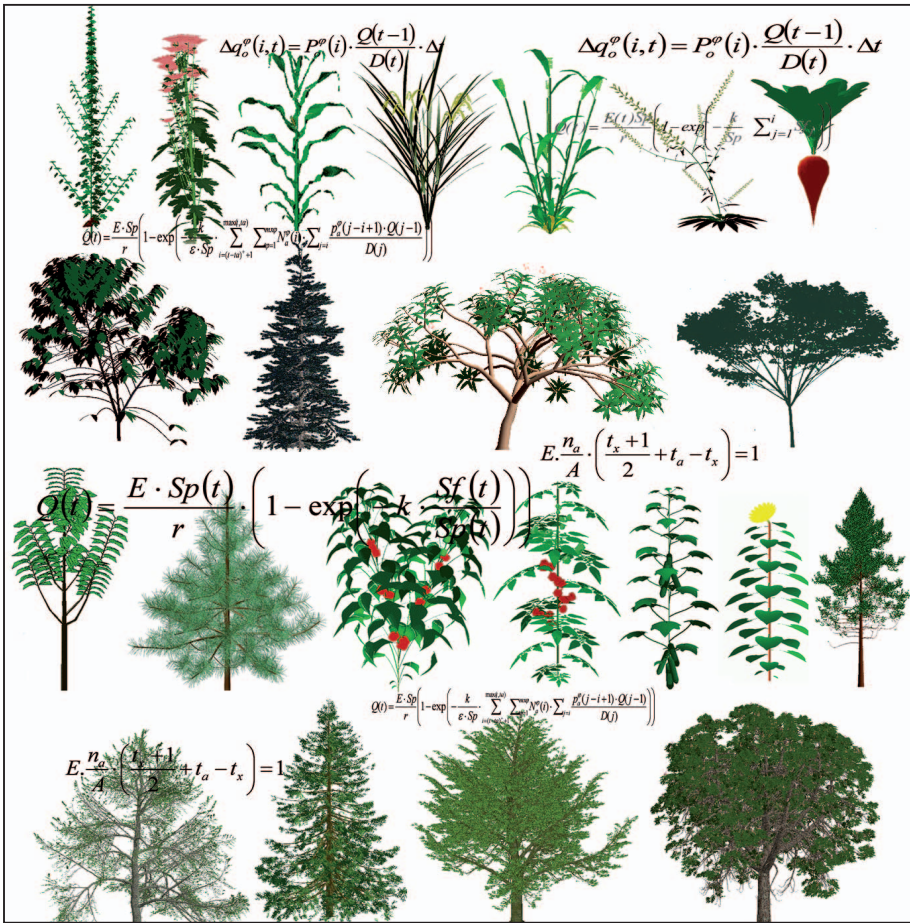


# Architecture des plantes et production végétale

Les apports de la modélisation mathématique

Philippe de Reffye, Marc Jaeger, coordinateurs  
Daniel Barthélémy, François Houllier





# Architecture des plantes et production végétale

Les apports de la modélisation  
mathématique

Philippe de Reffye, Marc Jaeger,  
Daniel Barthélémy, François Houllier,  
coordinateurs

Éditions Quae  
RD10, 78026 Versailles Cedex  
[www.quae.com](http://www.quae.com)

éditions  
**Quæ**

Cet ouvrage fait l'objet d'un soutien par la Fondation Agropolis sous la référence ID 1600-027 à travers le programme « Investissements d'avenir » (Labex Agro ANR-10-LABX-0001-01).



Il a été également soutenu par le Cirad et l'Inra.



Il a été écrit à partir des recherches menées en **France** au Cirad, à l'Inra, à l'Inria, au CNRS, à Centrale Supélec (École centrale de Paris), à l'Université Joseph Fourier de Grenoble, à l'université de Franche-Comté, à l'Institut technique de la betterave et à Bionatics SA ; en **Côte d'Ivoire** à l'université d'Abidjan ; à **Madagascar** à l'université de Mahajana ; au **Togo** à l'université de Lomé ; aux **Pays-Bas** à l'université de Wageningen ; en **Chine** à l'Université chinoise d'agriculture (CAU), à l'Académie des sciences de Chine (CAS), à l'Académie chinoise de foresterie (CAF), à l'Institute of Forest Resource Information Techniques, au Laboratoire franco-chinois de recherche en informatique, automatique et mathématiques appliquées (Liama) et au Centre d'études forestières du **Canada** (CEF).

#### AVERTISSEMENT AU LECTEUR

Cet ouvrage est une synthèse revisitée et actualisée d'un ouvrage électronique intitulé *Architecture et croissance des plantes : modélisation et applications* mis en ligne par les Éditions Quæ en 2016. Certains chapitres ont été réécrits pour y introduire des résultats de recherche très récents, publiés en 2017 ; d'autres chapitres, tel le chapitre 1 ainsi que la préface de Franck Varenne, sont restés à l'identique. Dans cet ouvrage, les auteurs ont privilégié l'exposé général des connaissances et des méthodes en modélisation mathématique et en simulation. Ils en décrivent aussi les principaux résultats sans les détailler. En revanche, ils ont réduit la place donnée à la description des algorithmes complexes de la modélisation mathématique, de la simulation et de la visualisation informatique ainsi qu'aux réflexions prospectives liés aux futurs développements du modèle. Ainsi, les interactions croissance développement et les modèles mathématiques de la biologie florale ont été peu développés ou supprimés.

Le contenu de cet ouvrage permettra au lecteur initié, mais non-spécialiste, de comprendre les fondements de la modélisation mathématique de l'architecture des plantes. Ceux et celles qui souhaitent en savoir plus peuvent compléter leurs connaissances en consultant l'ouvrage électronique précédemment cité. Il est également possible de se connecter au site éducatif [greenlab.cirad.fr/GLUVED](http://greenlab.cirad.fr/GLUVED).

L'ouvrage électronique développé *Architecture et croissance des plantes : modélisation et applications* est accessible gratuitement en format epub en se connectant sur le site des Éditions Quæ ou en scannant le QRCode placé en quatrième de couverture de cet ouvrage.

© Éditions Quæ, 2018

ISBN : 978-2-7592-262#Z&

ISSN : 1777-4624

Le code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction, même partielle, du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6<sup>e</sup>.

# Table des matières

---

<b>Remerciements</b> .....	5
<b>Préface</b> .....	7
<i>FRANCK VARENNE</i>	
<b>Introduction</b> .....	13
<i>PHILIPPE DE REFFYE</i>	
Croissance des plantes et production végétale .....	13
Architecture des plantes .....	14
Une synthèse des modèles architecturaux de la botanique et des modèles de culture de l'agronomie : le modèle mathématique GreenLab .....	15
<b>1. Notions botaniques sur l'organisation des structures végétales</b> .....	19
<i>SYLVIE SABATIER, DANIEL BARTHÉLÉMY, PHILIPPE DE REFFYE</i>	
Entités botaniques d'une structure végétale .....	20
Notions d'âge chronologique des méristèmes .....	30
Aspects déterministe et stochastique de l'architecture des plantes.....	38
Conclusion.....	38
<b>2. Structures et architectures végétales : modélisation et simulation</b> .....	41
<i>BAOGANG HU, DANIEL BARTHÉLÉMY, PHILIPPE DE REFFYE</i>	
Modélisation et simulation du développement des structures dans le cas déterministe .....	42
Modélisation et simulation du développement des structures dans le cas stochastique .....	52
Structure simulée et structure potentielle .....	73
Applications à la simulation de l'architecture des plantes .....	84
Conclusion.....	86
<b>3. Modélisation de la croissance végétale : cas déterministe</b> .....	89
<i>PHILIPPE DE REFFYE, EP HEUVELINK, VÉRONIQUE LETORT, MENGZHEN KANG</i>	
Processus biologique de base de la croissance et de la production végétale.....	90
Un exemple de modèle de culture, TomSim.....	95

Demande de la plante, fonction du développement.....	99
Équations de la croissance.....	102
Comportement du modèle, cas de la croissance libre.....	110
Comportement du modèle, cas de la croissance limitée.....	122
Influence des paramètres de l'environnement.....	122
Conclusion.....	126
<b>4. Modélisation de la croissance végétale, les opérateurs de croissance : cas stochastique</b> .....	129
<i>PHILIPPE DE REFFYE, MENGZHEN KANG</i>	
Développement stochastique et croissance des axes.....	129
Croissance sous l'effet d'un développement continu, périodique et déterministe des axes.....	131
Croissance sous l'effet d'un développement continu et stochastique des axes.....	131
Croissance sous l'effet d'un développement rythmique, synchrone et stochastique des axes.....	144
Conclusion.....	158
<b>5. Modélisation de l'acropétalie et de la basipétalie chez les herbacées</b> .....	159
<i>MENGZHEN KANG, PHILIPPE DE REFFYE</i>	
Étude du développement des herbacées.....	160
Équations génériques contrôlant les délais à l'expansion des organes.....	166
Séries organiques simples et composées.....	175
Conclusion.....	179
<b>6. La croissance secondaire</b> .....	181
<i>VÉRONIQUE LETORT, FRANCOIS HOULLIER, PHILIPPE DE REFFYE, FRÉDÉRIC BLAISE</i>	
De la dendrométrie.....	182
Intégration des modèles de la dendrométrie aux modèles structure-fonction.....	185
Modélisation de la croissance secondaire dans les modèles AmapHydro et GreenLab.....	187
Conclusion.....	200
<b>7. Validation du modèle GreenLab sur les plantes cultivées</b> .....	203
<i>BAOGUI ZHANG, YAN GUO, EP HEUVELINK, HERVÉ REY, PHILIPPE DE REFFYE</i>	
Estimation des paramètres.....	204
Mise en œuvre des méthodes inverses sur les plantes cultivées.....	204
Analyse des séries organiques.....	205
Application de l'analyse des séries organiques sur les plantes cultivées.....	210
Conclusion.....	249

<b>8. Le passage de la plante au peuplement .....</b>	<b>251</b>
<i>PAUL-HENRY COURNÈDE, PHILIPPE DE REFFYE</i>	
Introduction au peuplement végétal .....	252
Étude de la croissance du maïs dans son environnement.....	254
Effets du climat sur la stabilité des paramètres sources-puits : cas du chrysanthème .....	274
Valeur prédictive du modèle GreenLab par rapport à des modèles de culture : cas de la betterave .....	279
Passage de l'arbre isolé au peuplement forestier.....	282
Conclusion.....	291
<b>9. Applications de la modélisation de l'architecture des plantes .....</b>	<b>293</b>
<i>PHILIPPE DE REFFYE, MARC JAEGER, AMÉLIE MATHIEU</i>	
Diverses utilisations des maquettes de plantes.....	293
Génétique et modèle de plante structure-fonction.....	303
Optimisation et modèle de plante structure-fonction .....	306
Interaction croissance développement .....	310
Conclusion.....	322
<b>Conclusion générale .....</b>	<b>323</b>
<i>PHILIPPE DE REFFYE</i>	
中國研究者在發展GreenLab模型方法中的貢獻簡介 <b>The Chinese contribution to the development of the GreenLab model .....</b>	<b>329</b>
<i>胡包鋼 HU BAO GANG</i>	
<b>Références citées .....</b>	<b>335</b>
<b>Annexes.....</b>	<b>345</b>
Glossaire .....	347
Opérateurs et variables .....	350
Liste des principaux sigles .....	352
Les couleurs associées aux figures .....	353
Les auteurs de cet ouvrage .....	354





# Remerciements

---

Écoutez mon cher, nous sommes tous des voleurs, mais au bout du compte nous serons jugés sur ceci : qui avons-nous choisi de piller et qu'en avons-nous fait ?

Martha Graham à un journaliste, citée par Simon Leys  
dans *Le bonheur des petits poissons*, 2008.

La modélisation de la croissance et l'architecture des plantes a fait l'objet de toute mon attention pendant ma carrière de chercheur au Cirad sur plus de 40 ans. Celle-ci a empiété souvent sur ma vie familiale et c'est à mon épouse Catherine et à mes enfants que j'exprime en tout premier lieu ma reconnaissance, pour avoir toléré à la maison des heures supplémentaires en modélisation, même pendant les week-ends ou les vacances ! À eux, un grand merci.

J'exprime ici toute ma gratitude aux chercheurs et aux responsables des institutions de recherche qui ont rejoint et soutenu les projets Amap et GreenLab sur le long terme.

Dans l'histoire du laboratoire Amap, j'ai une gratitude particulière pour les tous premiers chercheurs qui ont contribué à son origine, à sa création et à son développement jusqu'à nos jours. Leurs actions et leurs projets ont débordé du cadre scientifique pour permettre une valorisation industrielle qui a fourni des ressources propres importantes au laboratoire. Merci à René Lecoustre et à Marc Jaeger, pour avoir fait du laboratoire un pionnier dans la représentation des plantes et des paysages, dont est issue la société Bionatics. Merci à Joël Sor, directeur des systèmes d'information du Cirad, pour avoir soutenu le projet depuis sa création dans ses composantes matérielle, logicielle et commerciale.

Une mention spéciale doit être faite pour des enseignants-chercheurs qui ont enrichi les projets Amap-GreenLab en y apportant leur savoir-faire et en lui donnant une reconnaissance dans leur propre discipline. En botanique : Francis Hallé et Claude Edelin, pour les concepts botaniques d'architecture des plantes introduits dans le modèle. En agronomie : Michaël Dingkuhn, Ep Heuvelink et Jérémie Lecoer pour les concepts des modèles de cultures et leurs adaptations au modèle. En informatique : Jean Francon, Claude Puech, Maurice Goursat, François Sillion, Jean-Pierre Quadrat de l'Inria, pour avoir formalisé le modèle sous forme de grammaire, afin de le rendre plus lisible aux mathématiciens.

L'intérêt et le soutien qu'ont donné au modèle, les mathématiciens Philippe Flageolet, André Gagalowitz, Michel Fliess, Michel Sorine de l'Inria et les informaticiens David Hill de l'université de Clermont-Ferrand et Jean Daniel Zucker de l'IRD ont constitué un précieux encouragement.

Mes premières recherches en Côte d'Ivoire ont bénéficié de l'appui des directeurs successifs de l'IFCC, Marc Belin et Jacques Capot, qui m'ont accordé leur confiance en investissant dans un ordinateur Hewlett Packard. De retour au Cirad à Montpellier dans les années 1980, ma gratitude va à Hervé Bichat, directeur du Cirad et à Jean-Marie Sifferlen, secrétaire général et directeur du département Gerdat. Convaincus de la qualité du projet, ils ont décidé la création du laboratoire Amap et ils en ont soutenu son développement.

Dans les années 1990, c'est grâce à Alain Coleno, directeur du secteur végétal à l'Inra, Yves Birot, directeur du département Forêt à l'Inra, et Jean Bouchon, directeur d'unité à l'Inra Forêt, qu'Amap est devenu un laboratoire commun Cirad-Inra. Je les remercie tous deux car ils ont permis de nombreux travaux sur l'architecture et les peuplements des arbres forestiers.

En Chine, à partir de 1998, au laboratoire Liama, le projet GreenLab, successeur du modèle Amap, a été créé en coopération avec le Cirad, grâce à l'appui du professeur Song De Ma, directeur de l'Institut d'automatique, et de Gilles Kahn, directeur scientifique de l'Inria. Ce projet, dirigé par le professeur Hu BaoGang, a permis de nombreux échanges franco-chinois et a développé les aspects mathématiques et les applications agronomiques en liaison avec la Chinese Agriculture University (CAU). Sans ces contributions et leur ancrage institutionnel, les travaux sur la modélisation n'auraient pu profiter de nouvelles avancées scientifiques.

Enfin Digiplante, dernier né des projets Amap et GreenLab, a été hébergé en 2002 dans le projet Metalau de l'Inria Rocquencourt (dirigé par Maurice Goursat). Ce projet commun entre l'Inria et le Cirad a été transféré ensuite à l'École centrale de Paris avec la création du laboratoire éponyme, Digiplante, à l'initiative du directeur du laboratoire MAS, Christian Saguez. Par son dynamisme, Paul-Henry Cournède, directeur du projet, contribue toujours au développement du modèle GreenLab, en particulier sur les aspects relatifs au formalisme et aux méthodes statistiques. Digiplante a aussi été un espace de nombreux échanges franco-chinois, de thèses et de post-doctorats.

Il faut citer enfin les contributions essentielles : en France, des instituts ITB, IRD et Irstea, en Hollande, de l'université de Wageningen, au Canada de l'UQAM, au Togo de l'université de Lomé, et en Côte d'Ivoire de l'université de Daloa.

J'adresse bien sûr mes remerciements les plus sincères et chaleureux à tous les auteurs de chapitres et aux contributeurs de cet ouvrage pour leur confiance, leurs remarques judicieuses et leurs relectures attentives qui ont permis une amélioration considérable de l'ouvrage. Enfin, à Françoise Réolon et aux équipes des éditions Quae, toute ma reconnaissance pour tout le soin porté à la réalisation de cet ouvrage complexe depuis ces débuts jusqu'à son édition et sa parution.

Philippe de Reffye

# Préface

---

*Je rêve d'une botanique qui saurait se déterminer de façon autonome, selon ses propres règles, cessant d'être à la traîne derrière la physiologie animale ou humaine : prenant en compte la plante elle-même, comme une forme de vie originale, comme un modèle en matière d'autonomie et de restauration de l'environnement, elle pourrait retrouver sa place au centre des sciences de la vie. Dans notre monde de fric, de frime, de pub, de bruit, de pollution et de brutalité, quel meilleur témoignage que celui des plantes, belles et utiles, discrètes et autonomes, silencieuses et d'une totale non-violence ?*

Francis Hallé  
dans *Éloge de la plante : pour une nouvelle biologie*.

Depuis quelques années déjà, les livres stimulants du botaniste Francis Hallé ont apporté la preuve que les plantes avaient bien des choses à nous apprendre. Fascinés que nous sommes par les bêtes, nos frères en animalité, nous nous faisons encore bien souvent une idée étriquée du vivant, de la variété de ses formes comme de ses comportements et de ses stratégies. Il n'est donc nullement vain de chercher à représenter et à modéliser les plantes. Il se pourrait même qu'il y ait aujourd'hui une certaine urgence à le faire. Ne nous faut-il pas les représenter, les simuler — comme le botaniste patiemment les dessine encore — pour qu'enfin, plus largement, nous apprenions tous à les voir ?

Ce livre de synthèse rédigé avec soin et pédagogie par Philippe de Reffye et plusieurs de ses collègues français et chinois tombe à point nommé : il pousse encore plus loin l'admirable geste copernicien de décentrage encouragé par Francis Hallé car, en un sens, il en concrétise les attendus tant sur le plan technique et méthodologique qu'épistémologique. Ce que nous montre brillamment cet ouvrage, c'est qu'aujourd'hui peut-être, ce sont les modèles de plantes — au premier rang desquels figurent ceux de Philippe de Reffye et des équipes affiliées — qui nous indiquent le mieux ou le moins mal comment il conviendrait de modéliser et de simuler le vivant en général. À l'heure où de nombreux programmes de modélisation et de simulation à visée intégrative sont lancés, c'est-à-dire ces types de programmes de recherche visant à simuler un organe voire un organisme tout entier comme une cellule eucaryote complète, le cerveau ou encore le corps humain, et à l'heure où des débats font rage à l'échelle internationale au sujet des approches les plus susceptibles de permettre une modélisation sur ordinateur à la fois biologiquement pertinente et réellement prédictive, le livre de Philippe de Reffye et de ses collègues pourrait bien apporter des éléments de réponse décisifs.

Mais peut-il y avoir réellement de la science derrière ce qui peut apparaître de prime abord comme de simples simulations informatiques et de belles images ? Il y a quelques années encore, quelques-uns pouvaient en douter. Si certaines simulations peuvent effectivement n'être que des numérisations de scènes relevant de la détection de forme et de la synthèse automatique d'images 3D à visée purement descriptive, il convient ici de faire la part des choses. Les modèles mathématiques et les modèles de simulation de Philippe de Reffye et de ses équipes mènent à des calculs biologiquement significatifs et à des images extrêmement sérieuses car ils reposent sur une somme considérable de savoirs à la fois botaniques, agronomiques et mathématiques, savoirs patiemment accumulés, choisis, critiqués, confrontés puis patiemment imbriqués pendant une longue histoire dont j'ai tenté ailleurs de retracer les épisodes charnières<sup>1</sup>. Je vais en évoquer quelques jalons ici pour mémoire. Quand je revois cette histoire après coup, avec ses tâtonnements et ses rencontres de hasard, avec ses opportunités aussi, et après en avoir plusieurs fois rediscuté avec Philippe de Reffye et ses collègues, je ne peux m'empêcher d'admirer le niveau d'abstraction, d'efficacité mais aussi et toujours le niveau de sensibilité à la diversité des plantes réelles qui sont désormais atteints par cette approche.

L'histoire de la construction progressive du modèle GreenLab — le modèle présenté dans cet ouvrage — s'est accélérée depuis une dizaine d'années mais elle a débuté il y a maintenant plus de quarante ans. Elle est intimement liée à l'ensemble de la carrière scientifique de Philippe de Reffye au Cirad, à son insatiable vocation de chercheur mais aussi à ses rencontres heureuses et à ses interactions précoces avec des collègues comme Hervé Bichat, Alain Coléno, Jean Françon, François Houllier, Daniel Barthélémy et bien sûr aussi avec tous ses doctorants, dont Marc Jaeger, Frédéric Blaise et Paul-Henry Cournède. À partir de l'enquête d'histoire essentiellement conceptuelle — mais aussi en partie institutionnelle — que j'ai proposée, on peut déceler quatre grandes périodes qui vont chacune de pair avec quatre grands types de modèles architecturaux de plantes.

La première période est celle des débuts et remonte au début des années 1970. À cette époque, Philippe de Reffye est jeune ingénieur agronome, en service à l'IFCC (Institut français du café et du cacao, qui allait plus tard rejoindre le Cirad à sa fondation), en Côte d'Ivoire. Dans le cadre initial d'une problématique agronomique de prévision de la fructification des caféiers, il est conduit à montrer d'une part les limites des modèles biométriques alors habituellement employés et d'autre part l'intérêt qu'il y a à s'aider de l'ordinateur pour procéder à une représentation pas à pas — une simulation en ce sens — certes très schématique mais historiquement exacte, de l'architecture quasi-complète du caféier. Ce premier modèle informatique de simulation de l'architecture permet de déclencher, au cours du programme, les processus stochastiques, processus dont les paramètres sont calibrés sur les données de terrain. Ces processus simulent une à une les naissances des fruits du caféier. Cette première période voit donc l'apparition d'un modèle de simulation architecturale valant pour une seule essence, le caféier.

Pour sa thèse d'État de 1979, thèse dans le jury de laquelle Francis Hallé siège, Philippe de Reffye propose un moteur de simulation de même type mais rendu

---

1. Franck Varenne. *Du modèle à la simulation informatique*. Paris, Vrin, 2007.

« universel », c'est-à-dire cherchant à simuler toutes les architectures des plantes végétales dans leur diversité, cela en allant au-delà du seul cas du caféier et en intégrant un grand nombre des particularités qualitatives et quantitatives auparavant répertoriées par les travaux des botanistes. L'idée-clé de ce travail consiste à considérer l'architecture d'une plante végétative comme le résultat de la dynamique de ses méristèmes, en lien avec la particularité du modèle architectural propre à son essence. Comme conséquence de cette idée, il convient de concentrer le moteur de simulation sur le fonctionnement des méristèmes.

Au début des années 1980, au retour de de Reffye en France, au Cirad, un collègue spécialiste de combinatoire et de mathématique discrète de l'Université Louis Pasteur de Strasbourg, Jean Françon, amplifie la portée de cette recherche en l'orientant vers des interactions fécondes avec la combinatoire, l'algorithmique et l'informatique graphique. Les étudiants de Françon contribuent à améliorer l'algorithme, la programmation mais aussi le rendu graphique des simulations effectuées par le modèle de de Reffye. Dans le cadre du laboratoire créé au Cirad de Montpellier, alors intitulé l'Atelier de modélisation de l'architecture des plantes (Amap), devenu plus tard l'unité de recherche de botanique et modélisation de l'architecture des plantes et des végétations, cette troisième période verra le développement de plusieurs modèles de simulation universels toujours plus réalistes et toujours mieux conçus d'un point de vue informatique. Il s'avère cependant assez vite que le traitement computationnel efficace — privilégiant le calcul séquentiel — entre en contradiction avec la dynamique des méristèmes : les méristèmes fonctionnent en parallèle et non de façon séquentielle. D'autre part, les modèles de simulation d'Amap de première génération, même s'ils intègrent des savoirs hétérogènes déjà nombreux<sup>2</sup> (dont ceux qui permettent de simuler la flexion mécanique des branches ou l'auto-élagage) et relevant en partie d'un retour de la structure sur le fonctionnement de la plante, sont considérés par beaucoup comme de simples modèles de description de structures. De fait, s'ils simulent bien le développement, ils ne sont pas à même de prévoir la production de matière par photosynthèse et donc la croissance secondaire en réponse à des conditions environnementales données, chose qui intéresse l'agronome au plus haut point. Dans le cadre d'une association désormais actée avec l'Inra et d'autres institutions comme l'université de Montpellier, François Houllier — directeur d'Amap au début des années 2000 — et Philippe de Reffye orientent résolument les modèles structurels existants vers la prise en compte de connaissances physiologiques et fonctionnelles : en intégrant des connaissances d'écophysiologie comme la « loi de l'efficacité de l'eau » et la « loi de la réponse à la température », Amap tend à développer de plus en plus des modèles « structurels-fonctionnels » qui ne sont donc plus prioritairement des modèles de simulation. La priorité réside non plus d'abord dans le rendu topologique et graphique de la structure architecturale mais avant tout dans le réalisme de la production de matière en réaction à des conditions environnementales. Les images de simulation deviennent clairement secondaires bien que, par leur réalisme botanique structurel conservé et par leur aspect prédictif essentiel, elles contribuent toujours d'une part à la vérification des

2. J'ai alors proposé de nommer « modélisation pluriformalisée » la capacité que donne l'ordinateur d'intégrer et de co-calculer dans un unique programme informatique plusieurs modèles relevant de savoirs empiriques, théoriques ou explicatifs distincts et exprimés chacun dans des formalismes distincts.

hypothèses du modèle et d'autre part à la diffusion remarquable (comme cela avait été le cas très précocement, dès les années 1980) des logiciels Amap vers d'autres métiers que ceux qui sont strictement liés à l'agronomie comme le paysagisme, l'urbanisme ou l'analyse et l'interprétation d'images satellitaires.

À partir du début des années 2000, on entre donc nettement dans une quatrième période, celle que j'ai proposé de nommer « période de remathématisation ». Cette période s'illustre par des avancées remarquables en termes de simplification mathématique et informatique des algorithmes mais aussi en termes de recentrage des concepts botaniques moteurs, cela en lien avec des chercheurs de l'Inria de France et de Chine, de l'Institut d'automatique de Pékin et de l'université d'agronomie de Chine. La structure auparavant simulée organe par organe est désormais calculée type de phytomères par type de phytomères : ce sont les quantités et les distributions des phytomères qui sont directement calculées. Leur naissance n'est donc plus simulée pas à pas. Comme on le verra dans cet ouvrage procédant de manière constructive, la partie de la théorie des processus stochastiques dite « théorie du renouvellement » est systématiquement employée en lien avec les concepts d'ordre de ramification et d'âge physiologique, cela pour mener à l'écriture non plus seulement de modèles de processus stochastiques mais directement d'équations algébriques reliant les moments ou les distributions des processus stochastiques qui sont en cause à chaque ordre. La simulation stochastique est donc moins présente que dans les logiciels « tout simulation » même si la variabilité finale des résultats obtenus reste semblable. Le nombre d'étapes de calcul s'en trouve considérablement réduit. Comme il est impossible de s'exprimer mieux que les auteurs eux-mêmes à ce sujet, je citerai ici brièvement un passage de la fin du chapitre 5 de l'ouvrage électronique *Architecture et croissance des plantes : modélisation et applications* qui me paraît bien résumer la teneur de cette récente et formidable avancée :

À partir de l'automate botanique de GreenLab, quelle que soit sa complexité, on peut déduire des opérateurs compacts sous forme matricielle, qui permettent d'écrire des algorithmes récursifs qui factorisent le calcul du développement et qui donnent directement la moyenne et la variance des nombres de phytomères produits par catégorie, sans recours à la simulation stochastique. Le résultat le plus important est que le temps de calcul dépend de l'âge de la plante et non du nombre d'éléments à fabriquer, comme c'est le cas des simulateurs de plantes classiques. La liaison nombre de phytomères produits et temps de calcul est quadratique. Un autre résultat important est que le mode quasi aléatoire basé sur les sous-structures donnent des simulations stochastiques de qualités comparables aux simulations pseudo aléatoires pour la moyenne et la variance avec des performances bien meilleures, car basées sur la factorisation en sous-structures. Les temps de calculs sont proportionnels à la taille de la collection et au carré de l'âge de la plante comme pour le mode algorithmique. De plus, le mode quasi aléatoire permet aussi de dessiner les plantes stochastiques d'une façon plus efficace. Ce mode est par conséquent le choix du modèle GreenLab.

Ainsi, après une période qui a favorisé l'intégration de modèles de divers aspects ou organes de la plante sous la forme de simulation à base de modèle « pluriformalisé », une période de maturité a succédé et elle a retrouvé le chemin de l'élégance et de l'efficacité mathématique. Cette efficacité n'est pas tant recherchée en tant que telle, même si l'esprit peut certes se réjouir qu'une théorie davantage unitaire formellement ait remplacé les embranchements de computations de modèles partiels et de processus stochastiques : comme l'expliquent souvent les auteurs, elle

est recherchée d'abord parce qu'elle autorise que des méthodes inverses existent qui permettent l'identification efficace et rapide sur le terrain des paramètres nécessaires au calibrage du modèle, ensuite parce qu'en simplifiant l'algorithme, son nombre d'étapes de computation diminue considérablement et que, par là et comme par contre-coup, sa visualisation sous forme d'image de synthèse en est facilitée, et enfin parce que cette simplification obtenue d'un côté permet d'un autre côté que le modèle continue à se tourner vers l'avenir c'est-à-dire continue à autoriser que toujours plus de savoirs botaniques et agronomiques stabilisés puissent encore venir s'y intégrer et s'y rendre compatibles.

Qu'admire-t-on au final dans une simulation de plantes particulièrement réaliste ? Ce n'est pas si évident de le savoir, à la réflexion. Est-ce que — à travers sa simulation — c'est la plante réelle que l'on admire dans son inventivité morphologique, la simulation n'en étant qu'une représentation évocatrice ? Ou bien est-ce la simulation que l'on admire dans sa capacité unique à répliquer et à feindre cette même plante ? Ou bien encore n'est-ce pas plutôt l'art et la maîtrise technique du concepteur de la simulation et des formalismes que l'on admire ? Ou bien finalement, n'est-ce pas le génie inventif du « concepteur » de la plante réelle, à savoir la bricoleuse et ingénieuse évolution des espèces ? On s'en doute : dans le regard et dans la pratique scientifique de Philippe de Reffye et de ses collègues, c'est tout cela à la fois. C'est la plante vivante d'abord, son histoire, sa dynamique, son développement et sa croissance, mais aussi leurs représentations, leurs formalisations, leurs simulations. C'est la raison pour laquelle ce livre — tout à la fois technique et synthétique — nous invite à de nouvelles admirations, à une *admiration* augmentée, comme on parle de réalité augmentée. L'admiration pour les plantes y est toujours présente et même directrice : elle ouvre le chemin à la connaissance, mais pas à n'importe quelle connaissance, à une connaissance respectueuse de la diversité car radicalement multi-types, réellement multidisciplinaire et pas seulement multifactorielle. Le recueil des données mène ici à des représentations intégratives mais mesurées, ainsi qu'à des applications opérationnelles de ces représentations mesurées. Les échelles des phénomènes ne sont pas réduites, mais respectées. La pluralité des phénomènes est reconnue et intégrée. Ce qui est encore ignoré est également reconnu et pris en compte. C'est pourquoi, au final, il me semble que, malgré son indéniable technicité mathématique et sa mobilisation d'une nécessaire érudition botanique, ce livre doit trouver un large lectorat : ce lectorat sera amplement récompensé s'il est vrai que — ce dont je ne doute personnellement pas — les pratiques sérieuses et scientifiquement fécondes de modélisation et de simulation intégratives ont, au-delà d'une actualité brûlante et pour certaines d'une visibilité quelque peu prématurée, un avenir tout à fait considérable dans les sciences de la vie et même au-delà.

Franck Varenne

Maître de conférences en épistémologie, université de Rouen Normandie  
Unité mixte de recherche IHPST (UMR 8590)





# Introduction

---

PHILIPPE DE REFFYE

Comment modéliser l'architecture et la production végétales et pourquoi faire ? Combien de paramètres nécessaires et suffisants faut-il identifier dans la mise au point du modèle pour pouvoir simuler la morphogenèse végétale le mieux possible ? Réciproquement, comment, à partir des observations sur une plante, retrouver ces paramètres qui pilotent la croissance en biomasse et le développement architectural ?

La modélisation de la croissance et de l'architecture des plantes (modélisation structure-fonction des plantes ou FSPM) s'inscrit dans le cadre d'une discipline récente, dénommée « biologie intégrative ». Selon Gilbert Chauvet (1993) : « La biologie intégrative est une nouvelle science, dont le développement pose des difficultés théoriques difficiles et spécifiques issues des mathématiques, de la physique et de la biologie. Elle concerne la description intégrée des multiples phénomènes intervenant dans les divers niveaux des organisations structurale et fonctionnelle hiérarchiques du vivant (emboîtement de poupées russes). Le vivant est différent des systèmes physiques par sa construction hiérarchique tant structurale que fonctionnelle, et en conséquence par l'existence de discontinuités structurales. L'organisation hiérarchique selon les échelles d'espace et de temps est un élément fondamental de la biologie intégrative ».

## ► Croissance des plantes et production végétale

En ce début de <sup>xxi</sup>e siècle, les végétaux sont plus connus et étudiés à l'échelle moléculaire, cellulaire ou au niveau du peuplement qu'à l'échelle de la plante entière, telle qu'elle nous apparaît, observable et manipulable.

À l'échelle du peuplement végétal, les modèles de cultures de l'agronomie prédisent la récolte et la production de biomasse par unité de surface (généralement au m<sup>2</sup>) et sa répartition dans les différents compartiments d'organes produits par les plantes (feuilles, fruits, entrenœuds, racines, etc.), en fonction de la surface foliaire et des facteurs environnementaux (température, lumière, eau, etc.). L'architecture de la plante, base de la production végétale est totalement absente.

À l'échelle de la plante entière, les descriptions emploient des notions de forme qualitatives. On parle, par exemple, de houppier pour caractériser la couronne vivante d'un arbre qui porte les feuilles, et de port pour décrire son aspect visuel (port en boule, pleureur, fastigié...).

L'accumulation des connaissances en biologie moléculaire et en physiologie végétale ne semble plus suffisante pour rendre compte du fonctionnement du système de la plante entière et il est illusoire de croire que l'on peut comprendre la morphogénèse des plantes en la réduisant à des concepts emblématiques comme les fractals ou le nombre d'or. Pas plus que la solution ne peut être représentée par une équation aussi complexe soit-elle. Conformément aux méthodes de la biologie intégrative, il est nécessaire d'analyser en détails le fonctionnement des organes, entités du système de la plante, pour en faire des sous-modèles validés qui, par intégration et consolidation, font émerger au niveau global le fonctionnement et la construction de la plante, c'est-à-dire sa morphogénèse.

## ► Architecture des plantes

Les premières études sur l'architecture des plantes ont été menées dans des contextes mono-disciplinaires.

### Les modèles architecturaux de la botanique

À partir des années 1980, Francis Hallé et Roelof Oldeman (1978) établissent une typologie du développement des plantes à partir de la description du fonctionnement des bourgeons (continu, rythmique, à floraison axiale, terminale, etc.). Vingt-six modèles sont suffisants pour caractériser les architectures du monde végétal.

### Les modèles de plantes virtuelles

À partir de 1990, l'informaticien rêve de trouver un algorithme universel qui contient implicitement toute la morphogénèse végétale. Son intérêt se porte sur les divers formalismes informatiques adaptés au sujet : arbres combinatoires (Jeanney 1992), grammaires (Pruzinkiewicz, 1988, Kurth 1989), fractals (Smith, 1984), système multi-agents (Eschenbach, 2005), etc., qui simulent l'architecture des plantes, formalismes dans lesquels la géométrie joue un rôle premier, mais où le fonctionnement des organes est souvent ignoré. Cependant, les plantes virtuelles produisent des images de synthèse d'architectures de plantes de grande qualité (Deussen, 2005, Palubicki 2009). Dans les applications multimédia, ce n'est pas la conformité aux règles de l'architecture des plantes (qui n'est accessible qu'aux botanistes), ou la production végétale (qui n'est accessible qu'aux agronomes) qui comptent, mais l'aspect esthétique de l'image.

### Les modèles de plantes computationnelles de l'agronomie

On désigne par le terme de « plante computationnelle » une plante virtuelle, calculée par un modèle de simulation, présentant des aspects structuraux ou fonctionnels. Développés à partir des années 2000, ces modèles de plantes très spécifiques visent à simuler précisément le fonctionnement physiologique associé à la croissance et l'architecture de la plante en liaison avec les paramètres de l'environnement. Les organes jouent ici un rôle fonctionnel sur des bases empiriques (Allen, 2005, Wernecke 2000). Ces types de plantes basées uniquement sur la simulation sont inadaptés pour l'instant aux besoins de l'agronome car elles ne sont pas validées

par l'observation : il n'y a pas de méthode pour estimer les nombreux paramètres dont les valeurs empiriques proviennent de la littérature scientifique. Par ailleurs, le manque de généralité ne permet pas de dégager des notions intégratives essentielles.

Il s'agit plutôt d'un exercice académique qui capitalise et simule par un programme informatique un système complexe de connaissances en physiologie végétale.

Les plantes croissent lentement et les suivis de croissance sont coûteux en temps et laborieux à mettre en œuvre. L'architecture des plantes est complexe, souvent volumineuse, son aspect stochastique perturbe la prise de données. Les processus de mortalité font que de nombreuses données sont perdues (senescence des organes, élagage des branches,...) et ne permettent pas de reconstituer la biomasse manquante.

En l'absence de modèle mathématique du développement architectural, il n'est pas possible de définir un système de mesures sur l'architecture végétale efficient pour identifier et estimer les paramètres du fonctionnement de la plante entière : sans théorie, il n'y a pas de mesures valables.

Enfin, sachant que le modèle n'approche qu'imparfaitement la plante dans sa réalisation, l'obtention préalable d'un jeu de données issues de la simulation du modèle est une phase nécessaire pour mettre au point l'estimation des paramètres à partir des données par les méthodes inverses.

## ► Une synthèse des modèles architecturaux de la botanique et des modèles de culture de l'agronomie : le modèle mathématique GreenLab

Le modèle GreenLab exposé dans cet ouvrage apporte sa contribution à l'amélioration des plantes computationnelles en s'appuyant sur les connaissances acquises en botanique (modèles architecturaux) et en les croisant avec celles acquises en agronomie (modèles de cultures). Chaque espèce de plante (betterave, riz, cotonnier, érable, etc.) représente une facette d'un seul et même modèle qui vise une grande généralité. Des méthodes inverses d'estimation des paramètres ont été développées pour sa validation et la mise en œuvre des applications.

Conformément aux principes de la biologie intégrative, il s'agit de modéliser le fonctionnement des organes individuels, puis d'étudier le fonctionnement de la structure végétale qui les assemble. Le formalisme informatique de l'implémentation du modèle est secondaire par rapport à la réalisation d'une plante simulée, pourvu qu'il soit fidèle au modèle.

Le niveau d'observation du modèle GreenLab est le phytomère. C'est l'entité botanique de base qui se répète pour constituer l'axe végétatif. Mise en place par un méristème terminal, elle est constituée d'un entrenœud terminé par un nœud qui porte les organes végétatifs (feuilles, inflorescences, ramifications, etc.). À partir de cette entité élémentaire, par assemblage et en changeant de niveau d'observation, se dessinent les cohortes (ensembles d'organes de même nature apparus simultanément), les séries organiques (suites d'organes de même nature apparus

successivement) et les sous-structures (complexes ramifiés organisés selon la notion d'« âge physiologique »).

On se place d'abord dans des conditions d'environnement stable pour connaître la croissance et le développement d'une plante sans contrainte ; cela servira éventuellement de référence pour mesurer l'action d'un stress (hydrique notamment). On travaille dans le cadre de plantations agronomiques équiennes, monospécifiques, où l'on a affaire à des clones (caféiers) ou des variétés cultivées génétiquement pures (cotonniers) selon des densités homogènes et exemptes de stress. La même plante est répétée dans sa variabilité.

On est encore bien loin de pouvoir modéliser et simuler une scène végétale naturelle dans toute sa diversité. Quatre étapes sont nécessaires pour simuler la croissance et l'architecture d'un peuplement végétal.

## **Modélisation mathématique du fonctionnement des méristèmes et du développement de l'architecture végétale**

L'architecture d'une plante avec ses axes ramifiés est la matérialisation, sous forme de trajectoires, du fonctionnement des méristèmes (chapitre 1). Les axes végétatifs sont édifiés par des méristèmes terminaux qui ont des états de différenciations différents, appelés « âges physiologiques » (Rivals, 1965), l'âge physiologique sera exprimé par le symbole  $\varphi$  dans l'ouvrage. Les modèles architecturaux des plantes sont simulés en utilisant un « automate botanique » (chapitres 1 et 2). L'automate réplique le fonctionnement des méristèmes en édifiant des axes ramifiés constitués de séries de phytomères. Le temps est discrétisé en cycles de développement ( $CD$ ) pour simuler un processus de Bernoulli (chapitre 2) ; l'aspect stochastique du développement des plantes est ainsi exprimé.

À ce stade, une distinction est faite entre l'aspect simulé qui crée des distributions de plantes aléatoires issues du modèle, et l'aspect calculé qui donne directement les statistiques (moyennes, variances) du nombre d'organes produits au cours du développement. La notion de « structure potentielle » (chapitre 2) est un outil particulièrement efficace pour traiter ce deuxième aspect.

L'estimation des paramètres du développement d'une plante observée (c'est-à-dire du fonctionnement des méristèmes) se fait selon la « méthode des cimes » (chapitre 2) à partir des mesures faites directement sur l'architecture par sondages ciblés. Cette approche a été validée sur diverses plantes cultivées telles que le blé, le caféier, le peuplier, l'orme du Japon parmi d'autres (chapitres 2, 7, 8).

## **Modélisation mathématique du fonctionnement des organes et de la croissance végétale**

Le modèle GreenLab (chapitre 3) reprend les lois agronomiques retenues dans les modèles de culture, tels que Pilote (Mailhol, 1996) ou TomSim (Heuvelink 1999), et les adapte au niveau de la plante individuelle. GreenLab se positionne plus particulièrement au niveau du phytomère et de ses organes associés.

Le cycle de croissance pendant lequel est fabriquée et allouée la biomasse aux organes, est identifié en durée au cycle de développement (chapitre 2), ceci discrétise