

Le monde végétal

Philippe de Reffye, Marc Jaeger et Paul Henry Cournède.

Une brève histoire de l'étude des plantes.

Nous devons aux plantes notre oxygène, notre nourriture, notre santé, notre mobilier, notre habillement et l'agrément de notre environnement naturel extérieur et intérieur, c'est dire assez leur importance et leur utilité. L'usage des plantes accompagne l'histoire de l'humanité qui a développé d'abord la cueillette puis l'agriculture et parallèlement a découvert les vertus des plantes médicinales. Il a fallu identifier et sélectionner les espèces, choisir les organes utiles à la consommation et définir les modes de culture. Les chinois ont laissé des ouvrages d'arboriculture très complets parlant de greffage, de bouturage et de marcottage, plusieurs siècles avant Jésus Christ.

La découverte de nouvelles sources de nourriture, de médicaments ou de nouveaux matériaux utiles comme le caoutchouc, a constitué un enjeu majeur des grandes expéditions maritimes des siècles précédents qui comportaient toujours des botanistes. Afin de pouvoir classer et répertorier l'arrivée massive des nouvelles espèces découvertes, la Botanique a développé progressivement les critères de la classification végétale et la création de jardins botaniques a permis de conserver et de reproduire les espèces utiles à l'homme. Celui de Montpellier le plus vieux de France a ainsi fêté ses 400 ans !

L'étude de l'anatomie des plantes qui a donné la Botanique est très ancienne.

On connaît par Théophraste (vers 300 av. J.-C.) les principes de la classification des végétaux de son maître Aristote en arbres, arbrisseaux et herbes... Le médecin romain Dioscoride (1^{er} siècle) publie le livre *De materia medica* où sont décrites et dessinées 600 plantes avec leurs propriétés médicinales.

Au XVII^e le français Joseph Piton de Tournefort (1656-1708) construit un herbier qui figure toujours au muséum à partir de ses voyages en Europe. Il publie *Les éléments de Botanique* en trois volumes illustrés par le peintre Aubriet, complété par les *Intitutiones rei herbariae* œuvre qui marque l'histoire de la botanique. Il distingue les Apétales, les Monopétales et les Polypétales. Il utilise la notion de genre et de familles (labiées, crucifères, ombellifères...) qui sera conservée par Linné. Au XVIII^e siècle pour Linné (1707-1778) la classification est le fait du raisonnement et n'est pas objective comme résultant de l'œuvre de la nature. Il a écrit de nombreux ouvrages dont *Systema naturae* (1735) et *Philosophia botanica* (1751).

Il organise la classification des plantes selon la description des fleurs. Vingt quatre classes sont reconnues et divisées en ordres. Il préconise de nommer tous les êtres vivants par un substantif qui est le genre et un adjectif qui est l'espèce, ce qui a été définitivement adopté.

La famille de Jussieu comprend cinq botanistes. Antoine Laurent de Jussieu (1748-1836) montre qu'il faut être moins rigide sur la classification à base de l'organisation des fleurs, mais qu'il faut tenir compte de tout un ensemble de caractères botaniques pour définir les liens de parenté qui désignent une *famille naturelle*. Il expose son principe dans le *Genera plantarum* en 1789. Il distingue cent familles et les combine avec les notions de genre et d'espèce et de structure des graines.

L'écrivain Goethe (1749-1832) passionné de botanique est l'inventeur du mot morphologie et découvre la métamorphose végétale qu'il publie dans son livre *La métamorphose des plantes* (1790). Il pense que la fleur est le prolongement de la spirale génératrice qui dispose les feuilles le long des axes, feuilles qui se transforment progressivement en sépales, pétales et étamines.

L'agronomie en tant que science se développe au XVII^e siècle. Olivier de Serres (1539-1619) publie son *Théâtre de l'Agriculture* dans lequel il indique les méthodes de labour, de fumures et d'ensemencements et les procédés de greffage et de taille des arbres fruitiers.

J. de la Quintinie (1626-1688) fut le responsable du potager du roi à Versailles. Son *Introduction pour les jardins fruitiers et potagers* (1690) très bien illustrée eut un bon succès. Sa méthode de taille plus sévère qui augmente significativement la produc-

tion fruitière a été abondamment diffusée et utilisée.

Au XIX^e siècle, Théodore de Saussure est le père de l'agronomie. Il publie en 1804 ses *Recherches chimiques sur la végétation* qui démontre que tout le carbone des plantes provient de l'air, que l'eau du sol fournit une partie de l'oxygène. Il démontre aussi que l'azote contenu dans la plante provient du sol et non de l'air. Il reconnaît au terreau son pouvoir fertilisant par les sels qu'il contient même à un faible taux de dissolution. Saussure a clarifié définitivement les problèmes liés à la nutrition tant en ce qui concerne le rôle des organes (feuilles, racines) que celui des constituants majeurs de l'architecture végétale.

Julius Sachs (1832-1897) établit clairement le fonctionnement respiratoire et photosynthétique des plantes. Il montre que la respiration s'accompagne de la destruction des hydrates de carbone et que la synthèse de l'amidon provient de l'activité chlorophyllienne. Il établit l'équation fameuse :



Boehm en 1892 permet d'expliquer l'ascension de la sève brute dans les grands arbres. L'eau évaporée à la surface des feuilles est immédiatement remplacée par celle qui provient des canaux à l'intérieur du système ramifié.

Botanique et physiologie végétale deviennent alors deux concepts séparés, le premier s'occupant de la classification et le deuxième du fonctionnement. Les mécanismes physiologiques du fonc-

tionnement végétal au niveau cellulaire et moléculaire seront identifiés au XX^e siècle. Contrairement à la physique, la biologie n'a pas engendré beaucoup de modèles mathématiques, et encore, ceux-ci sont apparus avec deux siècles de retard. Seuls les modèles de la génétique initiés par Mendel puis développés par Morgan ont pris le statut de modèles mathématiques en constituant la *génétique quantitative*. La biologie était donc avant tout affaire d'érudition, plutôt qu'affaire de calculs. Les physiciens ont su en observant l'échelle macroscopique, tirer des concepts quantitatifs efficaces qui leur ont permis, tout en ignorant la structure atomique, de formuler des lois et de bâtir des modèles au fur et à mesure de l'avancée parallèle des mathématiques. Ainsi les concepts de masse, de volume, de pression et de température ont permis à Mariotte de trouver les lois des gaz deux siècles avant leurs justifications théoriques au niveau moléculaire par Boltzman. La mécanique, l'optique, l'électricité, ont toutes eu pareillement leurs approches macroscopiques, bien avant la découverte de l'atome avec l'efficacité que l'on sait sur le formidable développement des sciences et techniques. La biologie végétale a sauté cette étape et est parvenue au XX^e siècle paradoxalement à mieux connaître la biophysique et la biochimie du fonctionnement des êtres vivants, c'est-à-dire le quantitatif du niveau microscopique, que les lois macroscopiques du fonctionnement de la plante au niveau de son architecture. Bien que les lois observées

à un niveau donné soient nécessairement déterminées par celles des niveaux inférieurs, elles ne peuvent s'en déduire facilement et à l'instar de la physique, il convient de raisonner à l'échelle concernée. Ce n'est que récemment, à la fin du XX^e siècle, que la modélisation de la croissance des plantes avec l'architecture comme support du fonctionnement a vraiment commencé. Elle est le résultat de trois approches séparées qui ont progressivement convergé : les modèles de la botanique, les modèles de l'agronomie et les modèles géométriques de l'informatique.

Bien que l'informatique ait été un instrument déterminant dans la génération des modèles d'architecture végétale, les équations de ces modèles, auraient très bien pu être trouvées au XIX^e siècle.

Les modèles de l'architecture des plantes en botanique.

La floraison des végétaux a attiré très tôt l'attention des botanistes et fait l'objet d'études détaillées : cymes, corymbes, ombelles, grappes et leurs combinaisons (Fig 1), correspondent à autant de possibilités combinatoires d'inflorescences que l'on retrouve dans toutes les espèces. Les botanistes Hallé et Oldeman ont réussi en 1970 à étendre aux architectures végétales des arbres le principe de la classification des inflorescences en se basant sur une combinatoire liant la croissance continue ou rythmique des méristèmes (bourgeons), la floraison latérale ou terminale des axes et leurs types de différenciation que l'on appelle encore

âge physiologique dont Goethe a été un précurseur. Un même type d'axe peut se retrouver à différents endroits au sein d'une architecture, même taillée abondamment comme c'est le cas des arbres fruitiers. Ainsi sont nés les *modèles architecturaux*, dessins de botanistes qui classent en moins de trente catégories les arbres de toutes les espèces connues (Fig 1). L'architecture est ici considérée non pas d'une manière statique à l'instar des planches botaniques qui décrivent seulement minutieusement les parties de la plante, mais comme le résultat de l'organogenèse des méristèmes qui caractérise la cinétique de la mise en place des axes feuillés d'un arbre, qui est encore appelé son développement.

Oldeman) : (g) modèle de Fagerlind (ex : Magnolia), (h) modèle de Scaronne (ex : manguiers), (i) modèle de Massart (ex : araucaria), (j) modèle de Leeuwenberg (ex : frangipanier). Une pure combinatoire assemble en arborescences les modes de croissance, de ramification et de floraison. La nature exprime une bonne partie des possibilités, mais pas toutes....

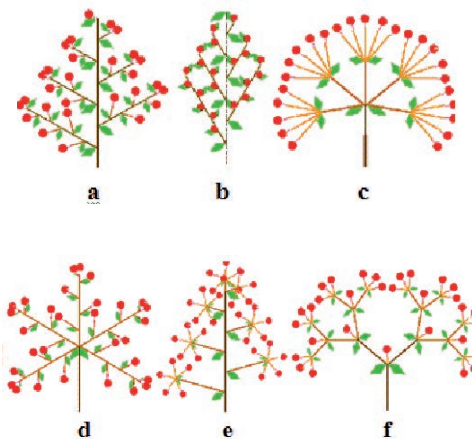
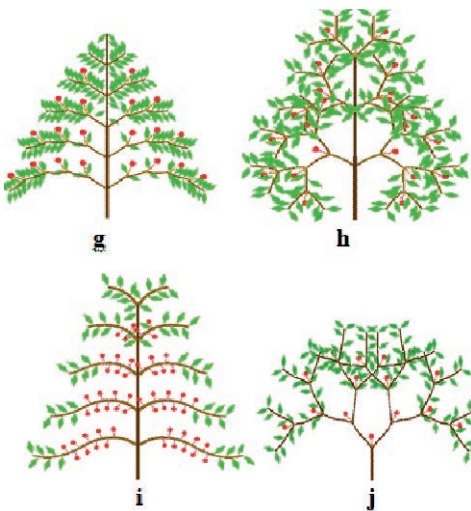


Figure 1 : les modèles architecturaux des inflorescences et des arbres tropicaux. Inflorescences : (a) grappe de grappe, (b) épis, (c) ombelle d'ombellules, (d) ombelle de grappes - grappe d'ombellules, (e) cyme bipare. Arbres (modèles selon F. Hallé et R.

Les modèles de la production végétale en agronomie.

Parallèlement et au même moment (dans les années 1970), mais sur un tout autre registre, l'agronomie s'est intéressée à la prédiction de la production végétale au niveau du m^2 , en fonction des paramètres environnementaux (lumière, température, eau, azote...). Cette production est exprimée en matière sèche après dessiccation de la matière fraîche dans une proportion d'environ 10%.

La plante n'est plus considérée individuellement, ce qui compte ici c'est la surface foliaire/ m^2 (le LAI) et la production végétale/ m^2 qui est généralement divisée en compartiments

(feuilles, entre-nœuds, fruits, racines.) Tous ces compartiments se partagent un pool commun de biomasse selon leur force de puits. À ce niveau macroscopique, les agronomes ont montré que la production était liée étroitement à l'énergie utile de la lumière incidente (le PAR), à la lumière interceptée par le couvert et à un facteur de proportionnalité qui est l'efficacité de la lumière (la LUE). Les Hollandais ont été les pionniers de cette approche de la production végétale, dont la paternité revient à de Witt dans les années 1970.

Ainsi dans une serre hollandaise en été, le PAR incident qui arrive sur le couvert dans une serre après avoir traversé les vitres vaut 6 Mega Joule/m²/jour et la LUE 3 g/MJPAR. L'interception de la lumière est modélisée par la loi de Beer-Lambert : $I = (1 - \exp(-k \cdot LAI))$ (1) ; k est un coefficient empirique dépendant des propriétés du couvert qui vaut environ 0.7 en moyenne.

Finalement la production d'un m² de culture est donnée par la formule :

$$Q = LUE \cdot PAR \cdot (1 - \exp(-k \cdot LAI)) \quad (2) ;$$

Si la surface foliaire/m² devient supérieure à 3, la lumière est entièrement interceptée et $I = 1$.

La production au m² est alors saturée et on ne peut guère dépasser une production en matière sèche supérieure à 20g/m²/j ce qui exprime clairement la contrainte d'une limitation de la production. L'augmentation de la densité ne sert à rien si $LAI > 4$.

Une autre loi empirique remarquable à l'échelle de la plante est la notion de temps thermique.

Il correspond à la somme des températures moyennes journalières reçues par le couvert. Le développement végétal est très instable si on considère le temps calendaire, mais tout se linéarise avec le temps thermique. Il faut un certain cumul thermique pour déclencher au-delà d'un seuil, la levée des semences, la mise à fleur... Le temps thermique pilote les séquences du développement végétal et il remplace souvent le temps calendaire dans les modèles de l'agronomie.

La botanique du XXI^e siècle : les modèles structures fonction de la simulation informatique.

L'arrivée des ordinateurs a révolutionné les méthodes de modélisation et de simulation des systèmes dont ont profité naturellement les plantes. Deux tendances ont émergé, l'une est basée sur la simulation informatique de plus en plus fine du fonctionnement, c'est le cas notamment des L_systems, l'autre s'appuie sur les méthodes de l'automatique en utilisant des systèmes dynamiques, tout en gardant les simplifications judicieuses des modèles agronomiques comme la LUE et le pool commun, mais au niveau de l'organe.

Tendances en simulation informatique de la croissance des plantes

Les ordinateurs ont fait leur apparition en même temps que les modèles de la botanique et de l'agronomie. L'augmentation progressive de leur capacité de calcul et l'arrivée de l'image de synthèse

grâce aux écrans graphiques ont permis aux informaticiens de s'attaquer aux phénomènes naturels comme la croissance des plantes. La complexité géométrique des arbres avait tout pour plaire aux informaticiens qui ont recherché des algorithmes puissants pour simuler l'architecture végétale d'une façon purement géométrique : arbres combinatoires, binaires, fractals ont ainsi vu le jour. Mais ces outils demeuraient trop rigides pour simuler le développement complexe des plantes.

Un botaniste informaticien Hollandais, A. Lindenmayer a conçu un système de réécriture au formalisme très puissant (les grammaires de Lindenmayer aussi appelées *L_systèmes*) capables de reproduire le développement des méristèmes dans leurs ramifications et leurs différenciations. L'approche convient particulièrement aux plantes herbacées dont la grammaire de développement reste simple à identifier empiriquement. A l'Université de Calgary, P. Pruzinckiewicz a développé une plateforme informatique (*L_studio*) autour des *L_systèmes* qui a rendu de grands services aux écophysiologistes, leur permettant de reconstruire leur plante (par exemple le modèle ADEL de l'Inra), pour le maïs et le blé.

D'abord ces modèles *L_system* de plantes ont été basés sur le couplage du temps thermique avec la production et l'expansion des organes vue sous un angle purement géométrique. La plante pousse grâce au fonctionnement des méristèmes et la dilatation forcée des

organes créés, mais ne fonctionne pas. La simulation informatique donne une maquette 3D aussi fidèle que possible, utilisée notamment pour les calculs d'interception de la lumière et le calcul des microclimats qui environne les feuilles (Chelle Inra). L'utilisation du temps thermique pour établir l'architecture suppose que l'environnement radiatif est stabilisé ce qui est souvent le cas pour les cultures de printemps mais pas les cultures d'hiver.

Aujourd'hui, les écophysiologistes s'efforcent d'intégrer de façon fine le fonctionnement de la plante en introduisant des mécanismes de plus en plus précis. La photosynthèse est calculée au niveau de chaque feuille en fonction de son micro-climat et les sucres synthétisés sont redistribués dans l'architecture de la plante par un système de transport résistance selon la force de puits d'attraction des différents organes. Les implémentations de tels systèmes complexes (citons AMAPhydro, Lignum, Vica, Gro-IMP, *L_peach*, Graal), entièrement basés sur la simulation, permettent une bonne capitalisation des connaissances, mais ne permettent pas d'aborder le calcul de la production végétale d'un peuplement pour plusieurs raisons.

Les temps de simulations et leurs ressources de calcul à mobiliser (la mémoire par exemple) sont généralement trop conséquents. Le nombre important de paramètres à identifier ne permet pas commodément la méthode inverse, indispensable pour caler le modèle en conditions réelles.

Les L_systèmes ont, jusqu'à présent, produit des simulations mais n'intègrent pas les équations de production qui devraient s'en déduire. Ce qui fait qu'elles perdent en efficacité et ne peuvent pas aborder correctement les grandes structures (les arbres), les problèmes inverses, le contrôle et l'optimisation.

Un modèle de l'automatique pour la croissance des plantes : GreenLab

Le modèle GreenLab développé par l'équipe de recherche DigiPlante de l'INRIA-ECP-AMAP et au LIAMA, par filiation des modèles de plantes de l'AMAP du CIRAD, a abordé ce problème avec une approche de l'automatique. Un automate (qui s'écrit également sous forme d'une grammaire récursive) modélise le fonctionnement des bourgeons en contrôlant leurs productions et leurs différenciations qui dépendent de la notion d'âge physiologique. Il permet de factoriser le développement de l'architecture (figure 2).

mutation. La grammaire associée à l'automate (voir la formule dans cette figure) permet une puissante factorisation du développement de la plante.

De ce fait, le temps de calcul n'est plus proportionnel au nombre d'organes produits (comme en simulation), mais seulement proportionnel à l'âge de la plante. Sous sa forme stochastique, l'automate permet d'obtenir directement les moyennes et les variances de ces nombres d'organes. En particulier, une fonction de production déduite de la grammaire de GreenLab donne le nombre d'organes associés à chaque cohorte qui se met en place. Ces derniers multipliés par les puits des organes correspondants donnent par sommation la *demande* de la plante. L'accès rapide à l'estimation de cette dernière est un atout important dans le calcul de la production de la plante.

Les organes sont en compétition pour les ressources qui assurent leur expansion. Ils se partagent un pool commun en fonction de leurs *forces de puits*.

L'expansion d'un organe au cours d'un cycle de croissance s'écrit :

$$\Delta q = p \frac{Q}{D} \quad (3)$$

où p est sa force de puits, Q la ressource disponible à se partager et D la demande de la plante (somme de tous les puits actifs de la plante et qui est une fonction de production déduite de la grammaire). En sommant le poids des feuilles et en divisant par leur épaisseur, on calcule la surface foliaire active S , ce qui donne le LAI et donc la nouvelle biomasse produite grâce à la formule (2). La récurrence du système est donc bouclée

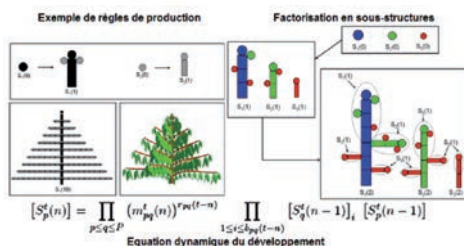


Figure 2 : le fonctionnement des bourgeons peut être modélisé par un automate dont les états correspondent aux différents âges physiologiques identifiés dans la plante. Les transitions entre les états se font soit par la ramification, soit par une

Le monde végétal

et la croissance de la plante peut donc se calculer de cycle en cycle à partir de la graine, à partir des échanges sources puits (figure 3).

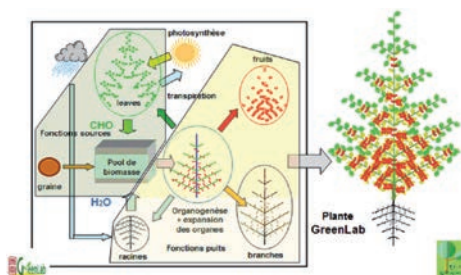


Figure 3 : schéma du développement et de la croissance des plantes en fonction de leur environnement mis en oeuvre dans le modèle GreenLab. L'eau et le gaz carbonique assurent 95 % de la biomasse fraîche végétale. Les bourgeons utilisent la biomasse synthétisée par les feuilles pour fabriquer les nouveaux organes qui peuvent être des sources (graine), des sources-puits (feuilles) ou des puits (fruits, racines, branches).

L'identification des paramètres du modèle sur les plantes réelles (méthode inverse) est un enjeu important, car ces paramètres sont des composantes du rendement utilisables par la suite en génétique, ou en optimisation des itinéraires culturaux (irrigation, densité). Un point fort du modèle GreenLab réside justement dans l'application de la méthode inverse. Avec ces différents partenaires l'équipe Digiplante (INRIA-ECP-Cirad) a commencé à calibrer les espèces cultivées. La simulation du modèle à partir des paramètres mesurés sur les plantes permet de restituer en 3D leur architecture (figure 4).



Figure 4 : simulations par le logiciel Digiplante (ECP) de plantes cultivées dans le cadre de collaborations avec des laboratoires de différentes institutions. Les architectures sont construites à partir des paramètres du modèle GreenLab estimés par méthode inverse, sur des plantes réelles. (a) betterave (ITB), (b) arabidopsis (Lepse Inra), (c) blé (University of Wageningen UW), (d) riz (Chinese Agriculture University CAU), (e) maïs (CAU), (f) tournesol (Lepse Inra), (g) chrysanthème (UW), (h) concombre (CAU), (i) tomate (CAU), (j) poivron (UW), (k) caféier (Vietnam), (l) pin (Chinese University of Forestry - CAF).

La visualisation de l'architecture des plantes

La construction 3D d'une plante se fait en couplant à la production de l'automate du développement des règles géométriques qui positionnent correctement dans l'architecture les organes dont la forme est connue et le volume calculé à partir de son expansion donnée par l'équation (3). Ces règles concernent l'empilement des entrenœuds pour produire un axe, la phyllotaxie pour disposer correctement les organes autour de la tige... Toutes les données concernant la géométrie sont mesurables et sont des paramètres d'entrée pour la simulation de l'architecture. Dans le modèle

GreenLab, l'architecture de la plante est une sortie optionnelle de la simulation. En général, le calcul de la production de la plante ne nécessite pas la définition géométrique de la structure, mais seulement de son développement et des relations sources-puits, ce qui fait gagner beaucoup de temps de calcul.

L'histoire de la visualisation des plantes est directement liée au progrès des ordinateurs concomitant avec ceux de l'image de synthèse. En France, il y a vingt ans, l'informaticien Jean Françon a été un pionnier dans ce domaine. Les premiers dessins ont été effectués par des traceurs de courbes ! Les premiers écrans graphiques étaient vectoriels et directement issus des oscilloscopes ! Les écrans graphiques spécialisés travaillant au niveau du pixel, sont apparus avec des cartes spécialisées de plus en plus performantes. Un arbre dessiné au traceur de courbe pouvait prendre une dizaine d'heures, le même avec des polygones coloriés sur un ordinateur doté d'une bonne carte graphique ne prendra que quelques milli-secondes (Figure 5).

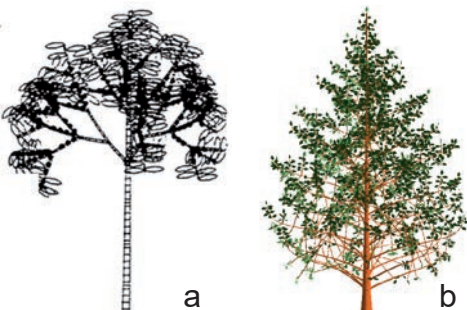


Figure 5 : dessins d'arbres sur ordinateur : (a) dessin par un traceur de courbe d'un arbre piloté par un calculateur HP 9825. (Thèse de Ph. De Reffye, 1979). (b) construction d'un arbre par le logiciel Digiplante. Si les règles géométriques n'ont pas beaucoup changé, les paramètres du fonctionnement pris en compte ont beaucoup augmenté. L'arbre (a) ne prend en compte que le développement et la géométrie, l'arbre (b) intègre les relations sources-puits dans l'édification de son architecture.

La simulation de paysages en image de synthèse



Figure 6 : simulation d'un paysage paléobotanique avec des calamites, des sigillaires et des lépidodendrons. Image calculée par R. Lecoustre, logiciel AMAP du Cirad.

L'image de synthèse est maintenant couramment utilisée pour simuler les scènes d'urbanisme et de paysagisme avec un grand réalisme. Des sociétés sont spécialisées dans la fourniture de végétaux virtuels pour les besoins de l'image de synthèse. Une application inattendue est la visualisation sans doute réaliste d'un paysage du carbonifère avec des plantes, construite par AMAP Cirad en collaboration avec les paléobotanistes de Montpellier (figure 6).

Le monde végétal

Les paysages fonctionnels sont les derniers avatars des peuplements virtuels. Dans ceux-ci une information à la fois quantitative et qualitative est disponible. Les plantes poussent dans un environnement radiatif pour la partie aérienne et hydrique pour la partie souterraine. Au-delà de la visualisation de l'image, on a accès sous forme de coupes analogues à celles d'un scanner à la quantité de biomasse produite à la surface foliaire... Les techniques de l'analyse d'image permettent d'analyser le peuplement simulé et d'estimer par exemple la production végétale pour différents compartiments (figure 7).

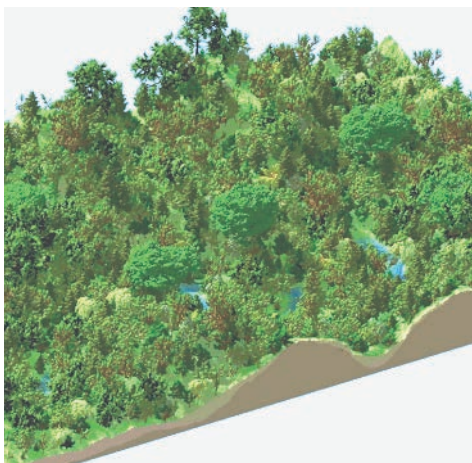


Figure 7 : un paysage fonctionnel. Les plantes occupent un volume divisé en petits cubes qui contiennent l'information issue de la simulation. Marc Jaeger (INRIA-Cirad).



Conclusion

Grâce à la modélisation mathématique, l'architecture et le fonctionnement des plantes peuvent être mis en équation. Les paramètres de ces modèles extraits des plantes cultivées, en tant que composantes essentielles du rendement, devraient être des indicateurs utiles pour la sélection végétale et l'optimisation des itinéraires culturaux en agronomie. Parallèlement, la simulation des paysages où les plantes virtuelles jouent un grand rôle devient un outil couramment utilisé par les architectes - paysagistes grâce à la puissance acquise par les micro-ordinateurs.

Philippe de Reffye, Marc Jaeger et Paul Henry Cournède.
INRIA

Pour en savoir (un peu) plus

<http://www.mas.ucp.fr/digiplante/fr/>