

PROJET ENJEU : SANTÉ ET BIOTECHNOLOGIES

RAPPORT FINAL

---

## Développement d'outils mathématiques pour l'agriculture de précision

---

**Client et Référent Pédagogique**

Pierre CARMIER  
Paul-Henry COURNÈDE

**P2018 : groupe SBT-11**

John DE WASSEIGE  
Nayef DERWICHE  
Alexis MATHEY  
Daina ZHENG

10 décembre 2015

# Table des matières

<b>1</b>	<b>Résumé</b>	<b>2</b>
<b>2</b>	<b>Introduction</b>	<b>3</b>
<b>3</b>	<b>Synthèse de l'étude documentaire</b>	<b>4</b>
3.1	Estimation des paramètres . . . . .	5
3.2	Markov . . . . .	6
<b>4</b>	<b>Conclusion</b>	<b>7</b>
	<b>Remerciements</b>	<b>8</b>
	<b>Bibliographie</b>	<b>9</b>
<b>A</b>	<b>Physiologie des plantes</b>	<b>10</b>
A.1	Fonctionnement et développement de la plante . . . . .	10
A.1.1	Généralités . . . . .	10
A.1.2	Photosynthèse . . . . .	10
<b>B</b>	<b>Histoire de la modélisation</b>	<b>12</b>
B.1	Histoire de la modélisation de la croissance des plantes . . . . .	12
B.1.1	Débuts de la botanique et de l'agronomie . . . . .	12
B.1.2	Les premiers modèles . . . . .	13
<b>C</b>	<b>Modélisation des plantes</b>	<b>15</b>
C.1	Développement et évaluation des modèles de croissance des plantes .	15
C.1.1	Généralités . . . . .	15
C.1.2	Caractéristiques propres aux modèles de croissance de plantes	15
C.1.3	Bonnes pratiques en modélisation . . . . .	16
C.2	Modèle LNAS . . . . .	16
<b>D</b>	<b>Quelques modèles de la croissance des plantes</b>	<b>18</b>
D.0.1	Informatique et modèles géométriques . . . . .	18
D.0.2	Le modèle GreenLab . . . . .	20

# 1 Résumé

## 2 Introduction

Ce rapport a été réalisé dans le cadre du projet enjeu Santé et Biotechnologies à CentraleSupélec. Le but premier de ce projet est de se retrouver face à un problème ouvert où il n'existe pas forcément de solution exacte comme nous sommes habitués à avoir dans nos autres cours. Un autre but poursuivi est de se retrouver en situation concrète de collaboration avec un client extérieur, ce qui change complètement du cadre habituel des travaux de groupes. Finalement, ce projet nous a appris à travailler en autonomie ainsi qu'à mener des recherches selon une démarche scientifique.

Notre projet enjeu se concentre sur le *développement d'outils mathématiques pour l'agriculture de précision* avec l'équipe Digiplante. La première partie de ce titre est assez compréhensible, la deuxième cependant suscite de nombreuses questions qui méritent des réponses. La croissance exponentielle de la population au cours des dernières années a obligé la science à avancer dans le domaine de l'agriculture. Le contexte de réchauffement climatique oblige également à suivre une démarche scientifique qui se veut respectueuse de l'environnement.

### 3 Synthèse de l'étude documentaire

Cette partie se présente comme une synthèse de l'analyse bibliographique que nous avons réalisée en décembre. Le lecteur intéressé trouvera les éléments des paragraphes qui suivent respectivement en annexe A, en annexe B, en annexe C, en annexe D.

Nous nous étions d'abord intéressé à la physiologie de la plante. Cela nous a permis d'appréhender les éléments essentiels à son développement. L'élément crucial qui permet le développement d'une plante est la photosynthèse. En effet, la plante possède cette capacité extraordinaire de synthétiser de la matière organique à partir de matière minérale. Parce qu'ils interviennent dans la réaction de photosynthèse, l'eau, le soleil... ils sont des éléments clés de la modélisation du développement d'une plante.

Grâce à l'histoire de l'étude des plantes, nous avons également pu comprendre le contexte dans lequel la modélisation des plantes s'inscrit aujourd'hui. C'est l'essor des mathématiques et de l'informatique qui permettent d'envisager demain une modélisation efficace, avec des applications comme l'agriculture de précision. En effet, les mathématiques ont peu à peu formalisé la connaissance des plantes pour obtenir des modélisations plus précises, en introduisant des notions comme le temps thermique, le LUE, le PAR...

Nous nous étions également intéressés aux caractéristiques propres à la modélisation des plantes, afin de comprendre les principales difficultés qui empêchent une utilisation globale des modèles de croissance des plantes. Parmi eux, on peut citer : l'estimation difficile des paramètres d'un modèle, des techniques sophistiquées en informatique et en mathématique sont nécessaires et une diversité importante sans benchmarking des modèles ne permet pas de choisir facilement celui qui sera le plus adapté.

Nous nous sommes ensuite intéressés aux modèles les plus répandus pour décrire le développement de la plante. Parmi eux, la grammaire L-système, le modèle GreenLab et le modèle LNAS appliqué à la betterave. La description fournie par les L-systèmes étant trop précise, ils conduisent à des temps de calcul trop importants et il est difficile d'estimer les nombreux paramètres qui interviennent. Le modèle GreenLab introduit une alternative intéressante : plutôt que de décrire l'architecture individuelle au niveau d'un champ, les organes (les feuilles, les grains...) sont remplacés par des pools de biomasse. On ne s'intéresse plus qu'à la masse totale des feuilles, des grains, des tiges... sur un champ. Un pool de biomasse commun permet de décrire la biomasse obtenue grâce à la photosynthèse. L'enjeu est maintenant de pouvoir décrire comment la biomasse sera répartie entre les différents organes de la plante à un instant  $t$ . Le modèle LNAS appliqué à la betterave nous a ainsi permis de nous familiariser avec un premier modèle de manière plus concrète, grâce aux formules d'allocation de biomasse de ce modèle.

### 3.1 Estimation des paramètres

Maintenant que le modèle est implémenté, il faut pouvoir estimer les paramètres qui interviennent dans le modèle, pour pouvoir utiliser le dit modèle.

Pour cela, nous utilisons une méthode déjà implémentée sur la plateforme “lgs”, pour Generalized Least Squares (méthode des moindres carrés généralisée).

A partir des données expérimentales d’un champ de blé par exemple, cette méthode cherche les valeurs, les paramètres qui font converger les valeurs mesurées et les valeurs calculées par le modèle. La méthode des moindres carrés généralisée est une méthode classique pour l’estimation de paramètres dans le cas de modèles déterministes, et c’est le cas ici puisque nous n’avons pas implémenté de bruit aléatoire dans notre modèle.

La méthode minimise la probabilité que les données expérimentales soient différentes de ce qui est prédit par le modèle. Mais, les calculs ne peuvent être conduits qu’en affectant une valeur arbitraire aux paramètres. On obtient ainsi une nouvelle valeur des paramètres, avec lesquelles on calcule de nouvelles valeurs des paramètres. Et ainsi de suite, jusqu’à que la valeur des paramètres converge.

L’avantage de cette méthode est son efficacité pour déterminer rapidement et avec une assez bonne précision les valeurs cherchées. De plus, le fait que cette méthode soit déjà implémentée sur la plateforme est un autre avantage, puisque cela nous permet de l’utiliser sans avoir à l’implémenter.

### 3.2 Markov

Ces modèles sont des *modèles de Markov* à temps discret. Soit  $(t_n)_{n \in [0, N]}$ , la séquence finie des temps successifs correspondants aux étapes de l'évolution. On note  $X_n \in \mathbb{R}^d$  l'ensemble des variables caractéristiques du système à  $t_n$ ,  $U_n \in \mathbb{R}^u$  l'ensemble des variables exogènes (entrées, contrôle...) à  $t_n$ , et  $P \in \mathbb{R}^p$  le vecteur de paramètres du modèle. Comme pour la plupart des systèmes biologiques,  $X_n$  peut ne pas être complètement accessible à l'observation, et on note donc  $Y_n \in \mathbb{R}^{q_n}$  l'ensemble observé/mesuré des variables au temps  $n$ . On note  $Y = Y_n, n \in [0, N]$ . La fonction de densité initiale pour  $X_0$  est  $\mu_p$  et la densité de transition de Markov est  $f_{n,P,U_n}$  :

$$X_0 \sim \mu_p \quad \text{et} \quad X_{n+1} \mid (X_n = x) \sim f_{n,P,U_n}(\cdot \mid x) \quad \forall n \in [0; N - 1]$$

L'observation  $Y_n$  dépend de  $X_n$  et la densité conditionnelle est donnée par  $g_{n,P}$  :

$$Y_n \mid (X_n = x) \sim g_{n,P}$$

Ce cadre stochastique permet d'aboutir et de décrire les modèles dynamiques discrets déterministes, en écrivant :

$$\begin{cases} X_{n+1} &= F_n(X_n, U_n, P) \\ Y_n &= G_n(X_n, P) \end{cases}$$

describes how an important category of plant growth models can be set in this framework. For example, for functional-structural models that describe biomass budget during plant growth (see for example LIGNUM [52] or GREENLAB [46]), the state variables correspond to daily biomass accumulation and to masses of plant organs according to their categories, the parameters are genotype specific, and the external variables  $U_n$  correspond to environmental variables (radiation, temperature, soil water content ...).

Generally, not all the state variables can be observed experimentally (for example daily biomass production) and the experimentation being heavy (specifically when it comes to the masses of individual organs), observations are not done at all time steps. If we denote by  $\mathcal{O}$  the set of all time step indexes corresponding to observation stages :

$$\mathcal{O} = \{i \in [1; N] \text{ où } t_i \text{ est un temps d'observation}\}$$

we then have  $q_i > 0$  if and only if  $i \in \mathcal{O}$  (where we recall that  $q_i$  is the dimension of  $Y_i$ ). Note also that the non-zero  $q_i$  have no reason to be identical (as illustrated for example in [45] for a model of maize growth, in which at some stages individual plants were measured at organ level, and at other stages only compartment data were available, corresponding to different  $G_i$ ).

## 4 Conclusion



## Remerciements

Nous tenons tout d’abord à remercier notre client Pierre Carmier, pour sa pédagogie et son temps précieux accordé. Nous remercions également Mme Le Chevalier et Mme Lopes, qui encadrent le projet de façon motivante et efficace. Leurs remarques et retours sur nos présentations ainsi que sur l’avancement de notre projet nous ont été très utiles pour prendre le recul nécessaire à la rédaction de ce rapport.

## Références

- [1] Pierre CARMIER. « LNAS model for wheat with soil coupling ». In : (nov. 2015).

# Annexes

## A Physiologie des plantes

### A.1 Fonctionnement et développement de la plante

#### A.1.1 Généralités

Tout d'abord, présentons succinctement comment se développe et fonctionne une plante. La science qui décrit l'ensemble des mécanismes qui participent à l'édification d'un organisme vivant est appelée morphogénèse

Chez les plantes, la morphogénèse commence avec la germination de la graine et s'arrête à la mort de la plante. [**these\_modelisation**]. Celle-ci diffère d'une plante à l'autre, et dépend également de l'environnement de la plante.

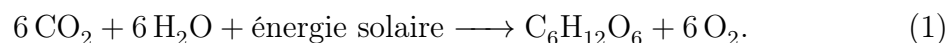
Ce sont les méristèmes<sup>1</sup> qui permettent à la plante de se développer, en allongeant des organes déjà existants ou en créant de nouveaux organes. Lors de la germination de la graine, au stade embryonnaire, des méristèmes permettent déjà le développement de la plante (méristèmes racinaires, caulinares). On distingue les méristèmes végétatifs, à l'origine des organes végétatifs (tige, feuilles, racines) et les méristèmes reproducteurs, à l'origine des fleurs. On distingue également les méristèmes primaires, qui permettent à la plante de croître en longueur (tiges et racines) et les méristèmes secondaires, qui permettent la croissance en épaisseur de la plante. La création de nouveaux organes est réalisée par alignement de nouvelles briques élémentaires (formée par les méristèmes), constituées :

- d'un noeud, auquel sont liés les feuilles
- d'un entrenoeud
- d'un bourgeon situé à la base du noeud, à l'aisselle des feuilles

Ces briques élémentaires sont appelées phytomères. Cette caractéristique permet de simplifier la modélisation de la croissance d'une plante.

#### A.1.2 Photosynthèse

Sans doute que la particularité la plus intéressante des plantes, et qui justifie le mieux leur étude est leur capacité à synthétiser de la matière organique (des glucides...) à partir de  $\text{CO}_2$ , d'eau et d'énergie solaire. C'est la célèbre photosynthèse qui permet ainsi à la plante de transformer de la matière *minérale* en matière *organique*, selon l'équation



Tous les éléments de la plante participent à ce processus de photosynthèse :

---

1. Le méristème est un tissu formé de cellules indifférenciées (embryonnaires) qui se divisent activement et permettent la croissance.

- les racines puisent dans le sol l'eau et les sels minéraux nécessaires
- les feuilles captent l'énergie solaire et le dioxyde de carbone (grâce aux cellules chlorophylliennes et aux stomates<sup>2</sup>)

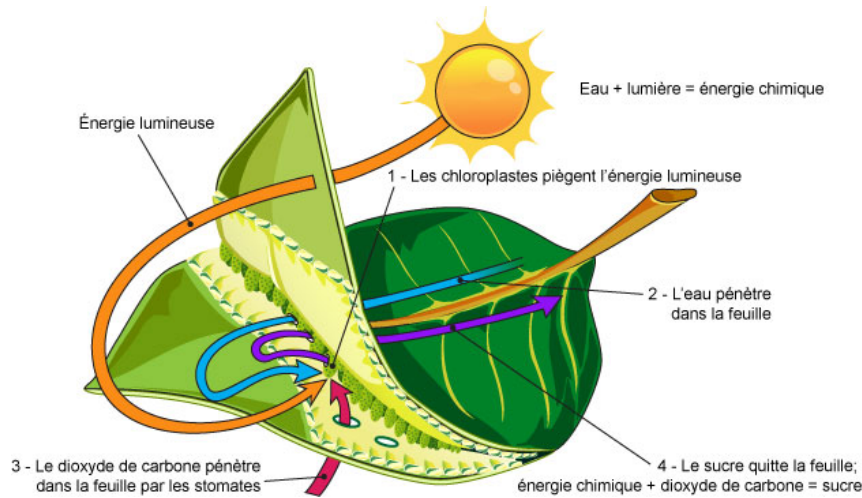


FIGURE 1 – Schéma de la photosynthèse illustrant les différents mécanismes qui permettent à celle-ci d'avoir lieu.

Les sucres ainsi formés apportent l'énergie nécessaire au fonctionnement de la plante et assurent son développement en permettant la synthèse de cellulose qui est l'élément constitutif principal des plantes. On identifie ainsi les éléments qui agissent sur la croissance de la plante :

- la lumière
- l'eau
- le dioxyde de carbone
- la température : car la température agit sur l'ouverture des stomates et donc sur le flux des échanges gazeux
- l'azote, qui permet à la plante de construire les acides aminés nécessaires à l'élaboration des protéines
- d'autres minéraux, comme le potassium qui favorise les transferts au sein de la plante

Tous les organes de la plante s'unissent donc pour aboutir à la production de biomasse. Cette biomasse est ensuite distribuée aux organes pour permettre leur développement.

Parce que ce mécanisme permet de synthétiser de la matière minérale en matière organique et de capter du  $\text{CO}_2$ , gaz à effet de serre notoire, il est crucial de comprendre ce mécanisme de photosynthèse. C'est pourquoi il est, au même titre que la croissance des plantes l'objet de nombreuses recherches (avec comme application : créer de l'électricité propre en dissociant  $\text{H}_2\text{O}$  en Oxygène et en Hydrogène, capter du  $\text{CO}_2$ ...

2. Orifice de petite taille situé sur les feuilles qui permet les échanges gazeux entre l'air et la plante.

## B Histoire de la modélisation

### B.1 Histoire de la modélisation de la croissance des plantes

Nous présentons dans cette partie tout d’abord l’origine de la botanique et de l’agronomie. Les premiers modèles de croissance des plantes seront ensuite décrits, puis on expliquera les avancées potentielles apparues avec l’avènement de l’informatique. Finalement, un modèle particulièrement intéressant, le modèle GreenLab, sera présenté.

Cette section reprend la démarche suivie dans l’article *Une histoire de la modélisation des plantes*, COURNÈDE et al., 2009 [histoire\_mod\_plantes].

#### B.1.1 Début de la botanique et de l’agronomie

L’étude des plantes a très tôt été un domaine privilégié du savoir humain. En effet, les plantes sont un élément majeur des écosystèmes dans lesquels l’homme évolue. Elles sont source de nourriture, de remèdes, de médicaments, de matériaux, d’esthétique. Enfin, elles sont un objet scientifique d’intérêt qui a très tôt aiguïlé le sens de l’observation, l’esprit d’analyse, de synthèse, de déduction des hommes. La connaissance des plantes s’est accrue lors de l’histoire des hommes, qui ont développé la cueillette, l’agriculture, l’usage des plantes médicinales. La connaissance et l’inventaire des variétés de plante ont ainsi été des enjeux majeurs car ils permettaient la connaissance de nouveaux remèdes et étaient sources de nourritures et matériaux. L’homme a ainsi cherché à regrouper, croiser, faire croître et conserver les espèces qui lui étaient utiles.

La botanique, issue de l’étude de l’anatomie des plantes, est une science très ancienne. En témoignent les traités de classification de plantes, comme ceux d’Aristote (vers -300), ou encore l’inventaire et la description de centaines de plantes médicinales par Dioscoride (1er siècle), ainsi que les traités chinois qui inventorient les espèces utiles à l’agriculture et à la médecine traditionnelle avec de premiers efforts de classification. Efforts de classification qui se poursuivront vraiment en Europe à partir du XVIIème siècle avec les premières distinctions par famille, par genre, par espèce, par structure de graine (*Les éléments de Botanique* par Joseph Pitton de Tournefort en 1656 – 1708, *Systema naturae* en 1735 et *Philosophia botanica* en 1751 par Linné et les travaux de la famille de Jussieu pendant le XVIIIème siècle). Ces classifications ne sont pas objectives, elles sont le fruit d’un raisonnement *empirique*.

En parallèle, l’agronomie se développe au XVIIème siècle en Europe et s’intéresse au processus de croissance et développement des plantes. Des travaux d’abord très pratiques sont réalisés sur des méthodes agricoles (labour, ensemencement, taille, greffes...), notamment ceux de Jean-Baptiste de la Quintinie et d’Olivier de Serres.

Au XIXème, les processus biologiques commencent à être étudiés de façon plus précise, en particulier la provenance du carbone, de l’azote, de l’oxygène et de l’eau dans la plante. On s’intéresse également aux problématiques de nutrition et au rôle de

organes, comme en témoignent les ouvrages *Recherches chimiques sur la végétation* de Théodore de Saussure en 1804. Quelques années plus tard, on découvre la respiration, la photosynthèse (voir équation 1 à la page 10).

La physiologie, science qui étudie le fonctionnement des plantes, se sépare alors de la botanique qui se contente de les classifier.

### B.1.2 Les premiers modèles

La modélisation mathématique précise (qui va au-delà de la simple description qualitative et fournit une description quantitative avec des capacités prédictives) n'arrive pas tout de suite en biologie. Le développement de la biologie n'a pas suivi le même schéma que celui de nombreuses autres sciences comme la physique, où l'observation a permis de tirer des concepts quantitatifs au niveau macroscopique (loi de Mariotte par exemple) avant de les expliquer par des lois qui s'appliquent au niveau microscopique (Boltzmann). De même pour la mécanique, l'optique, l'électricité avec des applications qui n'ont pas eu à attendre la compréhension au niveau atomique. La biologie végétale par contre a paradoxalement été mieux comprise au niveau cellulaire et microscopique sans que des lois précises macroscopiques en soient tirées.

Trois types de modèles vont se développer et vont changer cela : les modèles de l'architecture botanique, les modèles de production en agronomie et les modèles géométriques en informatique. Ainsi la convergence de ces trois modèles initialement séparés va permettre récemment les débuts de la modélisation précise de la croissance des plantes à la fin du XXème siècle.

L'architecture botanique va considérer la structure des plantes non plus comme une description statique issue de la classification traditionnelle mais comme le résultat de l'organogénèse des méristèmes, la cinétique de mise en place des axes feuillés, en se basant sur une combinatoire des modes de croissance, de ramification et de floraison. (Francis Hallé et Roelof Oldeman).

En parallèle, l'agronomie s'est attaquée à la prédiction de la production surfacique de biomasse. Les modèles hollandais comme celui de De Witt (1970) en sont les précurseurs. On ne considère plus la plante en elle-même mais la surface foliaire au mètre carré LAI<sup>3</sup> et la production végétale par mètre carré. Les organes ne sont plus considérés individuellement mais par compartiments. A chaque compartiment est allouée une certaine quantité de la biomasse créée en fonction de sa force de puits. La force de puits d'un organe est proportionnelle à la quantité de biomasse qui sera allouée à cet organe.[hopkins2003physiologie]

Les agronomes ont ainsi montré que la production de biomasse est proportionnelle au LAI, ainsi qu'à l'énergie utile de la lumière incidente : PAR<sup>4</sup>, à la lumière interceptée : I et à un facteur d'efficacité énergétique : LUE<sup>5</sup>. On se reporte à la loi

---

3. LAI : Leaf Area Index. Cela correspond au ratio entre la surface totale supérieure des feuilles vertes et la surface de sol sur laquelle se développe la culture.

4. PAR : Photosynthetically Active Radiation.

5. LUE : Light Use Efficiency.

de Beer-Lambert pour trouver la quantité de lumière interceptée, qu'on note  $I$  :

$$I = 1 - e^{-k \cdot \text{LAI}}$$

Ce qui permet ensuite de trouver la production de biomasse  $Q$  en déterminant le LUE et en mesurant la PAR.

$$Q = \text{LUE} \times \text{PAR} \times I$$

Dernier concept empirique développé, celui de temps thermique<sup>6</sup>. En effet, si on modélise la croissance de la plante en fonction du temps, cette croissance est très irrégulière et se fait par à coup. Mais si l'on considère le temps thermique on peut trouver une relation quasi-linéaire.

---

6. Le temps thermique correspond à l'accumulation de températures dépassant un certain seuil :

$$\tau^{(n+1)} = \tau^{(n)} + \max[0, \underline{T^{(n)}} - T_c],$$

où  $\underline{T^{(n)}}$  est l'écart de température constaté et  $T_c$  est le seuil de variation de température qu'on impose.

## C Modélisation des plantes

### C.1 Développement et évaluation des modèles de croissance des plantes

#### C.1.1 Généralités

Les modèles mathématiques de modélisation de la croissance des plantes sont généralement caractérisés par un grand nombre de processus en interaction, un grand nombre de paramètres et une acquisition coûteuse des données expérimentales. Nous présentons des éléments de bonnes pratiques de modélisation, de donner un aperçu global des différentes étapes de modélisation dans le cadre de la croissance des plantes. Le modèle LNAS (celui sur lequel on travaillera en premier dans le cadre du projet enjeu) est présenté comme illustration de ces méthodes, ici appliqué à la betterave, et montre comment il peut être paramétré, évalué et appliqué à la prédiction des rendements, et ce à travers des données expérimentales réelles. Ce modèle a d'intéressante capacité de prédiction lorsqu'il est couplé à de bonnes méthodes d'acquisition de données.

#### C.1.2 Caractéristiques propres aux modèles de croissance de plantes

- **Une complexité importante** au niveau des processus et des paramètres
- **Une paramétrisation difficile** à cause de cette complexité ainsi que du coût important des données.
- **Un besoin croissant** en techniques sophistiquées en informatique, mathématiques et statistiques.
- **Une importante diversité** de modèles existants sans benchmarking entre les différentes approches (lacune de méta-études statistiques)

Les solutions mathématiques et statistiques classiques et généralistes ne sont pas immédiatement adaptées à la modélisation des plantes et nécessitent un travail d'adaptation important pour prendre en compte ses spécificités.

D'un autre côté les logiciels de modélisations spécialisés, bien que performant, ne prennent pas assez en compte l'aspect paramétrisation et évaluation statistiques.

Les logiciels développés récemment dans ce domaine offrent des solutions intéressantes mais elles sont peu compatibles entre elles et limitent donc la comparaison, le benchmarking des modèles.

L'objectif est donc à la fois bien de situer les bonnes pratiques de modélisation, et de proposer une implémentation pratique, notamment à travers la plateforme Pygmalion en C++ qui fournit un template générique de modèle, des structures de données, des méthodes, des classes et framework appropriés, ainsi qu'une méthodologie statistique.



### C.1.3 Bonnes pratiques en modélisation

- **Analyse du modèle :** Etude des comportements généraux du modèle, au niveau théorique et numérique par des simulations. Pour déterminer les données nécessaires à la paramétrisation, et faire une analyse de sensibilité pour repérer les paramètres importants.
- **Identification du modèle :** Confronter les modèles à des données expérimentales. Identification de la structure : pour identifier dans la famille du modèle la plus intéressante. Identification des paramètres : pour identifier la valeur des paramètres pour la structure choisie.
- **Evaluation du modèle :** Vérifier qualitativement (comportement générale et aptitude de simulation) et quantitativement (comparaison aux données réelles) si le modèle atteint ses objectifs, c'est-à-dire vérifier la correspondance aux données actuelles (goodness of fit), tester ses capacités prédictives et évaluer son niveau d'incertitude.

Ces étapes ne sont pas linéaires : des allers retours sont nécessaires pour ajuster finement le modèle.

## C.2 Modèle LNAS

-Le modèle LNAS (Long Normal Allocation and Senescence) appliqué à la betterave. C'est un modèle innovant et suffisamment simple pour illustrer tous les enjeux de la thèse. Il est plutôt robuste étant donné sa simplicité, et le faible nombre de données et paramètre requis le rend pratique à l'utilisation. Il traite la production de biomasse au niveau compartemental et peut être considéré comme une simplification du modèle Digiplante qui décrit les mêmes processus au niveau des organes.

+Le modèle LNAS (Long Normal Allocation and Senescence) appliqué à la betterave. C'est un modèle innovant et suffisamment simple pour illustrer tous les enjeux de la thèse. Il est plutôt robuste étant donné sa simplicité, et le faible nombre de données et paramètre requis le rend pratique à l'utilisation. Il traite la production de biomasse au niveau compartemental et peut être considéré comme une simplification du modèle Greenlab qui décrit les mêmes processus au niveau des organes. C'est un modèle Markovien en temps discret.

+Production de Biomasse :

$$Q(t) = (\mu \cdot \text{PAR}(t)(1 - e^{-\lambda Q_g(t)}) \cdot (1 + \eta_Q(t))$$

+Allocation au feuillage :

$$Q_f(t+1) = Q_f(t) + \gamma(t) \cdot Q(t)$$

+Allocation à la racine :

$$Q_r(t+1) = Q_r(t) + (1 - \gamma(t)) \cdot Q(t)$$

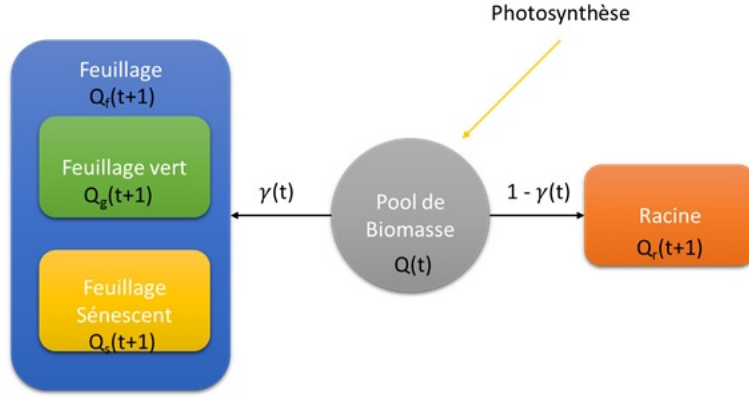


FIGURE 2 – Schéma du modèle LNAS appliqué à la betterave

+Fonction d'allocation :

$$\gamma(t) = (\gamma_0 + (\gamma_f - \gamma_0) \cdot G_a(\tau(t))) \cdot (1 + \eta_\gamma(t))$$

+Fonction de sénescence :

$$Q_s(t) = G_s(\tau(t) - \tau_{sen})Q_f(t)$$

+Part de la biomasse produite qui arrive aux feuilles vertes :

$$Q_g(t) = Q_f(t) - Q_s(t)$$

- $Q(t)$  : Production de biomasse au jour  $t$  par unité de surface.
- $\mu$  : Efficacité énergétique
- $1 - e^{-\lambda Q_g(t)}$  : Fraction des radiations interceptées
- $PAR(t)$  : quantité de radiations photosynthétiquement actives par unité de surface.
- $\lambda$  : paramètre
- $Q_g(t)$  : masse total des feuilles vertes au jour  $t$
- $Q_f(t)$  : masse total du feuillage au jour  $t$
- $Q_s(t)$  : masse total du feuillage sénescant au jour  $t$
- $\gamma_0, \gamma_f$  : paramètres
- $\eta(t)$  : variables aléatoires normales
- $G(t)$  : variables aléatoires lognormales
- $\tau(t)$  : temps thermique au jour  $t$  (température cumulée depuis l'émergence de la plante)
- $\tau_{sen}$  : temps thermique où la sénescence commence.
- Les paramètres des variables aléatoires font parti des paramètres du modèle.

## D Quelques modèles de la croissance des plantes

### D.0.1 Informatique et modèles géométriques

L'arrivée des ordinateurs a révolutionné les méthodes de simulation ainsi que de modélisation des systèmes et l'étude des plantes en a bien sûr profité. Les ordinateurs ont fait leur apparition presque en même temps que les modèles agronomes et botaniques. Ainsi, très vite, ils ont été vus comme un moyen de simuler la structure géométrique complexe des plantes avec le développement d'arbres combinatoires, binaires et fractals. Mais ces structures purement géométriques et trop rigides ne simulent pas encore bien le développement complexe des plantes. Les travaux d'Aristide Lindenmayer aboutissent à une grammaire au formalisme puissant, grammaire générative basée sur le principe de réécriture [**LSystem**].

**Qu'est-ce qu'un L-Système ?** Un L-Système est noté :

$$\{V, S, \omega, P\}$$

Une grammaire formelle qui comprend :

- Un ensemble alphabet **V** : Ensemble de variable du L-Système
- Un ensemble de constantes **S** : Ensemble de constantes servant notamment lors du dessin géométrique.
- Un axiome de départ  $\omega$  : État initial.
- Un ensemble de règles **P** : Règles de production.

Un exemple simple : Algues de Lindenmayer

$$\left\{ \begin{array}{l} V = \{A, B\} \\ S = \{\} \\ \omega = A \\ P = (A \rightarrow AB) \wedge (B \rightarrow A) \end{array} \right.$$

Avec le résultat sur 6 générations :

- $n = 0$ , A
- $n = 1$ , AB
- $n = 2$ , AB A
- $n = 3$ , AB A AB
- $n = 4$ , AB A AB AB A
- $n = 5$ , AB A AB AB A AB A AB
- $n = 6$ , AB A AB AB A AB A AB AB A AB AB A

Une suite de symboles générée par L-Système peut être prise en entrée par un programme informatique qui s'en servira pour générer une structure géométrique, le plus simple étant d'utiliser un turtle en 2D voire en 3D, ou encore dans un langage orienté objet avec des pointeurs on peut générer une chaîne cellulaire qui évolue. Les symboles dans  $V$  sont les parties des plantes dessinées et les symboles dans  $S$  donnent des informations sur la façon dont elles sont dessinées, leur orientation par exemple.

Ces modèles de L-système conviennent bien à la simulation des structures des plantes, elles marchent d'autant mieux combinées à la notion de temps thermique qui ordonne la dynamique de croissance et permettent d'aboutir in fine à une architecture fidèle. On constate cependant qu'elles n'intègrent pas la notion de production de biomasse et si elles permettent de prédire une structure finale aussi fidèle que possible, elles ne permettent pas de prédire le rythme de production. Les éco-physiologistes se sont alors efforcés d'intégrer des mécanismes de plus en plus fins, avec une simulation locale et géométrique de la photosynthèse, des échanges entre organes par un système de transport-résistance avec la notion de force de puits. de organes puits qui puisent la biomasse produite par les organes sources etc... Ces systèmes complexes qui permettent enfin une simulation fine au niveau individuel ne sont pourtant pas adaptés à la simulation et encore moins la modélisation d'un

grand ensemble de plantes et ceux pour deux raisons :

1. *Le coût en ressources de calcul* : il croît avec le temps de la simulation et le nombre d'individus considérés, encore plus si l'on doit considérer les interactions entre les individus.
2. *La difficulté à paramétrer* : dû au grand nombre de paramètre notamment par rapport aux données que l'on peut raisonnablement récolter.

### D.0.2 Le modèle GreenLab : entre modèle individuel et modèle de production

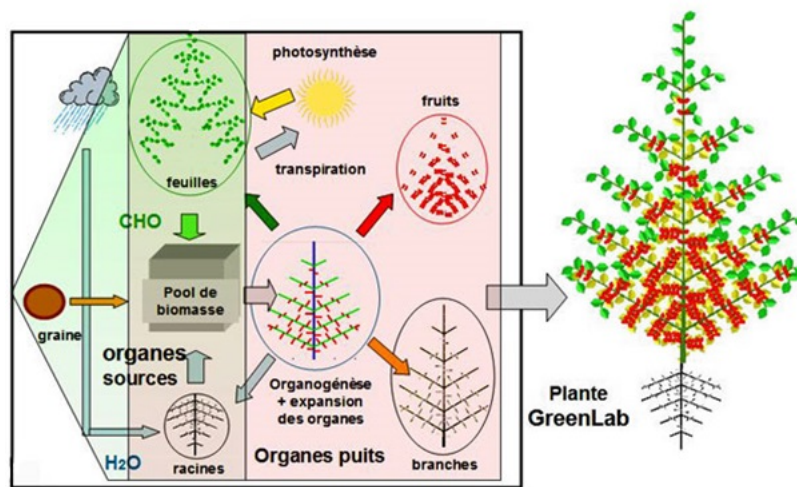


FIGURE 3 – Schéma type d'un modèle GreenLab.

Le modèle GreenLab propose une alternative. Il reprend des simplifications utiles du modèle agronome au niveau de la production : la prise en compte de l'architecture individuelle de la plante n'est pas utile au niveau d'un champ, on considère plutôt la distribution des différents types d'organes (densité de feuilles...). Autrement dit, les aspects géométriques peuvent être négligés mais pas la composition quantitative des structures. On fait alors l'hypothèse d'un *pool de biomasse* commun dans lequel les organes vont piocher, et on ne considère que la photosynthèse nette, ie les proportions de glucides qui servent effectivement à la construction de matière sèche des organes.

Au niveau de l'allocation, cette approche décrit précisément des compartiments d'organes se comportant de façon similaire, ce qui rend l'allocation de biomasse plus facile à modéliser entre organes sources et organes puits et permet de se passer d'une description géométrique ou même topologique exhaustive. Les organes sont générés par cohortes (groupes générés en même temps) de même type grâce à des équations de production des méristèmes selon leur âge physiologique, et des lois de probabilités qui déterminent la croissance, la sénescence et le branching. Et comme tous les organes d'une même cohorte d'organe du même type ont le même état, on peut opérer facilement une factorisation en sous-structures qui rend les calculs plus léger, ainsi le temps de calcul n'est plus proportionnel au nombre d'organe mais

seulement à l'âge de la plante. En particulier en multipliant le nombre d'organe de chaque cohorte par la force de puit correspondante et en additionnant le tout on obtient la demande de la plante.

Ensuite l'augmentation  $\delta q$  de biomasse de chaque organe est obtenu avec la formule suivante :

$$\delta q = \phi \cdot Q/D$$

Avec  $\phi$  la force de puit, Q la pool de biomasse global et D la demande totale de la plante.

La masse des organes est la somme cumulée de l'augmentation des biomasses, on peut donc obtenir rapidement les dimensions (longueur, diamètre, surface) des organes en utilisant de simples lois géométriques (beaucoup plus simple que celles utilisées lorsque la géométrie est prise en compte dans la production).

Puis pour que le cycle se répète, la biomasse des compartiments s'obtient en sommant les cohortes de même organes, en particulier on peut obtenir la masse du feuillage puis la surface foliaire ce qui permettra de déterminer la production de biomasse au prochain cycle. La boucle est bouclée.

Pour résumer, ce modèle est un modèle dynamique de croissance des plantes qui marche par rétroaction entre croissance (production de biomasse) et développement (allocation quantitative et architecture). Le calcul de la production ne prend que peu en compte l'architecture de la plante mais seulement l'équation global de production et les relations sources-puits, ce qui permet des économies de calcul intéressantes et n'empêche pas dans un second temps de générer des structures géométriques fidèles issus d'un modèle de production simplifié mais robuste. Ainsi la plasticité des plantes est très bien représenté par ce modèle et on peut rendre compte de différents phénotypes d'une même espèce dans deux environnement très différents.



FIGURE 4 – Exemple de plantes générées grâce à GreenLab.

Cela permet notamment la visualisation en images de synthèse très fidèles et complexes de plantes dont la croissance a été modélisé sans prendre en compte le détail

géométrique de cette même structure, donc avec un temps de calcul très intéressant. L'augmentation de biomasse de chaque organe a déjà été simplement déterminée grâce aux équations précédentes, dont on déduit également la forme et le volume, de simples règles géométriques positionnent ces organes dans l'architecture selon l'empilement des entre-nœuds autour d'un axe, la phyllotaxie, l'angle de branchement, la courbure des axes, comme on peut le visualiser en Figure 4.

Comme montré dans la Figure 5, on peut même simuler des paysages entiers grâce à ces méthodes, avec le raffinement des paysages fonctionnels qui prennent en compte raffinement les interactions plantes-environnement, la distribution des ressources hydriques et des radiations lumineuses entre plantes qui sont en compétition.

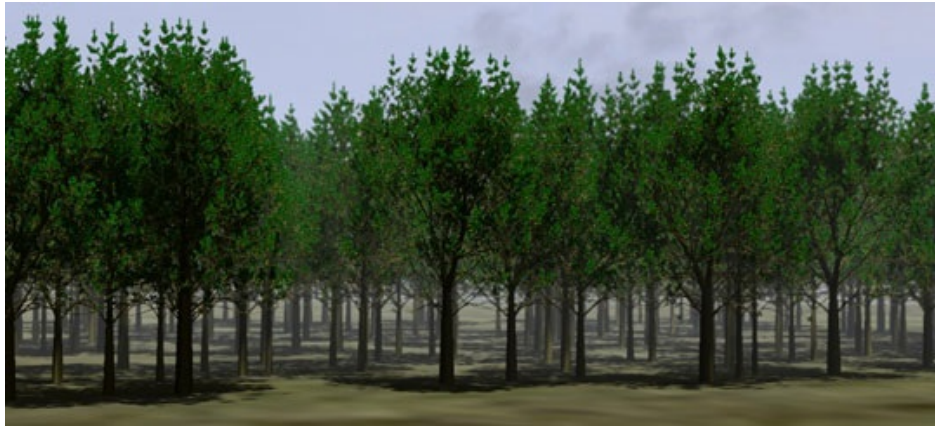


FIGURE 5 – Paysage fonctionnel généré grâce à GreenLab