996. Visual models of plants interacting with their environment. *Proceedings of SIGGRAPH 96*, 397-410.

Minchin P, Lacointe A. 2005. New understanding on phloem physiology and possible consequences for modelling long-distance carbon transport. *New Phytologist* **166**: 771-779.

Minchin PEH. 2007. Mechanistic modelling of carbon partitioning. In: Vos J, Marcelis LFM, de Visser PHB, Struik PC, Evers JB, Eds. *Functional Structural plant Modelling in Crop Production*. Dordrecht. Pays-Bas. Spinger. 113-122.

Monod J. 1970. *Le hasard et la nécessité. Essai sur le philosophie naturelle de la biologie moderne.* Paris. Seuil. 244 p.

Monsi M, Saeki T. 1953. Uber den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung fur die Stoffproduktion. *Japanese Journal of Botany* **14**: 22-52.

Monsi M, Uchijima Z, Oikawa T. 1973. Structure of foliage canopies and photosynthesis. *Annual Review of Ecology and Systematics* **4**: 301–327.

Monteith JL. 1965. Light distribution and photosynthesis in field crops. *Annals of Botany* **29**: 17–37.

Morin E. 1993. *Introduction à la pensée complexe.* Paris. Seuil. 158 p.

Morvan-Bertrand A, Boucaud J, Prud'homme MP. 1999. Influence of intial levels of carbohydrates, fructans, nitrogen, and soluble proteins on regroth of Lolium perenne L. cv. Bravo following defoliation. *Journal of Experimental Botany* **50**: 1817-1826.

Nelson CJ, MacAdam JW. 1989. Cellular dynamics in the leaf growth zone. *Current Topics in Plant Biochemistry and Physiology* **8**: 207-223.

Nelson CJ, Zarrough KM. 1981. Tiller density and tiller weight as yield determinants of vegetative swards. In: Wright CE, Ed. *Plant Physiology and Herbage Production. Brit. Grassl. Soc. Occasional Symp. 13.* Hurley. UK. 25-29

Olson BE, Richards JH. 1988. Annual replacement of the tillers of Agropyron desertorum following grazing. *Oecologia* **76**: 1-6.

Osmont KS, Sadeghian N, Freeling M. 2006. Mosaic analysis of extended auricle (eta1) suggests that a two-ways signaling pathway is involved in positioning the blade/sheath boundary in Zea mays. *Developemental Biology*. **295**: 1-12.

Padilla JM, Otegui ME. 2005. Coordination between leaf initiation and leaf appearance in field-grown Maize (Zea mays): genotypic differences in response of rates to temperature. *Annals of Botany* **96**: 997-1007.

Pant HK, Adjei MB, Scholberg JMS, Chambliss CG, Rechcigl JE. 2004 Forage production and phosphorus phytoremediation in manure-impacted soils. *Agronomy journal.* **96**: 1780-1786.

Passioura JB. 1979. Accountability, philosophy and plant physiology. *Search* **10**: 347-350.

Piazza P, Jasinski S, Tsiantis M. 2005. Evolution of leaf developemental mechanisms. *New phytologist* **167**: 693-710.

Poiret M. 1999. Evolution des cultures et impacts sur l'environnement. Rapport de la commission européenne "Agriculture, environnement, développement rural : faits et chiffres - Les défis de l'agriculture". *Eurostat http://ec.europa.eu/agriculture/envir/report/fr/evo_cu_fr/report_fr.htm*

Pouteau S, Amzallag GN, Fleury V, Laurent M, Paldi A. 2007. *Génétiquement indéterminé, le vivant auto-organisé.* Versailles. Quae Editions. 174 p.

Prache S, Peyraud JL. 1997. Préhensibilité de l'herbe pâturée chez les bovins et les ovins. *INRA Productions Animales* **10**: 377-390.

Pradal C, Boudon F, Nouguier C, Chopard J, Godin C. 2007. PlantGL : a Python-based geometric library for 3D plant modelling at different scales. *Technical Report 6367, INRIA.*

Pradal C, Dufour-Kowalski S, Boudon F, Fournier C, Godin C. 2008. OpenAlea : a visual programming and component-based software platform for plant modelling. *Functional Plant Biology* **35**: 751-760.

Prigogine I, Stengers I. 1978. *La nouvelle alliance.* Paris. Gallimard. 439 p.

Prud'homme MP, Gonzalez B, Billard JP, Boucaud J. 1992. Carbohydrate content, fructan and sucrose enzyme activities in roots, stubble and leaves of ryegrass (Lolium perenne L.) as affected by source/sink modification after cutting. *Journal of Plant Physiology* **140**: 282-291.

Prunsinkiewicz P, James M, Mech R. 1994. Synthetic Topiary. *Computer Graphics Proceedings, Annual Conference Series, ACM SIGRAPH*. 351-358.

Prusinkiewicz P, Lindenmayer A. 1990. *The Algorithmic Beauty of Plants.* Berlin. Springer-Verlag. 211 p.

Reinhardt D, Kuhlemeier C. 2002. Plant architecture. *EMBO reports* **3**: 846-851.

Prusinkiewicz P, Allen M, Escobar-Gutierrez A, Dejong TM. 2007. Numerical methods for transport-resistance source-sink allocation models. In: Vos J, Marcelis LFM, de Visser PHB, Struik PC, Evers JB, Eds. *Functional Structural plant Modelling in Crop Production*. Dordrecht. Pays-Bas. Spinger. 123-137.

Rhodes I. 1971. Productivity and canopy structure of two contrasting varieties of perennial ryegrass (Lolium perenne L.) grown in a controlled environment. *Journal of British Grassland Society* **26**: 9-13.

Rhodes I, Mee SS. 1980. Changes in dry matter yield associated with selection for canopy characteristics in ryegrass. *Grass and Forage Science* **35**: 35-39.

Ribeiro Filho HMN, Delagarde R, Peyraud JL. 2005. Herbage intake and milk yield of dairy cows grazing perennial ryegrass swards or white clover/perennial ryegrass swards at low -and medium- herbage allowances. *Animal Feed Science and Technology* **119**: 13-27.

Richards JH. 1993. Physiology of plants recovering from defoliation. In: Baker MJ, Crush JR, Humphreys LR, Eds. *Proceedings of the XVII international grassland congress. New Zealand Grassland Association.* Palmerston North, New Zealand. 85-94.

Rimmington GM. 1984. A model of the effect of interspecies competition for light an dry-matter production. *Australian Journal of Plant Physiology* **11**: 277-286.

Ritchie JT, Otter S. 1985. Description and performance of CERESWheat: A user-oriented wheat yield model. *ARS WheatYield Project* **38**: 159-175.

Rochel X. 2009. Complément de cours de biogéographie de l'université de Nancy II, *www.xrochel.info*.

Rotundo JL, Aguiar MR. 2008. Herbivory resistance traits in populations of Poa ligularis subjected to historically different sheep grazing pressure in Patagonia. *Plant Ecology* **194**: 121-133.

Satoh I. 2009. Morphogenetic structure of distributed systems. In: Doursat R, Sayama H, Michel O, Eds. *Proceedings of the 1st international morphogenetic engineering workshop. ISC PIF*. Paris.France. 11-11.

Schaufele R, Schnyder H. 2000. Cell growth analysis during steady and non-steady growth in leaves of perennial ryegrass (Lolium perenne L.) subject to defoliation. *Plant, Cell and Environment* **23**: 185-194.

Schnyder H, Seo S, Rademacher IF, Kuhbauch W, 1990. Spatial distribution of growth rates and of epidermal cell length in the elongation zone during leaf development in Lolium perenne L. *Planta* **181**: 423-431.

Semmartin M, Claudio G. 2006. Intraspecific changes in plant morphology, associated with grazing, and effects on litter quality, carbon and nutrient dynamics during decomposition. *Austral ecology* **31**: 99-105.

Sheehy JE, Cobby JM, Ryle JA. 1978. The growth of perennial ryegrass: a model. *Annals of Botany* **43**: 335-354.

Simon JC, Lemaire G. 1987. Tillering and leaf area index in grasses in the vegetative phase. *Grass and Forage Science* **42**: 373-380.

Sinoquet H, Varlet Grancher C, Bonhomme R. 1993. Modelling radiative transfer within homogeneous canopies : basic concepts. In : Varlet-Grancher C, Bonhomme R, Sinoquet H, Eds. *Crop structure and light microclimate.* Paris. Inra editions. 207-228.

Skinner R, Simmons S. 1993. Modulation of leaf elongation, tiller appearance and tiller senescence in spring barley by far-red light. *Plant, Cell and Environment* **16**: 555-562.

Skinner RH, Nelson CJ. 1992. Estimation of potential tiller production and site usage during tall fescue canopy development. *Annals of Botany* **70**: 493-499.

Skinner RH, Nelson CJ. 1994. Epidermal cell division and the coordination of leaf and tiller development. *Annals of Botany* **74**: 9-15.

Skinner RH, Nelson CJ. 1995. Elongation of the grass leaf and its relationship to the phyllochron. *Crop Science* **34**: 4-10.

Smit HJ, Jansen EM, Piontkowitz K, Troost MH, Truong M, Elgersma A. 2002. Genetic Variation for Grass morphological parameters. *Grassland Science in Europe* **7**: 356-357.

Smit HJ, Tas BM, Taweel HZ, Elgersma A. 2005. Sward characteristics important for intake in six Lolium perenne varieties. *Grass and Forage Science* **60**: 128–135.

Smit HJ, Metzger MJ, Ewert F. 2008. Spatial distribution of grassland productivity and land use in europe. *Agricultural Systems* **98**: 298-219.

Smith RS, Guyomarc'h S, Mandel T, Reinhardt D, Kuhlemeier C, Prusinkiewicz P. 2006. A plausible model of phyllotaxis. *PNAS*. **103**: 1301-1306.

Sparkes DL, Holme SJ, Gaju O. 2006. Does light quality intiate tiller death in wheat ? *European journal of Agronomy* **24**: 212-217.

Steel RGD, Torrie JH. 1980. *Principles and Procedures of Statistics: a Biometrical Approach.* New York. USA. McGraw-Hill. 672 p.

Stevens PS. 1973. *Les formes dans la nature.* Paris. Seuil. 231 p.

Stoll P, Weiner J. 2000. A neighborhood view of interactions among individual plants. In: Dieckmann U, Law R, Metz JAJ, Eds. *The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity.* Cambridge. UK. Cambridge University Press. 11–27.

Sugiyama S, Yoneyama M, Takahashi N, Gotoh K. 1985. Canopy structure and productivity of Festuca arundinacea Schreb. swards during vegetative and reproductive growth. *Grass and Forage Science* **40**: 49-55.

Sullivan HL. 1896. The tall office building artistically considered. Lippincott's Magazine **57**:403–409

Tate KR, Ross DJ. 1997. Elevated $C0_2$ and moisture effects on soil carbon storage and cycling in temperate grasslands. *Global Change Biology* **3**: 225-235.

Tabourel-Tayot F. 1997. Modélisation de la répartition des assimilats en C et N d'une graminée pérenne (*Festuca arundinacea* Schreb.) pour différentes conditions de rayonnement et d'alimentation azotée. *Thèse de doctorat*. Université Paris XI Orsay. Paris. France.

Tesarová J, Seidlová F, Nátr L. 1992. Relationships between the blade and sheath growth in the same leaf and in successive leaves of winter barley. *Biologia Plantarum* **34**: 325-333.

Thénard V, Dumont R, Grosse M, Trommenschlager JM, Fiorelli JL, Roux M. 2006 Grass steer production system to improve carcass and meat quality. *Livestock Science* **105**: 185-197.

Thornley JHM, 1998. *Grassland Dynamics, An Ecosystem Simulation Model.* Oxon. UK. CAB International. 241 p.

Thornley JHM, Johnson IR. 1990. *Plant and crop modeling. A mathematical approach to plant and crop physiology.* Oxford. Clarendon Press. 660 p.

Tivet F, Da Silveira Pinheiro B, De Raissac M, Dingkuhn M. 2001. Leaf blade dimensions of rice (Oryza sativa L. and Oryza blaberrima Steud.). Relationships between tillers and the main stem. *Annals of Botany* **88**: 507-511.

TLFI. Dictionnaire « trésor de la langue fraçaise informatisé ». atilf, CNRS, Université Nancy 2. *http://atilf.atilf.fr/*

Tomlinson KW, Dominy JG, Hearne JW, O'ConnorTG. 2007. A functional–structural model for growth of clonal bunchgrasses. *Ecological Modelling* **202**: 243-264.

Tsukaya H. 2006. Mechanism of leaf-shape determination. *Annual Review of Plant Biology* **57**: 477-496.

Van Loo EN, Schapendonk AHCM, de Vos ALF. 1992. Effects of nitrogen supply on tillering dynamics and regrowth of perennial ryegrass populations. *Netherlands Journal of Agricultural Science* **40**: 381-400.

Van Volkenburgh E. 1999. Leaf expansion - an integrating plant behaviour. *Plant, Cell and Environment* **22**: 1463-1473.

Varlet-Grancher C, Bonhomme R, Chartier M, Artis P. 1982. Efficience de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal. *Oecologia Plantarum* **3**: 3-26.

Vaughan DA, Balazas E, Heslop-Harrison JS. 2007. From crop domestication to superdomestication. *Annals of Botany*. **100**: 893-901.

Verdenal A. 2004. Impact de la lumière bleue sur la croissance et la dynamique cellulaire des feuilles de ray-grass anglais (Lolium perenne L.) chez deux genotypes à morphologie foliaire contrastée. *Rapport de DEA.* ENSAIA-INPL. Nancy. France.

Vogelmann C, Bjorn LO. 1986. Plants as light traps. *Physiologia Plantarum* **68**: 704-708.

Vos J, Heuvelink E. 2006. Concepts to model growth and developement of plants. *PMA06 : The second international symposium on plant growth modeling, simulation, visulalization and applications.* 12.

Vos J, Marcelis LFM, Evers JB. 2007. Functionnal-strcutural plant modelling in crop production. Adding a dimension. In: Vos J, Marcelis LFM, de Visser PHB, Struik PC, Evers JB, Eds. *Functional Structural plant Modelling in Crop Production*. Dordrecht. Pays-Bas. Springer. 1-12.

Wang X, Guo Y, Wang X, Ma Y, Li B. 2008. Estimating photosynthetically active radiation distribution in maize canopies by a three-dimensionel incident radiation model. *Functional Plant Biology* **35**: 867-875.

Wang Z, Zhao M, Yu QX. 2001. Modeling of branching structures of plants. *Journal of theoretical biology* **209**: 383-394.

Wang C, Wang Z, Zhou Q, Song C, Guan Y, Peng Q. 2005. Dynamic modeling and rendering of grass wagging in wind. *Computer Animation and Virtual World* **16**: 377-389.

Wang Y, Li J. 2008. Molecular basis of plant architecture. *Annual Review of Plant Biology* **59**: 253-279.

Warren JM, Topping CJ. 1999. A space occupancy model for the vegetation succession that occurs on the set-aside. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **72**: 119-129.

Watanabe T, Hanan JS, Room PM, Hasegawa T, Nakagawa H, Takahashi W. 2005. Rice morphogenesis and plant architecture: measurement, specification and the reconstruction of structural development by 3D architectural modeling. *Annals of Botany* **95**: 1131-1143.

Weeden NF. 2007. Genetic changes accompanying the domestication of Pisum sativum: is there a common genetic basis tot the 'domestication syndrome' for legumes. *Annals of Botany* **100**: 1017-1025.

White J. 1979. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecological Systems* **10**: 109-145.

Wilman D. 2004. Some changes in grass crops during periods of uninterrupted growth. *Journal of Agricultural Science* **142**: 129-140.

Wilson RE, Laidlaw AS. 1985. The role of the sheath tube in the development of expanding leaves in perennial ryegrass. *Annals of Applied Biology* **106**: 385-391.

Woodward FI. 2008. Plant form and function. *New Phytologist* **178**: 462-465.

Woodward SJR. 1998. Quantifying different causes of leaf and tiller death in grazed perennial ryegrass swards. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **41**: 149-159.

Yamada T, Jones ES, Cogan NOI, Vecchies AC, Nomura T, Hisano H, Shimamoto Y, Smith KF, Hayward MD, Forster JW. 2004. QTL analysis of morphological, developmental, and winter hardiness-

associated traits in perennial ryegrass. *Crop Science* **44**: 925-935.

Yang JZ, Matthew C, Rowland RE. 1998. Tiller axis observations for perennial ryegrass (Lolium perenne) and Tall fescue (Festuca arundinaceea): number of active pytomers, probability of tiller appearance, and frequency of root appearance per phytomer for three cutting heights. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **41**: 11-17.

Yin X, Goudriaan J, Lantinga EA, Vos J, Spiertz HJ. 2003. A flexible sigmoid function of determination growth. *Annals of Botany* **91**: 361-371.

Zarrough KM, Nelson CJ, Sleper DA. 1984. Interrelationships between rates of leaf appearance and tillering in selected tall fescue populations. *Crop Science* **24**: 565-569.