



HAL
open science

L-Grass : un modèle de morphogenèse de la plante entière de ray-grass anglais

Vincent Migault, Gaëtan Louarn, Didier Combes, Abraham Escobar Gutiérrez

► **To cite this version:**

Vincent Migault, Gaëtan Louarn, Didier Combes, Abraham Escobar Gutiérrez. L-Grass : un modèle de morphogenèse de la plante entière de ray-grass anglais. Colloque présentant les méthodes et résultats du projet Climagie (méta-programme ACCAF), Nov 2015, Poitiers, France. 223 p. hal-01236563

HAL Id: hal-01236563

<https://hal.science/hal-01236563>

Submitted on 1 Dec 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

16-17 novembre 2015 - Poitiers

Actes du colloque présentant les méthodes et résultats du projet Climagie
(métaprogramme ACCAF)

ADAPTATION DES PRAIRIES SEMÉES AU CHANGEMENT CLIMATIQUE

Coordinateurs : Jean-Louis Durand, Jérôme Enjalbert, Laurent Hazard,
Isabelle Litrico, Catherine Picon-Cochard, Marie-Pascale Prudhomme, Florence Volaire



L-GRASS : UN MODÈLE DE MORPHOGENÈSE DE LA PLANTE ENTIÈRE DE RAY-GRASS ANGLAIS

L-GRASS: A WHOLE-PLANT MORPHOGENESIS MODEL OF PERENNIAL RYEGRASS

Vincent Migault¹, Gaëtan Louarn¹, Didier Combes¹, Abraham
Escobar-Gutiérrez¹.

abraham.escobar@lusignan.inra.fr

Inra UR004 URP3F, F-86600 Lusignan, France

RÉSUMÉ

Un peuplement prairial est un système complexe de développement de plantes individuelles interagissant entre elles. Afin d'appréhender ce système, nous proposons un modèle structure-fonction de morphogenèse de ray-grass anglais (*Lolium perenne* L.), appelé L-grass. Ce modèle permet la simulation de morphotypes contrastés ainsi que l'impact de l'environnement local sur leurs développements grâce au couplage du modèle avec un modèle de rayonnement et un modèle de sol. Ces deux modèles environnementaux étant capable d'estimer les modifications de l'environnement local d'une plante, provoquées par les plantes voisines (ombrage, assèchement du sol), L-grass est un outil pertinent pour appréhender le développement de peuplements.

ABSTRACT

The canopy development is a complex system result from interaction between individual plants developments. In order to apprehend this system, we propose a morphogenesis structural-functional model of ryegrass (*Lolium perenne* L.), called L-grass. This model allows simulating contrasting ryegrass morphotypes and the environmental impact on their development by coupling a light and a soil models. Because these environmental models are able to estimate plant local environmental modifications due to neighbour plants (shading and soil drying), L-grass is a pertinent tool to apprehend canopy development.

INTRODUCTION

La valeur d'usage agricole des prairies résulte d'un système complexe de compétitions pour les ressources environnementales (rayonnement lumineux, eau, azote, etc.) au sein

d'un peuplement plurispécifique. La prise en compte des interactions entre la plante et son environnement local est la pierre angulaire de l'appréhension de cette compétition. Les modèles structure-fonction sont des outils pertinents pour appréhender le système complexe d'interaction entre la plante et son environnement (DeJong *et al.*, 2011). L'objectif des travaux présentés ici a été le développement d'un modèle structure-fonction intégrant les interactions entre la graminée fourragère et son environnement lumineux et l'eau disponible dans le sol.

Ces interactions plante-environnement sont réalisées au niveau de différentes parties de la plante (notamment par la photosynthèse au niveau des feuilles et l'absorption des ressources du sol au niveau des racines) et dépendent donc des structures spatiales de ces différentes composantes. Cela implique la prise en compte du développement spatial de l'ensemble de la plante (partie aérienne et partie racinaire). Ainsi, nous proposons dans cette étude un modèle structure-fonction de plante entière de graminées fourragères intégrant les développements aérien et racinaire ainsi que les coordinations entre ces deux développements et les impacts de l'environnement lumineux et de la disponibilité en eau dans le sol sur ces développements.

MÉTHODOLOGIE

Le modèle de morphogenèse

Nous avons développé un modèle structure-fonction de graminées fourragères appelé L-grass. Ce modèle résulte principalement du couplage d'un modèle de morphogenèse aérienne de graminées fourragères (Verdenal *et al.*, 2008) avec un modèle générique de morphogenèse racinaire (le modèle ArchiSimple ; Pagès *et al.*, 2013). Il reproduit la morphogenèse de la plante en se basant sur le formalisme informatique L-système (Lindenmayer, 1968) et sur des règles d'autorégulations.

La plante est représentée comme un ensemble de phytomères en *arbre*. Un phytomère est composé d'un entrenœud, d'un nœud portant une feuille, un bourgeon axillaire et deux racines nodales. Chaque talle est surmontée d'un apex d'où de nouveaux phytomères dans la talle peuvent être produits. Les bourgeons axillaires peuvent se différencier pour devenir méristématiques et ainsi devenir l'apex d'une nouvelle talle.

L'évènement clé rythmant le développement de la plante virtuelle est l'émergence des pointes des feuilles (figure 1). Cet évènement est défini comme le moment où la pointe de la feuille émerge hors des gaines des feuilles précédentes et est donc le moment où la feuille peut commencer à intercepter le rayonnement solaire incident.

L'atteinte de cet évènement par la feuille du phytomère de rang n entraîne une cascade de signaux aboutissant à la mise en place d'organes :

Création d'un nouveau phytomère (de rang $n+1$) au niveau de l'apex surmontant la talle. La croissance d'une feuille étant supposée débuter en même temps que la création de son phytomère correspondant, l'émergence de la pointe d'une feuille déclenche le début de croissance de la feuille suivante.

- Possibilité de différenciation en méristème du bourgeon axillaire du phytomère de rang $n-1$ en fonction du site-filling (probabilité de déclenchement de nouvelles talles) dépendant de l'auto-ombrage de la plante (estimé en termes de surface foliaire de la plante). Cette différenciation déclenche la création d'une nouvelle talle.
- Déclenchement de la croissance d'une racine au niveau du nœud du phytomère de rang $n-x$ de la talle. La variable x représente le délai, exprimé en termes de phyllochrones, entre l'émergence de la feuille et la création d'une racine tel qu'observé par Robin *et al.* (2011). Cette variable est supposée dépendre de l'ordre de la talle. La seconde racine produite au niveau de ce nœud est émise un phyllochrone après.

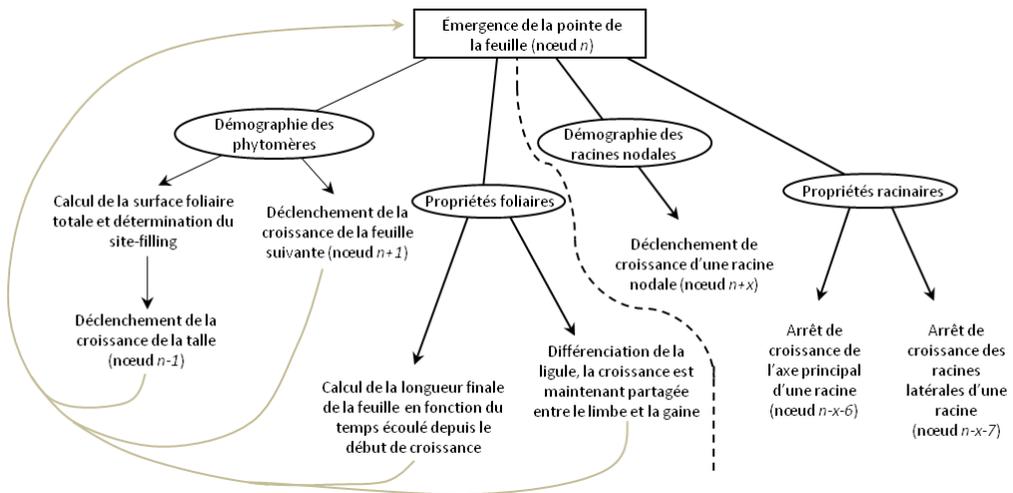


Figure 1 : diagramme représentant le schéma cybernétique général du modèle de morphogenèse de graminées fourragères L-grass.

Lors de l'émergence d'une feuille, des propriétés concernant la feuille et des racines sont également déterminées :

- La longueur finale de la feuille est simulée en fonction de la longueur de la feuille à son émergence par la fonction suivante dite « Potentiel » :

$$Y_F = e^{k_1 \cdot (Y + Y_{b1})} - e^{k_2 \cdot (Y + Y_{b2})} - L$$

Où Y_F est la longueur finale potentielle de la feuille, Y est la longueur de la feuille à son émergence et Y_{b1} , Y_{b2} , k_1 , k_2 et L sont des constantes ajustées sur des mesures réalisées sur des plantes réelles.

- La proportion de longueur de gaine dans la longueur finale potentielle de la feuille est également estimée en fonction de la longueur de la feuille à son émergence.
- La croissance de l'axe principal de la racine du phytomère de rang $n-x-6$ arrête sa croissance ainsi que les axes latéraux de la racine du phytomère de rang $n-x-7$. Cela correspond à une durée d'allongement de 6 phyllochrones pour les axes principaux et de 7 phyllochrones pour les axes latéraux.

La croissance potentielle d'une feuille suit la fonction « Beta Growth » proposée par Yin *et al.* (2003) dont l'équation est la suivante :

$$Y = Y_F \left(1 + \frac{LED - t}{LED - t_m} \right) \left(\frac{t}{LED} \right)^{\frac{LED - t}{LED - t_m}}$$

Où Y est la longueur de la feuille au temps t , Y_F est la longueur finale potentielle de la feuille déterminée par la fonction « Potentiel », LED est la durée d'allongement de la feuille et t_m est le temps auquel la vitesse d'allongement est maximale. A chaque pas de temps t , l'allongement potentiel de la feuille est défini comme la différence entre les longueurs potentielles au temps $t+1$ et au temps t . Ainsi à chaque pas de temps, une demande de croissance de l'ensemble des feuilles est estimée.

Après l'émission d'une racine au niveau d'un nœud, son développement (notamment les règles d'allongement et de ramification) est défini comme dans le modèle ArchiSimple (Pagès *et al.*, 2013). L'allongement potentiel au niveau de chaque pointe racinaire est estimé en fonction de son diamètre apical. La demande en croissance du système

racinaire est ainsi définie comme la somme des allongements potentiels de chaque pointe racinaire.

Le modèle de morphogenèse permet à chaque pas de temps de produire une représentation 3D de l'architecture de la plante. Seules les feuilles et les racines sont représentées dans la sortie graphique.

Prise en compte de l'environnement lumineux et de l'eau disponible dans le sol

La prise en compte de l'environnement lumineux dans le modèle est issue du couplage du modèle de morphogenèse avec le modèle Caribu (un modèle de rayonnement lumineux disponible sur la plateforme OpenAlea ; Chelle et Andrieu, 1998). Ce dernier permet d'estimer, à chaque pas de temps, le rayonnement net intercepté (exprimé en termes de densité de flux de photons photosynthétiques ; *PPFD*) par chaque triangle composant la représentation graphique de chaque feuille. Ce rayonnement intercepté dépend du rayonnement photosynthétiquement actif incident. La photosynthèse P_n nette réalisée sur chacun de ces triangles est déterminée en fonction du rayonnement intercepté par la fonction suivante :

$$P_n = P_{max} * \frac{PPFD - I_c}{b + (PPFD - I_c)}$$

Où P_{max} est la photosynthèse nette maximale, b est la valeur de *PPFD* lorsque la photosynthèse nette est la moitié de la photosynthèse nette maximale et I_c est la *PPFD* à laquelle la courbe de photosynthèse nette intercepte l'axe des abscisses. La photosynthèse nette estimée permet d'estimer le carbone assimilé (exprimé en gramme) durant le pas de temps.

Le carbone assimilé est ensuite alloué aux différentes parties de la plante suivant une règle simple. Les feuilles étant plus proches de la source de carbone, elles vont utiliser le carbone disponible afin de réaliser leur croissance potentielle. Le carbone restant est mis à disposition du système racinaire afin de réaliser un pourcentage de sa croissance (dépendant du ratio entre la demande et l'offre en carbone).

La prise en compte de l'eau disponible dans le sol est réalisée par le couplage du modèle de morphogenèse avec un modèle de sol. Le modèle de sol utilisé est basé sur le modèle de sol intégré dans le modèle de culture STICS (Brisson *et al.*, 2008). Le sol est représenté par un ensemble de volumes définis en entrée. Chaque volume est associé à des paramètres correspondant au type de sol (humidités volumiques à la capacité au champ et au point de flétrissement permanent). L'évolution de la quantité

d'eau disponible dans chaque volume est déterminée en fonction de la transpiration des plantes, de l'évaporation d'eau du sol, des apports en eau liés aux précipitations et à l'irrigation et de l'infiltration. L'évaporation d'eau et la transpiration sont dépendantes des conditions climatiques via l'utilisation de l'évapotranspiration potentielle.

Dans le but de quantifier le déficit hydrique du sol, la fraction d'eau du sol transpirable (FTSW) est utilisée. L'indice de déficit hydrique de la plante (FTSW_p) est défini comme la moyenne des FTSW sur l'ensemble des volumes du sol où les racines de la plante sont présentes. L'impact du déficit hydrique sur le développement de la plante est simulé au niveau de trois processus : l'allongement foliaire, l'allongement racinaire et la photosynthèse. L'impact du déficit hydrique sur chacun de ces processus est estimé par un indice de stress hydrique déterminé en fonction de seuils de détections du déficit hydrique défini pour chaque processus. Les indices de stress hydrique pour les processus d'allongement foliaire et de photosynthèse sont définis sur l'ensemble de la plante en fonction du FTSW_p. Concernant l'impact sur le système racinaire, l'indice de stress hydrique est estimé pour chaque pointe racinaire en fonction de la FTSW locale (la FTSW dans le volume de sol où se situe la pointe).

Pour les feuilles, l'impact du stress hydrique est modélisé par la réalisation d'un pourcentage (correspondant à l'indice de stress hydrique) de l'allongement potentiel durant le pas de temps. L'allongement non réalisé durant un pas de temps ne sera jamais réalisé. Ainsi, une feuille ayant subi une période de stress aura une longueur finale plus courte. Pour la photosynthèse, l'impact est simulé de la même manière en réduisant la production de carbone selon l'indice de stress hydrique. Pour les pointes racinaires, l'impact du stress hydrique est modélisé comme une réduction du potentiel d'allongement des racines (qui est défini en fonction de son diamètre apical). Cette réduction du potentiel d'allongement de certaines racines entraîne une réduction de la demande totale en carbone du système racinaire et peut entraîner une augmentation du ratio entre l'offre et la demande en carbone du système racinaire.

RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

L'ensemble des règles utilisées dans le modèle de morphogenèse permettent une représentation cohérente du développement de la plante entière. Cette cohérence a été vérifiée par la comparaison de traits architecturaux de plantes réelles et virtuelles simulées avec le modèle. Cette comparaison a porté sur deux cultivars présentant des architectures contrastées : un cultivar utilisé pour le pâturage (cv. Carillon) et un cultivar utilisé principalement pour les gazons (cv. Cachemire). La flexibilité du modèle se confirme par la production de morphotypes contrastés uniquement en multipliant la

fonction « Potentiel » par un facteur (figure 2). Autrement dit, la modification de paramètres d'une fonction de la morphogenèse aérienne, est répercutée de manière cohérente sur le développement de l'ensemble de la plante, grâce notamment aux règles d'autorégulations. Cette capacité de simulation de différents morphotypes par le modèle, est essentielle pour la simulation de peuplements de graminées hétérogènes tels qu'observés dans les prairies.

Outre la flexibilité morphotypique, le modèle présente également une autorégulation du développement de la plante virtuelle lors d'évènements contingents tels qu'une fauche. En effet, une coupe des feuilles entraîne une diminution des longueurs des gaines et de la surface foliaire. Ces diminutions vont entraîner sur la plante virtuelle :

- des longueurs finales des feuilles en développement plus courtes puisque la longueur finale d'une feuille est estimée en fonction de sa longueur à son émergence
- une augmentation du tallage liée à l'augmentation du site-filling qui dépend de la surface foliaire

Le modèle reproduit ainsi, de manière cohérente avec la réalité, la repousse après une coupe sans nécessité d'invoquer un contrôle central ou des consignes données *a priori*.

Les impacts de l'environnement lumineux et de la disponibilité en eau diffèrent suivant les parties de la plante virtuelle. En effet, une diminution de la lumière va plus fortement affecter le développement du système racinaire que de la partie aérienne. Cette différence résulte de l'hypothèse d'allocation du carbone utilisé dans le modèle. Une conséquence notable de cette différence est l'augmentation du ratio entre les biomasses aérienne et racinaire (ratio S:R). La simulation de l'impact d'une diminution de disponibilité en eau sur les morphotypes contrastés de plantes virtuelles a révélé des réponses différenciées. En effet, la simulation de deux morphotypes contrastés subissant différents scénarios d'apport en eau (apport quotidien, apport fréquent mais pas quotidien, apport peu fréquent puis sans apport durant une longue période), ont montré des réponses au déficit hydrique contrastées. Ces contrastes ont été notamment observés sur les variations du ratio S:R et sur les variations de la biomasse racinaire qui pouvait augmenter avec le déficit dans certains cas. Ces réponses concordent avec les observations disponibles dans la littérature (Crush *et al.*, 2007).

Les modèles de lumière et de sol utilisés dans le modèle de plante peuvent prendre en compte des modifications de l'environnement local d'une plante provoquées par les plantes voisines (ombrage, assèchement du sol lié à l'absorption de l'eau par les plantes).

Les interactions cohérentes avec la réalité entre la plante virtuelle et son environnement local, font du modèle L-grass un outil pertinent pour appréhender les compétitions entre plantes pour les ressources environnementales au sein de peuplements de graminées.



Figure 2 : sorties graphiques du modèle L-grass obtenues en modifiant les paramètres de la fonction « Potentiel », une fonction portant uniquement sur la morphogenèse aérienne.

BIBLIOGRAPHIE

- Brisson N., Launay M., Mary B., Beaudoin N. 2008 Conceptual basis, formalisations and parameterization of STICS crop model. Edition Quae, INRA
- Chelle M., Andrieu B. 1998 The nested radiosity model for the distribution of light within plant canopies. *Ecol. Model* 111 :75-91
- Crush J.R., Easton H.S., Waller J.E., Hume D.E., Faville M.J. 2007 Genotypic variation in pattern of root distribution, nitrate interception and response to moisture stress of a perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) mapping population. *Grass Forage Sci.* 62:265-273
- DeJong T.M., Da Silva D., Vos J., Escobar-Gutiérrez A.J. 2011 Using functional-structural plant models to study, understand and integrate plant development and ecophysiology. *Ann. Bot.* 108 :987-989
- Lindermayer A. 1968 Mathematical models for cellular interactions in development I. Filaments with one-sided inputs. *J. Theor. Biol.* 18 :280-299
- Pagès L., Bécél C., Boukcim H., Moreau D., Nguyen C., Voisin A.S. 2014 Calibration and evaluation of ArchiSimple, a simple model of root system architecture. *Ecol. Model* 290 :76-84
- Verdenal A., Combes D., Escobar-Gutiérrez A.J. 2008 A study of ryegrass architecture as a self-regulated system, using functional-structural plant modelling. *Funct. Plant Biol.* 35 :911-924