PRODUCTION VÉGÉTALE ET ARCHITECTURE DES PLANTES

par Philippe **de Reffye**[1]

La modélisation de la production végétale a pour but de prédire les récoltes d'un point de vue quantitatif et d'optimiser les itinéraires culturaux. Initiée par le Hollandais de Witt (1978), elle s'appuie sur des paramètres climatiques (lumière, eau, température) et des indices végétaux comme l'indice foliaire et l'indice de récolte, pour mettre en équation la photosynthèse dont le résultat est une production de matière sèche/ jour/m² (*MS*). Sous sa forme la plus simple, en l'absence de stress hydrique, cette équation s'écrit :

$$MS = LUE \cdot PAR \cdot (1 - \exp(-k \cdot LAI)) \quad (1)$$

LUE est l'efficience de la lumière en conversion de matière sèche pour la partie active de la radiation (*PAR*) reçue par le couvert. Le *LAI* ou indice foliaire représente la surface foliaire/m² mise en place par la culture. Plus cet indice est élevé, plus il y a de lumière interceptée. Le coefficient *k* est déterminé empiriquement. Le terme exponentiel modélise le recouvrement des feuilles les unes sur les autres selon la loi de Beer-Lambert et tend rapidement vers 0 quand le *LAI* augmente. Au-delà de *LAI*=4, toute la lumière est interceptée et la production en MS d'un m² de culture sature. Les feuilles supplémentaires ne sont plus efficaces et augmenter la densité de plantation ne sert à rien. On ne peut guère produire plus de 20g MS/jour/m² dans des conditions favorables.

D'une façon générale, la production de matière sèche est divisée entre des compartiments (feuilles, tiges, racines, fruits) qui apparaissent comme des « puits » pour le stockage de la matière produite. L'indice de récolte est la proportion utile de la production de MS qui va au compartiment végétal d'intérêt économique.

L'équation (1) est la base des modèles de prédiction de récolte (PBM en Anglais). Elle cumule jour après jour la transformation en matière sèche de l'énergie reçue par le couvert. Elle peut être raffinée par l'incorporation du stress hydrique. Les PBMs ont de nombreux avantages :

- La prédiction de la récolte en fonction des facteurs climatiques est en général satisfaisante (erreur de l'ordre de 5% pour la MS).
- La plante individuelle n'est pas prise en compte dans sa composante architecturale, seuls les poids des compartiments/m² qui sont plus accessibles, sont mesurés.
- Le LAI est mesuré facilement par des capteurs de lumière.
- Le partage de la matière en compartiments (ce qui donne la récolte) selon des puits empiriquement déterminés, se révèle assez stable. Cela prouve que l'on peut conjecturer l'existence d'un pool commun, sans interaction avec la photosynthèse.

Néanmoins les PBMs ont montré à l'usage des limitations :

- Dans le LAI, le rapport (poids feuille/surface feuille) peut varier notablement en fonction du climat ou de la densité, ce qui change le comportement de l'équation (1).

[1] Cirad, Equipe-projet Digiplante (Inria – ECP – Cirad).

Copyright – Académie d'Agriculture de France – 2009. Séance du 28 janvier.

- L'indice de récolte, n'est pas toujours prédit correctement chez les céréales ou les plantes en serre comme les concombres ou poivrons à cause de la non prédiction des avortements des organes qui peuvent être très affectés par la densité du peuplement.
- les PBMs ne calculent que la matière sèche. Mais chez le concombre la MS du fruit peut varier de 2% à 5% selon les conditions climatiques et le modèle perd sa pertinence car l'erreur sur la matière fraîche calculée peut dépasser 30%. Or pour les légumes c'est la matière fraîche qui est la valeur économique.
- Le volume des organes n'est pas pris en compte. Un même poids de tomates/m², peut provenir d'un nombre différent de fruits, donnant une valeur économique différente.
- La variabilité individuelle entre plantes, souvent importante, est ignorée.

Il est apparu évident que les limitations des PBMs, provenaient de la non prise en compte de l'individu plante au sein d'un peuplement.

De leur côté, pour les besoins de l'image de synthèse, les informaticiens (notamment Françon à Strasbourg) se sont intéressés à la simulation 3D des plantes. Ceux-ci croyaient que des modèles mathématiques puissants avec peu de paramètres, tels que les fractals ou les arbres combinatoires, pouvaient construire des architectures de plantes réalistes, mais les résultats se sont montrés décevants. Or l'architecture végétale est une affaire de botanique et les modèles architecturaux des arbres issus des travaux de Hallé et Oldeman (1970) apportent les connaissances nécessaires aux informaticiens pour construire des plantes virtuelles dont le développement et la géométrie, sont fidèles à la réalité.

La modélisation du développement végétal (création des organes par les méristèmes) a été spécialement étudiée sous forme de grammaires stochastiques à Montpellier à l'UMR Amap (Cirad – Inra – Cnrs – Ird – Université Montpellier 2). Les lois de croissance, d'avortement et de ramification des méristèmes sont calibrées à partir des architectures de plantes observées, et la simulation de ces lois reproduit fidèlement les distributions des nombres d'organes produits en fonction du temps. On passe alors naturellement de la notion de compartiment à la notion d'organe. En attribuant une fonction puits à chaque organe, on peut calculer la demande totale de la plante et répartir la biomasse produite par les feuilles dans chaque organe, pas à pas pendant le processus de croissance. En particulier, on peut calculer le poids de la biomasse affectée aux feuilles et donc la surface foliaire active d'une plante. Ici on peut travailler à la fois en matière fraîche et en matière sèche. En tenant compte de la densité du peuplement on obtient finalement le LAI. Du coup la jonction entre le développement et la production est réalisée et la formule (1) redevient efficiente. Les plantes simulées intègrent donc à la fois les règles du développement et les lois de croissance. Le volume des organes produits est le résultat des interactions entre « les sources et les puits de matière sèche » et ils sont reconstruits en 3D en utilisant les règles allométriques spécifiques qui lient le volume à la géométrie. L'architecture de la plante est finalement obtenue par des opérations géométriques qui positionnent les organes dans l'espace.

L'équipe Digiplante (Inria – ECP – Cirad) a développé le modèle de croissance végétale générique GreenLab dont on peut voir le schéma de fonctionnement à la figure 1, et qui place au niveau de l'organe les fonctions dévolues aux compartiments dans les PBMs. Les organes sont classés par cohortes selon leur ordre d'apparition. Dans une même cohorte, tous les organes de même nature sont identiques et leur nombre est calculé par les règles de production de la grammaire. Une

Copyright – Académie d'Agriculture de France – 2009. Séance du 28 janvier.

avancée décisive a été réalisée par la factorisation de l'architecture en sous-structures qui permet d'accélérer notablement les calculs liés au développement et à la croissance des plantes. En effet la notion d'âge physiologique des méristèmes, bien étudiée dans l'UMR Amap, produit des instanciations dont le nombre est calculé par la grammaire qui pilote l'organogénèse. Le programme informatique qui simule l'architecture est alors remplacé par un algorithme récursif qui la calcule. Cet algorithme permet d'appliquer les méthodes classiques d'optimisation qui ont cours dans les modèles dynamiques. L'architecture de la plante observée à un moment donné, et qui a stocké et distribué par accumulation dans ses organes l'historique de la production issue de la photosynthèse, fournit par inversion du modèle les paramètres du processus de croissance. A partir des mesures prélevées sur les plantes dans un peuplement on peut ainsi calculer les paramètres du développement et des fonctions attachées aux interactions sources – puits.

La validation du modèle GreenLab a été déjà réalisée sur de nombreuses cultures (céréales, légumes) en France, en Chine et aux Pays-Bas (figure 2). Les interactions croissance – développement sont prises en compte et l'organogénèse est alors dépendante de la photosynthèse, principalement sous la dépendance du rapport entre l'offre en assimilats produits par les feuilles et la demande en biomasse des organes en expansion. Ainsi, on peut reproduire le fait qu'un arbre de 15 ans peut faire 15 cm ou 15 m selon qu'il a poussé à l'ombre ou au soleil (figure 3). De même les avortements des organes vont dépendre de seuils spécifiques franchis ou non par le rapport offre / demande d'assimilats pendant la croissance. Pour chaque plante, on peut définir une carte paramétrique qui rassemble les paramètres endogènes de la croissance, bien séparés des variables climatiques. En théorie la connaissance de cette carte est suffisante pour reproduire la croissance d'une plante sous différentes conditions (climats, densité, …) en produisant à la fois la quantité et la qualité de la récolte y compris dans sa composante stochastique. Les paramètres identifiés devraient fournir de nouveaux critères pour la sélection. Le contrôle optimal du modèle devrait enfin permettre d'optimiser rigoureusement les itinéraires culturaux (irrigation, traitement).

Dans un autre domaine, l'application la plus spectaculaire de l'architecture des plantes réside dans son utilisation en image de synthèse, comme nous l'avons dit plus haut, pour la conception des projets d'urbanisme et de paysagisme. Ici ce qui compte est de faire côtoyer le bâti et le végétal à un même niveau de réalisme. Des logiciels d'architectures et d'images de synthèse, associés à des simulateurs de plantes permettent de visualiser un paysage en 4D où le facteur temps est intégré. Ces outils maintenant couramment utilisés sont reliés à des systèmes d'informations géographiques. Ils mettent en évidence les impacts des choix dans les projets sur l'environnement (construction d'autoroutes, de carrières, *etc.*) et permettent de les corriger. Ils sont un outil très utile pour établir un dialogue nécessaire entre le citoyen et les collectivités dans les enjeux de protection de l'environnement. En France la société Bionatics (www.bionatics.com) start-up du laboratoire AMAP propose le logiciel Landsim de plus en plus diffusé a cet effet (figure 4).

Fournir de nouveaux outils aux sciences de l'environnement : telle est donc l'ambition des modèles qui intègrent la croissance et l'architecture des plantes.

Copyright – Académie d'Agriculture de France – 2009. Séance du 28 janvier.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

(1) REFFYE de P., HEUVELINK E., BARTHÉLÉMY D., COURNÈDE P.-H., 2008. – Biological and mathematical concepts for modelling plant growth and architecture. "Encyclopedia of Ecology", D. JORGENSEN, B. FATH (editors), Elsevier, p. 101-107.

(2) REFFYE de P., BARTHÉLÉMY D., COURNÈDE P.-H., JAEGER M., 2008. – Modélisation et simulation de l'architecture et de la production végétale, in "Aux origines des plantes", F. HALLÉ (editor), Fayard.

(3) KANG M., COURNÈDE P.-H., REFFYE de P., AUCLAIR D., HU B., 2008. – Analytical study of a stochastic plant growth model: application to the GreenLab model, in "Mathematics and Computers in Simulation", vol. **78**, no 1, p. 57-75.

(4) LETORT V., MAHE P., COURNÈDE P.-H., REFFYE de P., COURTOIS B., 2008. – Quantitative Genetics and Functional-Structural Plant Growth Models: Simulation of Quantitative Trait Loci Detection for Model parameters and Application to Potential Yield Optimization, in "Annals of Botany", vol. **101**, 8, p. 1243-1254.

A. MATHIEU, B. ZHANG, E. HEUVELINK, S. LIU, P.-H. COURNÈDE, REFFYE de P., 2007. – Calibration of fruit cyclic patterns in cucumber plants as a function of source-sink ratio with the GreenLab model, in "Proceedings of the 5th international workshop on FSPM", P. PRUSINKIEWICZ, J. HANAN, B. LANE (editors), November.

(5) CHRISTOPHE V., LETORT I., HUMMEL P.-H., COURNÈDE P., REFFYE de P, LECOEUR J., 2008. – Model-based analysis of the dynamics of trophic competition during ArabidopsisThaliana development, in "Functional Plant Biology", vol. In press.

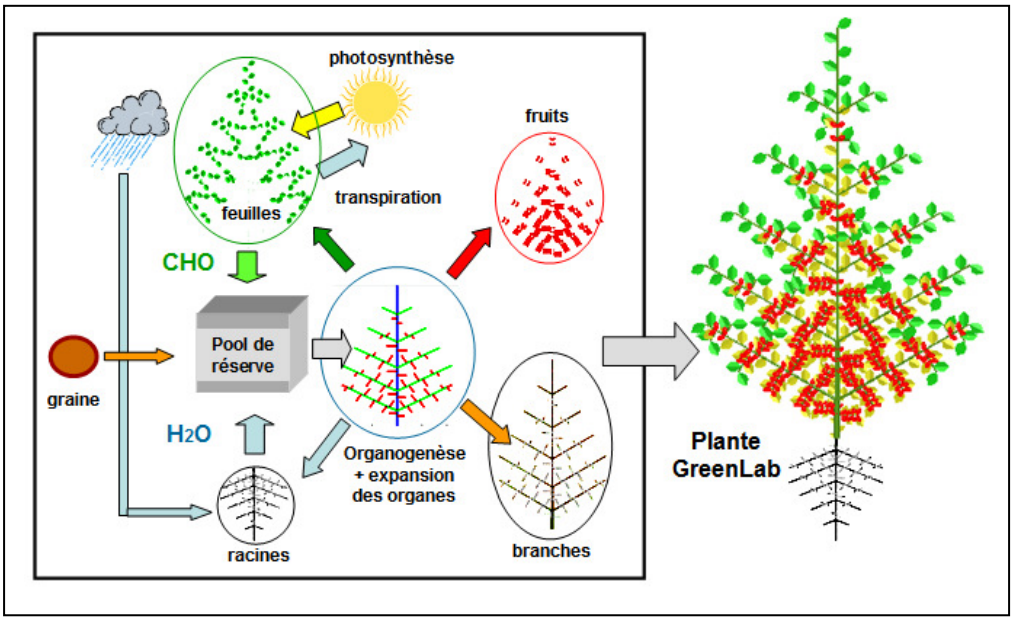

Figure (1) : organigramme de la construction d'une plante par le modèle GreenLab.

Un ensemble de paramètres identifiés par inversion du modèle sur des mesures, pilote le fonctionnement de la plante tant pour l'organogénèse (grammaire) que pour la photosynthèse (relations sources-puits) dans un environnement climatique donné.

Copyright – Académie d'Agriculture de France – 2009. Séance du 28 janvier.

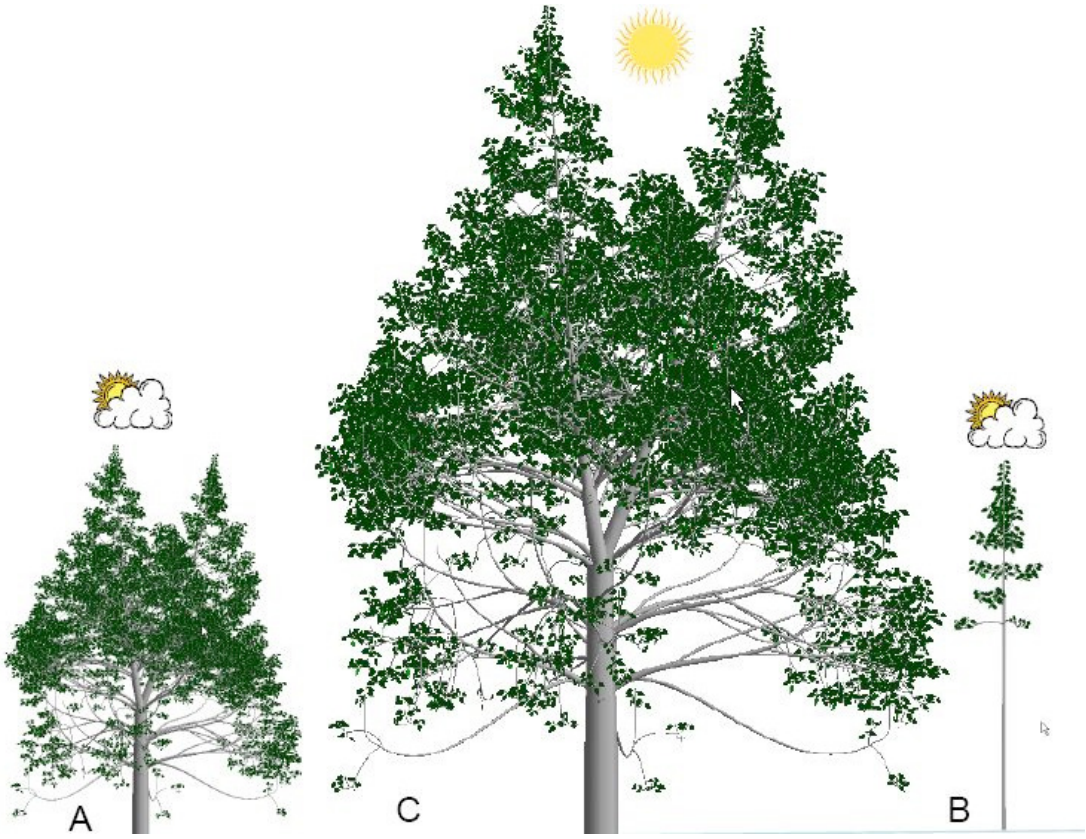

Figure 2. Interaction entre la croissance et l'environnement lumineux dans la construction de l'architecture d'un arbre en relation avec le climat (Lumière). L'arbre C a poussé en pleine lumière. Le même arbre au même âge sous ombrage donne l'arbre B qui n'est pas une simple réduction de l'architecture comme le figurerait l'arbre A. L'arbre B produit des pousses courtes avec une forte réduction de la branchaison et une augmentation de la mortalité des axes. Le phénomène est simulé en utilisant l'évolution de l'offre/demande en assimilats au cours de la croissance (A. Mathieu, équipe Digiplante).

Copyright – Académie d'Agriculture de France – 2009. Séance du 28 janvier.

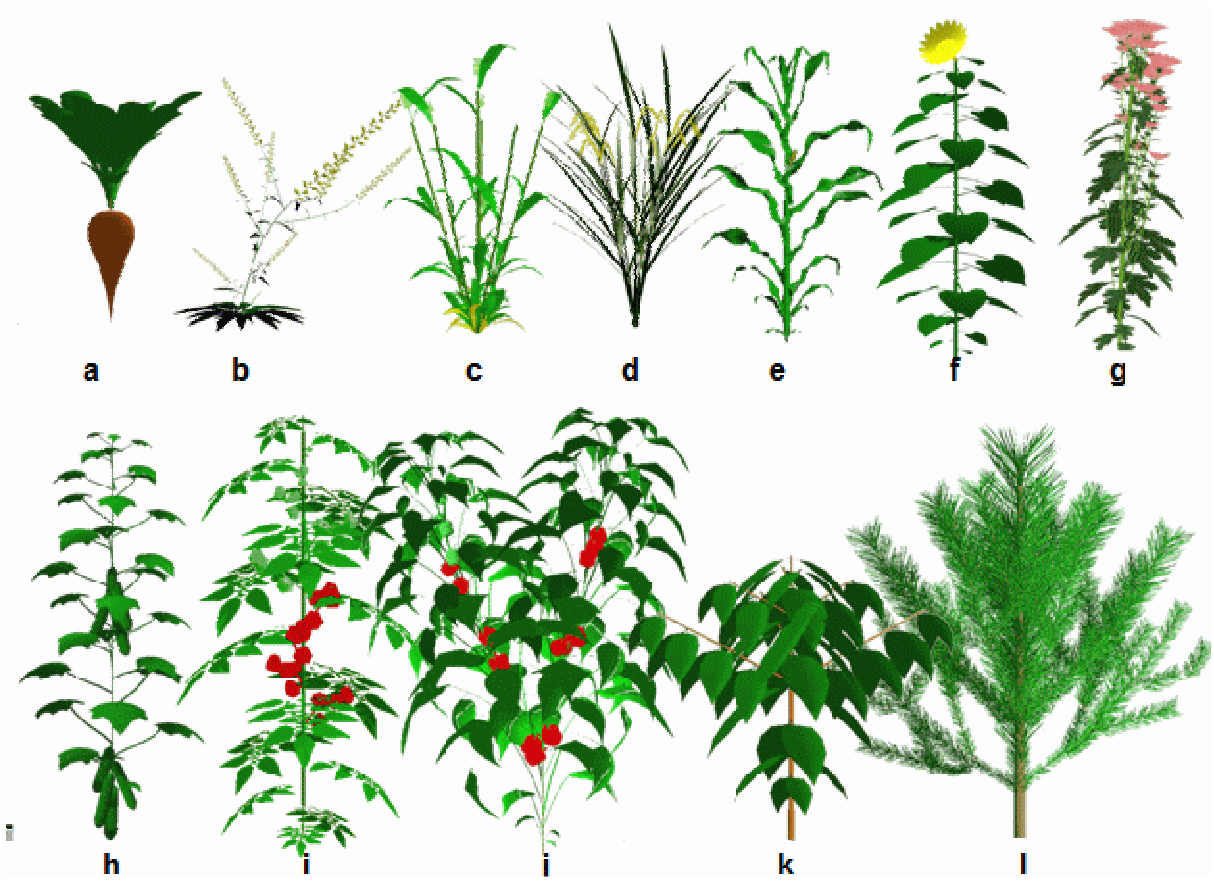

Figure 3. Simulation par le modèle GreenLab de la croissance de plantes cultivées : betterave, Arabidopsis, blé, riz, maïs, tournesol, chrysanthème, concombre, tomate, poivron, caféier, pin. Résultats des coopérations de l'équipe Digiplante avec l'INRA, l'ITB, et des universités d'agriculture néerlandaise et chinoises.

Copyright – Académie d'Agriculture de France – 2009. Séance du 28 janvier.

Figure (4) : Ce paysage Languedocien rendu par le logiciel LandSim de Bionatics n'est pas une photographie, mais une image virtuelle. Elle est reconstruite à partir des données d'un système d' information géographique de l'IGN et il est possible de se promener en temps réel dans cet espace.

Copyright – Académie d'Agriculture de France – 2009. Séance du 28 janvier.