



HAL
open science

Modélisation et simulation de l'architecture des arbres bilan et perspectives

Daniel Barthelemy, François Blaise, Thierry Fourcaud, Eric Nicolini

► **To cite this version:**

Daniel Barthelemy, François Blaise, Thierry Fourcaud, Eric Nicolini. Modélisation et simulation de l'architecture des arbres bilan et perspectives. *Revue forestière française*, 1995, 67 (S), pp.71-96. <10.4267/2042/26721>. <hal-03444459>

HAL Id: hal-03444459

<https://hal.science/hal-03444459v1>

Submitted on 23 Nov 2021

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.



HAL Authorization

MODÉLISATION ET SIMULATION DE L'ARCHITECTURE DES ARBRES : BILAN ET PERSPECTIVES

D. BARTHÉLÉMY - F. BLAISE - T. FOURCAUD - E. NICOLINI

Face à la complexité d'une structure arborescente et en fonction d'objectifs particuliers, divers types de modèles de croissance et de production des arbres et des peuplements se sont développés (Houllier *et al.*, 1991 ; Kurth, 1994 ; Reffye *et al.*, 1993a). Il est ainsi possible de distinguer : des modèles de type statistique, des modèles de production végétale, des modèles de compétition, des modèles morphologiques, ou encore des modèles spécialisés pour des applications particulières (transferts hydriques, transferts d'assimilats, mécanique de l'arbre,...).

Dans le domaine de la simulation, l'apparition d'ordinateurs aux performances de plus en plus importantes a permis aux informaticiens de générer des structures arborescentes de plus en plus complexes : fractals, arbres combinatoires,... (Françon, 1991 ; Françon et Lienhardt, 1994 ; Prusinkiewicz *et al.*, 1988, 1990). Néanmoins, bien que les nouveaux développements des L-Systèmes abordent maintenant les arbres avec des règles de croissance plus élaborées (Kurth, 1994), la plupart des modèles de simulation de la croissance des plantes proviennent de la science informatique. Ils utilisent de ce fait des algorithmes spécialisés dans la construction d'arborescences et ne prennent en compte que sommairement les connaissances de la biologie végétale.

Les modèles AMAP (Atelier de Modélisation de l'Architecture des Plantes) développés au CIRAD essaient de combler ces lacunes. Ils intègrent les connaissances qualitatives de la botanique récemment acquises dans le domaine de l'architecture végétale (Hallé et Oldeman, 1970 ; Hallé *et al.*, 1978), auxquelles se sont ajoutées les données quantitatives issues des expériences agronomiques (Reffye, 1979). Une chaîne complète de traitement des données a ainsi été conçue, qui comprend l'observation morphologique et architecturale du végétal, l'acquisition des mesures de la plante sur pied, le calcul des paramètres du fonctionnement de ses méristèmes et la simulation de sa croissance (Reffye *et al.*, 1993b). Ces diverses étapes présentent leurs règles propres et sont toutes indispensables à la simulation correcte et réaliste d'une architecture végétale. Les logiciels issus de cette approche pluridisciplinaire permettent de construire des maquettes informatiques tridimensionnelles des végétaux et des peuplements à partir desquelles diverses applications peuvent être envisagées (Dauzat, 1994 ; Dauzat et Hauteœur, 1991 ; Reffye *et al.*, 1995).

L'ANALYSE MORPHOLOGIQUE ET ARCHITECTURALE DES VÉGÉTAUX

La plupart des espèces forestières sont directement identifiables par leur silhouette ou leur port. Ces notions physiologiques sont certes utiles dans la reconnaissance des arbres, mais ne permettent en aucun cas d'en comprendre le fonctionnement. L'architecture d'une plante dépend de la nature et de la position relative de ses différentes parties. Elle est, à tout instant, le résultat d'un équilibre entre le mode de croissance propre à l'espèce (patrimoine génétique) et l'influence de son environnement (milieu, station, sylviculture,...).

D'origine récente (Hallé et Oldeman, 1970), l'analyse architecturale des arbres a pour but d'interpréter la structure globale de l'arbre et de comprendre les mécanismes morphologiques qui lui ont donné naissance. À chaque étape de son développement, l'arbre est abordé dans sa totalité, et l'ensemble des structures qui le constituent est considéré. Basée sur l'observation de caractères morphologiques fondamentaux (Caraglio et Barthélémy, 1996), cette approche qualitative du développement de l'arbre est un préliminaire indispensable à toute tentative de modélisation et de simulation du fonctionnement d'un végétal.

Le modèle architectural

Pour une plante, la série d'architectures prises au cours de son développement est appelée son "modèle architectural" (Hallé et Oldeman, 1970). Il correspond à la stratégie de croissance globale d'une plante et se définit par une combinaison particulière de caractères morphologiques directement observables sur le terrain.

L'axe feuillé ou tige (figure 1, ci-dessous) est considéré comme l'élément de base de toute architecture végétale. Il est élaboré par un méristème terminal, et généralement constitué de pousses successives appelées unités de croissance (UC). Celles-ci sont constituées d'une série d'entre-nœuds et de nœuds qui portent les feuilles. L'ensemble entre-nœud, nœud, bourgeon axillaire et feuille est l'élément de construction de base appelé "métamère" (White, 1979). Le mode de croissance, le mode de ramification, la position de la floraison, la nature orthotrope ou plagiotrope liée à la phyllotaxie qui accompagne l'orientation verticale ou horizontale des axes sont autant de critères qui permettent de classer un arbre dans un modèle donné (figure 2, p. 73). L'intérêt principal de cette description qualitative a été de montrer que le nombre de ces modèles est restreint et qu'il existe, dans le développement végétal, des contraintes endogènes fortes et indépendantes du milieu.

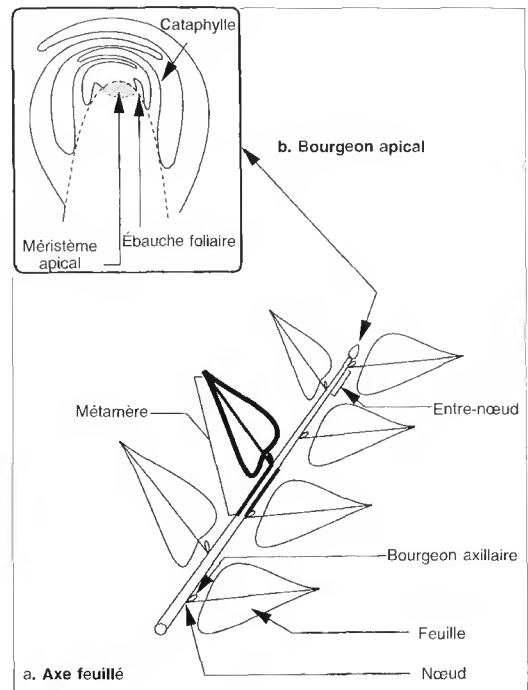


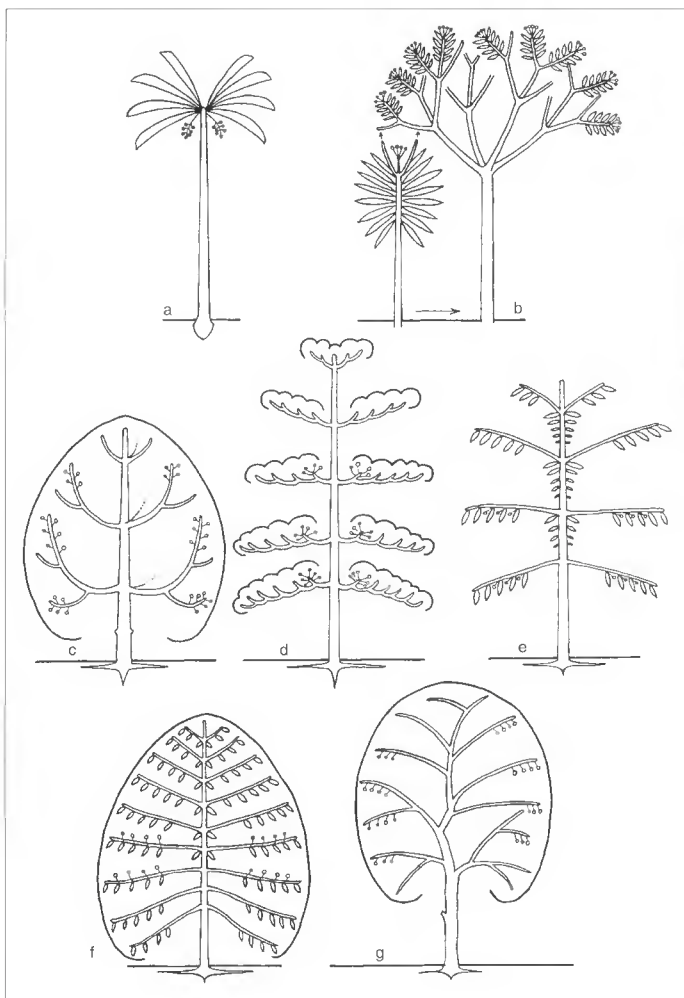
Figure 1
**L'AXE FEUILLÉ (a) EST COMPOSÉ
 D'UNE SUCCESSION DE MÉTAMÈRES
 (trait gras) ET RÉSULTE DU
 FONCTIONNEMENT D'UN MÉRISTÈME APICAL**
 (d'après Reffye *et al.*, 1995)

L'unité architecturale

Faisant appel à la reconnaissance de paramètres très généraux, la classification schématique et synthétique d'Hallé et Oldeman (1970) ne permet pas de décrire finement l'architecture d'une plante. C'est pourquoi Édelin (1977) puis Barthélémy *et al.* (1989) ont défini par la suite le concept d'"unité architecturale" qui caractérise l'architecture élémentaire des arbres d'une même espèce.

L'analyse architecturale montre que toute plante passe par un certain nombre de phases au cours de son développement. À partir de la germination, le jeune arbre édifie un tronc au cours d'une phase d'installation. Durant cette période, de durée variable selon l'espèce et les conditions de l'environnement, la plante exprime une architecture progressivement de plus en plus complexe. Sur le tronc, les premières branches apparaissent. Lorsque l'arbre grandit, ses branches sont de plus en plus volumineuses et commencent elles-mêmes à se ramifier. Petit à petit, une hiérarchie s'installe entre les différents axes de la plante qui peuvent être regroupés en catégories (tronc, branches, rameaux,...) dont chacune est identifiable par des caractéristiques morphologiques et fonctionnelles propres. Pour chaque espèce, le nombre de catégories d'axes morphologiquement identifiables est fini et généralement petit (Édeline, 1977 ; Barthélémy *et al.*, 1989, 1991).

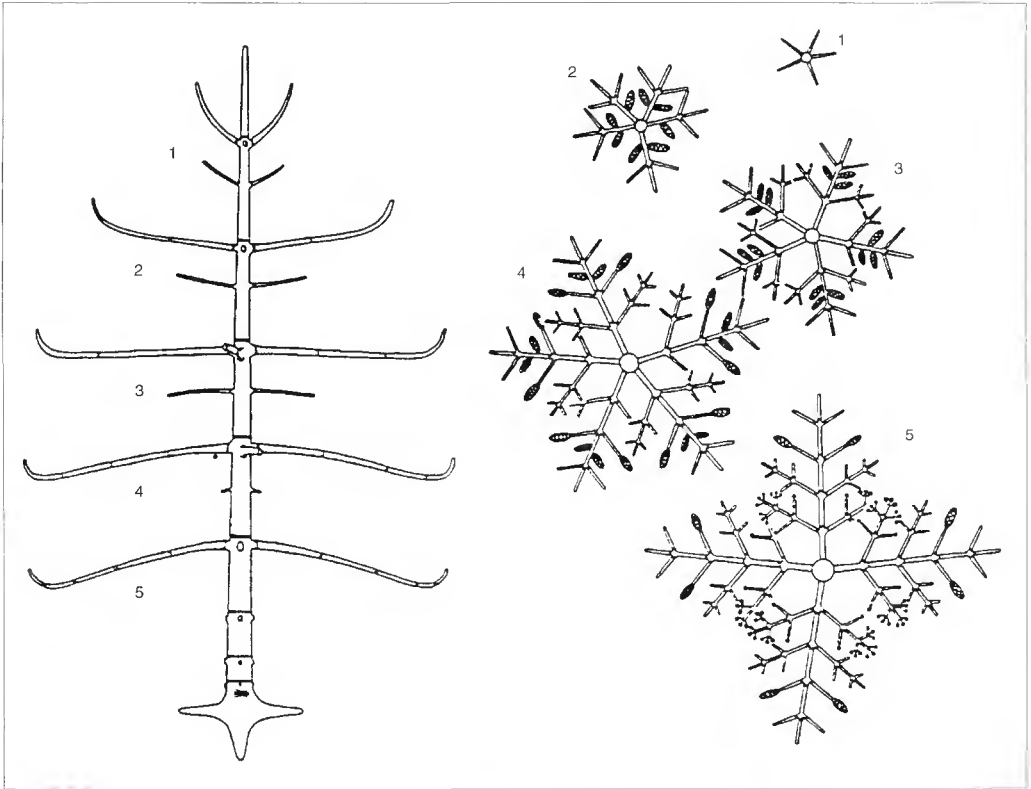
Figure 2
**SEPT EXEMPLES
DE MODÈLES ARCHITECTURAUX**
(d'après Hallé et Édeline, 1987)



- a : modèle de Corner
- b : modèle de Leeuwenberg
- c : modèle de Rauh
- d : modèle d'Aubréville
- e : modèle de Massart
- f : modèle de Roux
- g : modèle de Troll

Figure 3

L'UNITÉ ARCHITECTURALE DE L'ÉPICÉA COMMUN, *PICEA ABIES* (L.) KARSTEN, PEUT ÊTRE REPRÉSENTÉE PAR UN SCHÉMA (EN HAUT) ET PAR UN TABLEAU (EN BAS) regroupant les caractéristiques morphologiques des différentes catégories d'axes (d'après Édelin, 1977)



Les axes 1 et 2 constituent la charpente de l'arbre. Les axes 3 et 4 forment des systèmes assimilateurs et reproducteurs ; ils perdent vite leurs feuilles, s'élaguent rapidement, et constituent des rameaux courts. Les organes reproducteurs femelles sont figurés par des cônes schématisés, et les cônes mâles par des points noirs. Les feuilles ne sont pas représentées.

Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
Croissance indéfinie et rythmique	Croissance indéfinie et rythmique	Croissance indéfinie et rythmique, caducs	Croissance indéfinie et rythmique, caducs
Ramification monopodiale rythmique	Ramification monopodiale rythmique	Ramification monopodiale rythmique	Ramification monopodiale rythmique
Orthotrope	Orthotropes	Sans direction de croissance précise	Sans direction de croissance précise
Phyllotaxie spiralée Feuilles étroites à disposition radiale	Phyllotaxie spiralée Feuilles larges à disposition bilatérale	Phyllotaxie spiralée Feuilles larges ; nette dorsiventralité du rameau	Phyllotaxie spiralée Feuilles larges ; nette dorsiventralité du rameau
Pas de sexualité	Pas de sexualité	Sexualité femelle (terminale)	Sexualité mâle (axillaire et terminale)

La description des caractéristiques de toutes les catégories d'axes et de la façon dont elles dérivent les unes des autres constitue l'"unité architecturale" d'une espèce (figure 3, p. 74). À ce stade, l'arbre exprime son architecture élémentaire, véritable carte d'identité d'une espèce. Il croît essentiellement en hauteur et présente le plus souvent un tronc unique et droit.

La réitération et la mise en place de la cime de l'arbre adulte

Chez certaines espèces le développement ultérieur de l'arbre peut se poursuivre sans grande modification de sa forme générale. Ainsi, chez *Araucaria araucana* (Grosfeld *et al.*, 1995, 1996), chez *Cecropia spp.* (Hallé *et al.*, 1978) ou chez le Pin laricio, en l'absence de traumatisme, l'arbre reste conforme à son unité architecturale (il conserve un tronc unique) jusqu'à sa mort. Le plus souvent, néanmoins, la mise en place de la cime se traduit par une modification profonde de l'architecture de base. Chez la plupart des arbres forestiers, on observe, en effet, qu'au fur et à mesure que la base du tronc se dénude, par élagage naturel des branches les plus anciennes, la cime de l'arbre a tendance à s'arrondir et s'élargir. Une analyse plus fine montre que divers axes entrent en compétition avec le tronc qui peut former à son sommet une fourche, tandis que certaines branches se redressent et acquièrent une architecture identique à celle du tronc (figure 4, ci-dessous). Au cours de cette "métamorphose architecturale" (Hallé et Ng, 1981 ; Édelin, 1984), il y a donc répétition, duplication, de l'architecture élémentaire de l'arbre. C'est le phénomène de "réitération" (Oldeman, 1974 ; Hallé *et al.*, 1978) par lequel s'édifient les branches maîtresses de l'arbre âgé.

Figure 4 **REPRÉSENTATION SCHÉMATIQUE DU MODE DE DÉVELOPPEMENT DU FRÊNE COMMUN**

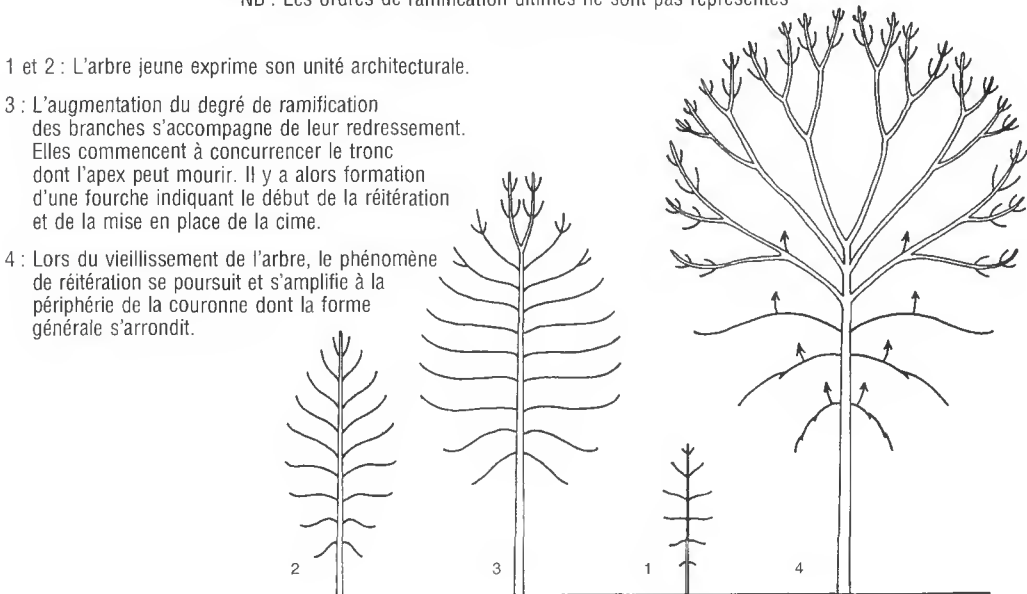
(d'après Barthélémy et Caraglio, 1991)

NB : Les ordres de ramification ultimes ne sont pas représentés

1 et 2 : L'arbre jeune exprime son unité architecturale.

3 : L'augmentation du degré de ramification des branches s'accompagne de leur redressement. Elles commencent à concurrencer le tronc dont l'apex peut mourir. Il y a alors formation d'une fourche indiquant le début de la réitération et de la mise en place de la cime.

4 : Lors du vieillissement de l'arbre, le phénomène de réitération se poursuit et s'amplifie à la périphérie de la couronne dont la forme générale s'arrondit.



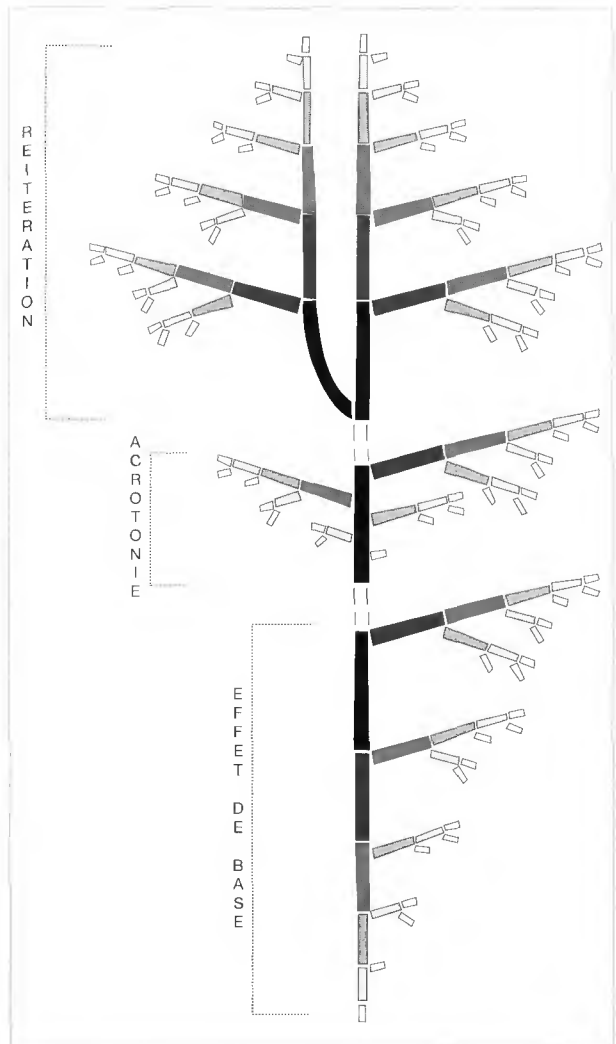
Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique des méristèmes

Le développement architectural d'un arbre peut être vu comme le déroulement d'une séquence précise et ordonnée d'événements, faisant appel à la répétition et à l'intégration de divers "niveaux d'organisation" comme le métamère, l'unité de croissance, l'axe feuillé, l'unité architecturale, ... (Barthélémy, 1991).

Bien que l'architecture élémentaire d'une espèce puisse être décrite, à un certain niveau d'analyse, par le mode d'agencement hiérarchique de diverses catégories d'axes qualitativement identifiables, un niveau de description plus fin révèle que les axes qui constituent l'unité architecturale spécifique ne sont pas homogènes sur toute leur longueur (Barthélémy *et al.*, 1996 ; Colin *et al.*, 1995 ; Coudurier *et al.*, 1995 ; Masotti *et al.*, 1995 ; Sabatier et Barthélémy, 1995) mais correspondent à une succession d'entités (pousses annuelles, unités de croissance), dont les caractéristiques morphologiques à un endroit donné traduisent l'"âge physiologique" (Reffye *et al.*, 1991a) des méristèmes qui les ont engendrés.

Un méristème peut ainsi être caractérisé par deux âges : son âge réel depuis sa création, et son degré de différenciation ou âge physiologique. Ce dernier est défini par toute une série de critères qualitatifs et quantitatifs des pousses qu'il produit. L'axe court des arbres fruitiers est, par exemple, caractéristique d'un état "physiologiquement âgé" : les unités de croissance sont courtes, florifères et ont une durée de vie brève. Au contraire, les fourches (ou réitérations) des troncs caractérisent des productions vigoureuses, physiologiquement jeunes et qui sont pérennes (figure 5, ci-dessous).

Figure 5
**REPRÉSENTATION SCHEMATIQUE DE LA
 STRUCTURE DES SOUS-UNITÉS
 CONSTITUTIVES D'UNE PLANTE EN FONCTION
 DE LEUR POSITION DANS L'ARCHITECTURE**
 (d'après Barthélémy *et al.*, 1996)



La plante peut être vue comme un système hiérarchisé de sous-unités (unités de croissance, pousses annuelles,...) présentant des caractères morphologiques différents, représentés ici par des tailles et grisés différents. Au sein de la plante entière, des sous-unités présentant les mêmes caractères peuvent être localisées en différentes positions en fonction de divers gradients dus à l'acrotonie, à leur succession sur un même axe ou "dérive", à l'"effet de base" caractéristique de la phase d'installation des arbres jeunes ou encore à la réitération qui duplique l'unité architecturale spécifique.

Entre ces deux extrêmes, les divers types de pousses qui construisent l'arbre se répartissent selon divers gradients d'expressions morphologiques ou "gradients morphogénétiques" (Barthélémy *et al.*, 1996) qui peuvent caractériser le développement de l'arbre à des niveaux variés. Ces gradients morphogénétiques peuvent, par exemple, s'exprimer dans le vieillissement progressif du méristème édificateur d'un axe, qu'on appelle "dérive", dans la hiérarchisation des productions axillaires en fonction de leur position sur une pousse, que l'on appelle "acrotonie", ou encore dans l'augmentation de la vigueur de l'arbre au cours de sa phase d'installation, que l'on appelle "effet de base" (figure 5, p. 76).

Ces résultats révèlent que le développement végétal est caractérisé par un changement continu du fonctionnement des méristèmes. Il se manifeste par une métamorphose progressive de l'architecture. L'analyse architecturale des arbres permet ainsi d'établir une véritable cartographie des types de pousses à l'intérieur de la structure végétale. Au-delà de ses applications directes dans le diagnostic de l'état et du stade de développement d'un arbre (Barthélémy *et al.*, 1996), cette approche prépare le terrain à l'analyse quantitative et fournit les connaissances qualitatives indispensables à toute tentative de modélisation du fonctionnement des méristèmes.

ASPECTS NUMÉRIQUES DE LA MODÉLISATION DE L'ARCHITECTURE DES PLANTES

L'architecture d'une plante est le résultat du fonctionnement de ses méristèmes qui peut être caractérisé par deux processus fondamentaux : le processus de croissance et d'arrêt, et le processus de ramification. La modélisation de ces deux types de fonctionnement, en divers points de la plante établis par la reconnaissance des gradients morphogénétiques qui caractérisent sa structure, permet de quantifier le développement architectural de l'arbre.

Les processus de croissance et d'arrêt

Situé à l'intérieur du bourgeon, le méristème (figure 1, p. 72) fabrique, pendant sa période d'activité, des métamères à l'état embryonnaire. On parle de croissance apicale ou d'organogénèse. Une réserve est ainsi constituée dans le bourgeon d'une façon invisible de l'extérieur. Seul l'allongement différé des métamères qui mettent en place les nouvelles feuilles avec leurs entre-nœuds associés est visible. On parle de croissance internodale ou croissance en longueur ou encore d'allongement. Chez les arbres tempérés, le même méristème peut avoir deux types de fonctionnement. Au printemps, un paquet de métamères puisés sur la réserve du bourgeon hivernal s'allonge et constitue la partie préformée de l'unité de croissance. Par la suite, un fonctionnement continu peut s'installer et les métamères s'allongent l'un après l'autre immédiatement après leur création et plus ou moins régulièrement : ils construisent la partie néoformée de l'unité de croissance (Caraglio et Barthélémy, 1996). L'unité de croissance termine son édification lorsque le processus d'allongement s'arrête. L'arrêt peut être groupé pour tous les bourgeons d'un arbre (exemple : Merisier, Hêtre) ou décalé d'un bourgeon à l'autre (exemple : Abricotier, Peuplier).

On constate expérimentalement que le nombre de métamères développés par des unités de croissance de même âge physiologique est variable et suit une distribution statistique qui résulte de la composition des processus de croissance et d'arrêt (Reffye *et al.*, 1991b, 1993b ; Guédon, 1996). Ces processus sont de nature stochastique en ce qu'ils intègrent des événements de nature probabiliste. Les distributions obtenues peuvent être unimodales (Hêtre, Hvéa) ou bimodales (Cerisier, Peuplier) selon que le méristème fait ou non de la néoformation au cours de sa croissance (figure 6, p. 78) ou encore selon que l'allongement s'effectue en une seule ou en plusieurs vagues (mono- ou polycyclisme).

Dans un arbre, les axes végétatifs équivalents (c'est-à-dire de même ordre de ramification et de même âge physiologique) ont des unités de croissance qui suivent une distribution similaire, laquelle peut être ajustée statistiquement (figures 6 et 7, pp. 78-79). Le processus de croissance et d'arrêt

contrôle ces distributions et le résultat de ce fonctionnement peut être exprimé en termes de probabilités. On considère ainsi que la croissance suit un processus stochastique, qui peut être modélisé par les théories du "renouvellement" et de la "fiabilité" (Cox, 1962 ; Feller, 1957).

L'observation expérimentale a montré que la nature (ou la forme) des distributions observées est indépendante des conditions expérimentales (Reffye *et al.*, 1991b). Il n'y a que les paramètres numériques des lois qui sont modifiés quand les arbres d'une même espèce poussent dans des environnements différents. Les règles sous-jacentes simples ne changent pas et peuvent servir à prédire la forme des distributions dans des conditions nouvelles. Comme nous l'avons déjà noté, l'âge physiologique des pousses varie dans un arbre selon des gradients morphogénétiques précis (cf. figure 5, p. 76) ; l'influence de ces gradients modifie les paramètres sans changer la nature des distributions. Enfin, il est apparu qu'il existe une bonne stabilité endogène du processus de croissance (Reffye *et al.*, 1991b). Une même distribution de métamères par unité de croissance peut être atteinte au bout d'un temps de fonctionnement plus ou moins long des méristèmes ou selon les conditions du milieu. En utilisant cette approche, il est possible de caractériser un stade du développement architectural sans que l'âge de l'arbre soit connu exactement.

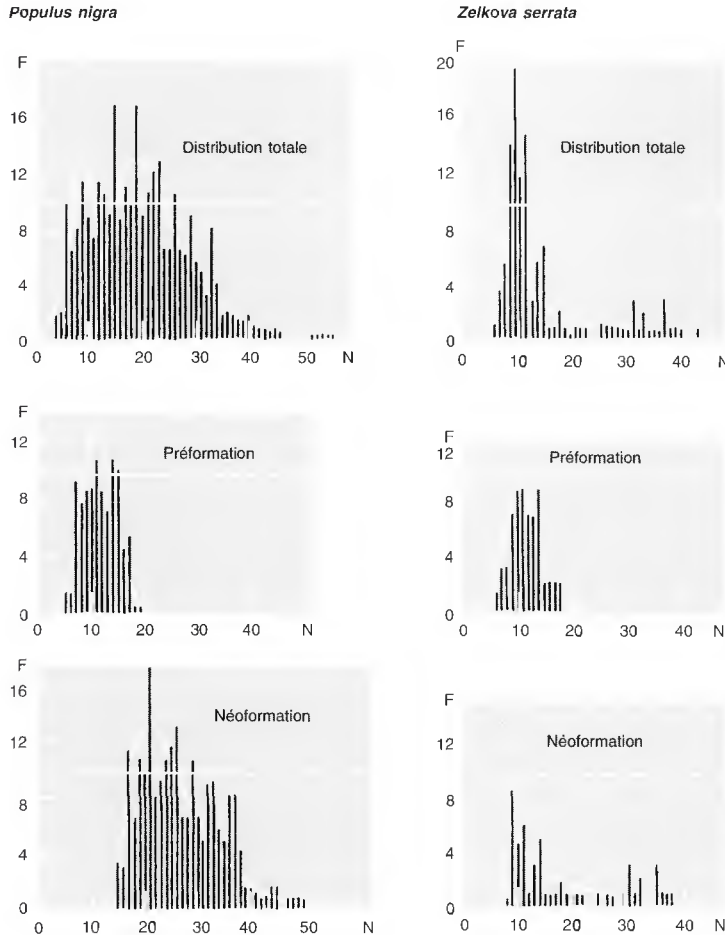
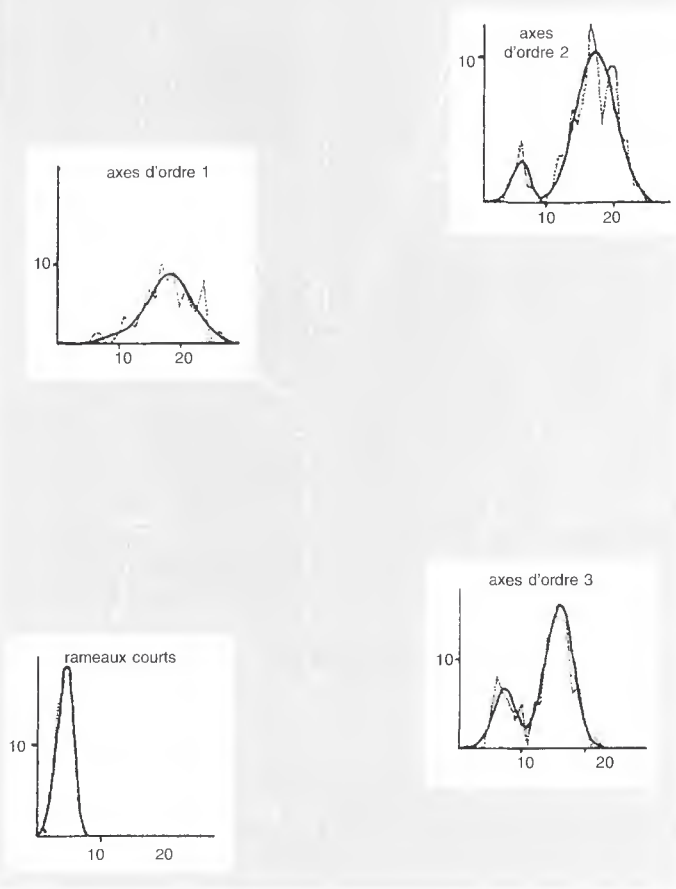


Figure 6
**QUELQUES EXEMPLES
 DE DISTRIBUTIONS
 DU NOMBRE D'ENTRE-
 NŒUDS (N) PAR UNITÉ
 DE CROISSANCE CHEZ
 DIVERSES ESPÈCES**
 (d'après Reffye *et al.*, 1995)

Dans les exemples choisis, la distribution totale des fréquences peut être décomposée en une première distribution, correspondant à la préformation, et une deuxième distribution correspondant à la néoformation.

Figure 7
**ÉVOLUTION STATISTIQUE
 DU NOMBRE D'ENTRE-NŒUDS
 PAR UNITÉ DE CROISSANCE
 EN FONCTION DE LEUR POSITION
 DANS L'ARCHITECTURE
 DE L'ARBRE CHEZ LE MERISIER,
 PRUNUS AVIUM L. DANS LE SUD
 DE LA FRANCE**
 (d'après Reffye *et al.*, 1995)

Les abscisses et les ordonnées sont
 les mêmes que dans la figure 6



Le processus de ramification

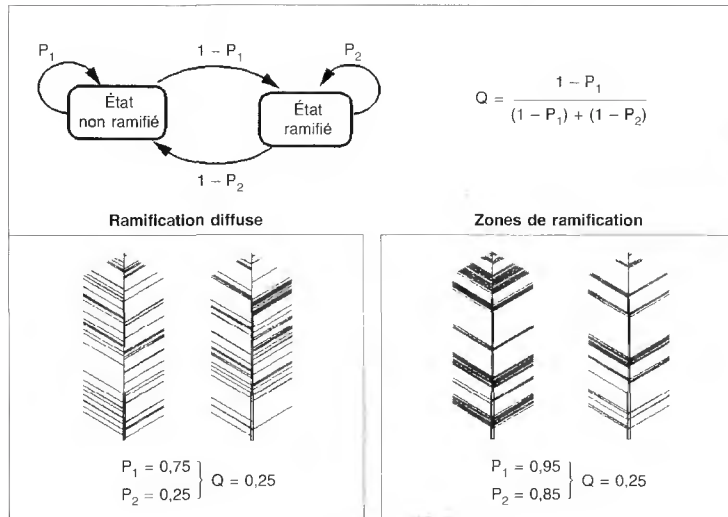
Le méristème terminal produit des métamères associés à des bourgeons axillaires qui correspondent chacun à une branche potentielle. La ramification peut apparaître immédiatement, avec un certain délai ou bien jamais (Caraglio et Barthélémy, 1996). Il existe ainsi une probabilité de ramification, à partir des méristèmes latéraux, qui peut être décrite par des distributions statistiques simples.

Les branches peuvent être groupées en paquets le long d'un axe sous forme de zones ramifiées qui alternent avec des zones non ramifiées. Dans une unité de croissance particulière, la ramification peut se produire préférentiellement dans une zone déterminée : zone terminale (acrotonie), médiane (mésotonie), ou basale (basitonie). Ainsi, le processus de ramification ne peut pas être simplement décrit par un paramètre qui indiquerait la proportion de nœuds ramifiés, mais il doit être caractérisé aussi par la modélisation de l'alternance des distributions des zones ramifiées et non ramifiées. Quand la nature de ces distributions est proche de la loi géométrique, le processus de ramification peut être modélisé par une chaîne de Markov homogène d'ordre 1 à deux états : l'état ramifié et l'état non ramifié (figure 8, p. 80) (Guédon et Costes, 1996 ; Reffye *et al.*, 1993).

Figure 8

DISTRIBUTION DES RAMEAUX SUR UN AXE

(d'après Reffye *et al.*, 1993)



Q : probabilité globale de ramification.

P_1 : probabilité pour un nœud de ne pas porter de rameau sachant que le nœud précédent n'était pas ramifié.

P_2 : probabilité pour un nœud de porter un rameau sachant que le nœud précédent était ramifié.

Selon la valeur des probabilités conditionnelles, la même chaîne de Markov homogène peut simuler une ramification diffuse (à gauche) ou une répartition des rameaux par paquets (à droite).

Les mesures de terrain et le codage de la plante

La modélisation de l'architecture des arbres nécessite une approche à la fois qualitative et quantitative. Le premier pas est l'aspect qualitatif, qui consiste à effectuer des observations botaniques afin de fournir une description précise du mode de croissance de l'arbre et de son architecture. Les mesures servant à alimenter les modèles doivent être effectuées selon un échantillonnage raisonné découlant de l'analyse architecturale. On choisit ainsi des groupes homogènes d'unité de croissance et/ou d'axes feuillés qui sont identifiés dans l'arbre à partir de la reconnaissance de gradients morphogénétiques précis. Afin de conserver l'information de la structure globale de la plante et de pouvoir repositionner dans son architecture les entités mesurées, un codage des observations (Rey *et al.*, 1996) est nécessaire pour enregistrer d'une façon stricte les données botaniques prises sur l'arbre. Ce codage correspond à une véritable représentation formelle de la plante (figure 9, p. 81) qu'il est ensuite possible d'interroger à partir d'un langage particulier (Rey *et al.*, 1996). Diverses données sont relevées pour rendre compte de l'architecture de la plante.

- Pour les processus de croissance :
 - longueur des unités de croissance (UC),
 - nombre d'entre-nœuds des unités de croissance,
 - polycyclisme,
 - état de l'apex (vivant, mort,...) des unités de croissance et des axes,
 - nature de l'axe (dominant/dominé, plagiotrope/orthotrope,...).
- Pour le processus de ramification :
 - nature et position des productions axillaires (bourgeons, rameaux, inflorescences,...).

Réalisations

- Pour les aspects géométriques :

- longueur des entre-nœuds, des pousses, des axes,
- diamètre à la base des unités de croissance, des axes, des branches,
- angle d'insertion, rectitude, courbure, redressement des branches et des rameaux,
- phyllotaxie,...

La taille de l'échantillon à mesurer dépend de l'objectif d'une étude donnée, de la variabilité et de la forme des distributions observées et du degré de complexité de l'architecture. Cela peut généralement varier de 20 à 100 unités de croissance pour des groupes homogènes d'unités de croissance ou d'axes.

L'analyse statistique des données et l'ajustement des distributions : le logiciel AMAPmod

Le logiciel AMAPmod (Guédon, 1996 ; Guédon et Costes, 1996) est décrit schématiquement par la figure 9 (ci-dessous). À partir d'observations botaniques d'unités de croissance et de leur classification en différentes classes (ordre de ramification, âge physiologique, axes long/court), la distribution des fréquences du nombre d'entre-nœuds, observés par unité de croissance pour un âge physiologique sélectionné, est établie (cf. figure 6, p. 78). Les ajustements des distributions se font avec des lois théoriques simples (Poisson, binomiale, géométrique) (Jaeger et Reffye, 1992 ; Reffye *et al.*, 1991b, 1993). Les processus de croissance et d'arrêt qui les génèrent sont estimés et validés à l'aide de logiciels spécialisés. Les paramètres du processus de ramification (chaîne de Markov) sont, de la même manière, calculés pour ajuster les distributions des séries alternées des zones ramifiées et non ramifiées (cf. figure 8, p. 80).

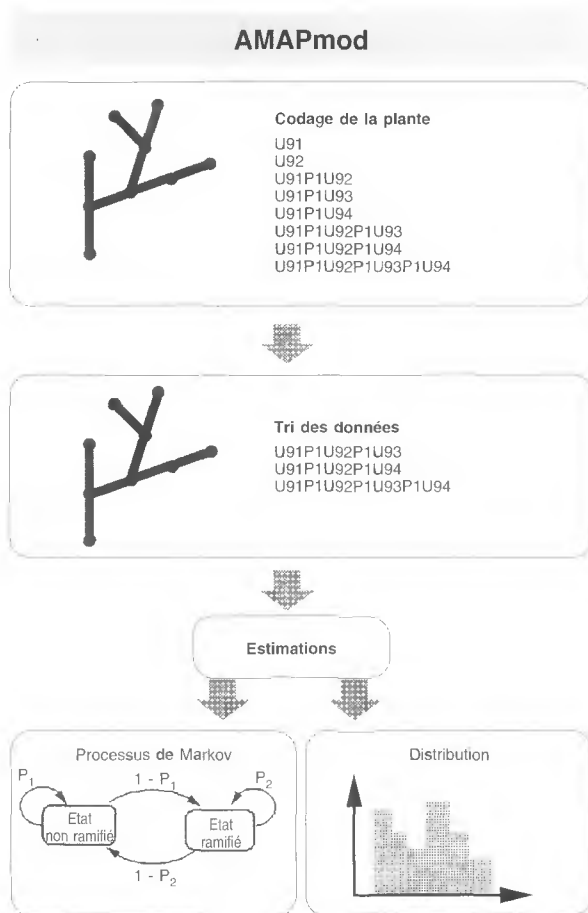


Figure 9
**DESCRIPTION SCHÉMATIQUE
 DU LOGICIEL AMAPmod**
 (d'après Reffye *et al.*, 1995)

SIMULATION INFORMATIQUE DE L'ARCHITECTURE DE L'ARBRE

La notion d'axe de référence

Simuler l'architecture d'un arbre revient à connaître la stratégie d'empilement et de succession des unités de croissance selon leur âge physiologique. Les méristèmes "vieillissent" et les unités de croissance qu'ils fabriquent se différencient progressivement jusqu'à un stade ultime qui aboutit à la mort. Tous les paramètres qualitatifs et quantitatifs évoluent corrélativement. On peut donc construire un axe de référence (Reffye *et al.*, 1991a), gradué en étapes de différenciation, sur lequel est programmé le devenir des méristèmes dont les caractéristiques partent d'une étape initiale jusqu'à l'étape finale. Les lois qui gouvernent l'activité des bourgeons sont caractérisées par des progressions le long de l'axe de référence (figure 10, p. 83).

Selon les gradients morphogénétiques, un méristème apical peut avoir différentes évolutions : une pousse du tronc âgée physiologiquement peut avoir le même devenir qu'une pousse de branche ou de rameau. Les pousses courtes ou florifères correspondent à des sauts aux étapes ultimes. Au fur et à mesure que l'âge physiologique d'un méristème augmente, il rattrape l'âge physiologique des méristèmes axillaires qu'il met en place. Ce phénomène est particulièrement visible chez les Cèdres : au stade jeune, les ordres de ramification sont bien différenciés, et on distingue la prédominance du tronc sur les axes d'ordre plus élevé, alors qu'au stade adulte le tronc se métamorphose en branche plagiotrope établissant un port tabulaire caractéristique (Sabatier et Barthélémy, 1995).

Les différentes générations de logiciels AMAP

L'Unité de Modélisation des Plantes a développé plusieurs générations de logiciels de croissance (encore appelés moteurs de croissance) qui diffèrent par leurs connaissances botaniques ou par leur mise en œuvre informatique.

La première génération est basée sur les notions de modèle architectural et d'ordre de ramification ; elle est spécialisée dans la conception et la simulation de plantes simplifiées et de paysages virtuels (Lecoustre *et al.*, 1992 ; Lecoustre et Reffye, 1993 ; Reffye *et al.*, 1988, 1989 ; Saito *et al.*, 1993).

Conceptuellement, AMAPpara représente la seconde génération des moteurs de croissance (Blaise, 1991). Comme la première génération, ce logiciel est basé sur des concepts botaniques très proches de la description qualitative de l'architecture des plantes. Il se base notamment sur la notion de classification des axes par ordre de ramification. Mais il diffère par son mode de gestion des événements dans le temps. En effet, la première génération utilise une gestion des données en mode préfixé alors qu'ici on gère les événements en parallèle. Cette nouvelle conception permet à AMAPpara, d'une part de simuler la croissance secondaire du tronc et des branches par diffusion et dépôt des assimilats dans l'arbre, et d'autre part de tenir compte des interactions arbres/milieu.

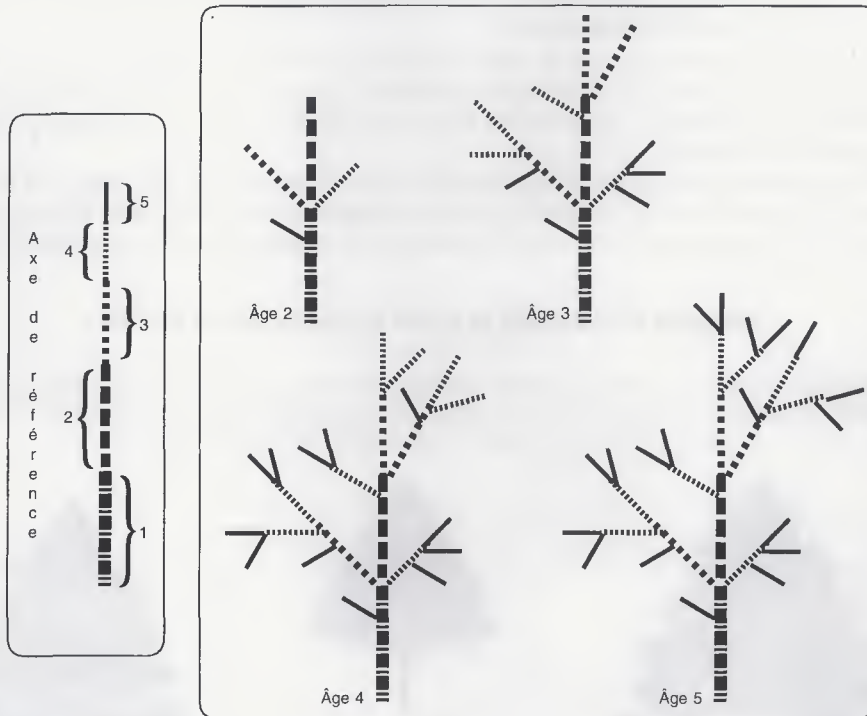
La troisième génération est constituée par le moteur AMAPsim (Barczy *et al.*, 1996). Si sa gestion du temps est similaire à la première génération, les concepts botaniques que ce logiciel utilise ne sont plus basés sur la notion d'ordre mais sur celle d'âge physiologique, ce qui permet, notamment, de simuler la métamorphose architecturale des arbres. De plus, l'allongement des unités de croissance et le processus de ramification sont quantifiés par des modèles mathématiques performants (processus de renouvellement et markovien) qui assurent une bonne adéquation avec les phénomènes biologiques observés.

Le logiciel AMAPpara

Depuis longtemps, les dendrométriciens et les sylviculteurs ont reconnu l'importance du rôle du houpier (moteur photosynthétique) dans la croissance individuelle des arbres, dans les interactions de compétition et dans la qualité des bois. De plus en plus, les modèles de production tendent donc à

Figure 10

**L'AXE DE RÉFÉRENCE EST UN AXE GRADUÉ THÉORIQUE
SUR LEQUEL SE REPRÉSENTE LA SUCCESSION DE TOUS LES ÉTATS DE DIFFÉRENCIATION POSSIBLES
DES UNITÉS DE CROISSANCE OU POUSSES ANNUELLES D'UNE PLANTE SELON LEUR ÂGE PHYSIOLOGIQUE**
Au cours de la croissance, le méristème apical de chaque axe peut passer par différentes étapes de l'axe de référence
(d'après Blaise *et al.*, 1995)



intégrer ce compartiment, mais sa description reste le plus souvent rudimentaire. Les modèles morphologiques avaient jusqu'à récemment deux lacunes dans la perspective d'applications à la gestion forestière. D'une part, ils ne contenaient d'information ni sur la grosseur des axes ni sur les volumes de bois. D'autre part, les interactions entre les arbres n'étaient pas prises en compte, alors même que les notions de densité des peuplements et de concurrence interindividuelle jouent un rôle essentiel en sylviculture. La principale innovation du logiciel AMAPpara a consisté à résoudre ces deux problèmes (Reffye *et al.*, 1996). Cette réalisation est donc le résultat de la convergence de plusieurs approches : la méthode architecturale, la dendrométrie, la modélisation mathématique et informatique.

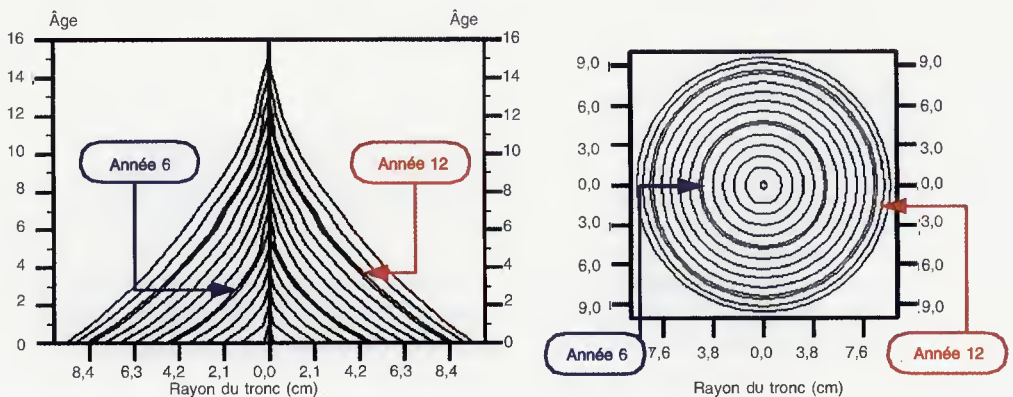
● La composante dendrométrique d'AMAPpara

Le volet dendrométrique d'AMAPpara est de deux ordres : d'une part, il intègre ou reformule des connaissances empiriques ; d'autre part, il prend en compte les "besoins" exprimés par les dendrométriciens pour la conception d'un outil d'aide à la gestion. Par rapport aux modèles dendrométriques usuels, l'originalité d'AMAPpara réside dans la conjonction de trois aspects : la description explicite de plusieurs mécanismes de concurrence (Blaise, 1992), la représentation explicite des relations entre le houppier et la tige, la prédiction de caractéristiques technologiques aussi bien que dendrométriques. Les principes dendrométriques utilisés dans AMAPpara ont été adaptés à partir de ceux que l'on emploie usuellement pour modéliser la production des plantations monospécifiques et en fonction des sorties du logiciel attendues par les utilisateurs.

- La courbe classique de croissance en hauteur est traduite sous la forme de la distribution du nombre d'entre-nœuds par unité de croissance. Cette courbe rend compte de la fertilité du site et est caractéristique d'un couple (espèce, station).
- Des rapports de rythme entre la croissance de la tige et celle des branches permettent de déterminer l'extension potentielle du houppier. Ces rapports sont supposés caractéristiques de l'espèce dans une grande région climatique donnée.
- La concurrence aérienne s'exerce de deux manières : par limitation physique de l'extension des branches lorsqu'elles entrent en contact avec un obstacle ; par régulation de la croissance, primaire et secondaire, en fonction de la quantité de lumière disponible. Il est ainsi possible de calculer la masse foliaire du peuplement.
- La concurrence pour l'eau est décrite de manière simple : on suppose que l'efficacité de l'eau, c'est-à-dire le rapport entre la quantité de carbone assimilée et la quantité d'eau consommée, est invariante ; la ressource en eau disponible au niveau du peuplement détermine une "offre" globale ;

Figure 11 **SIMULATION DE L'INFLUENCE DU CLIMAT SUR L'ARCHITECTURE D'UN PIN**
(d'après Reffye *et al.*, 1996)

a : croissance sans stress ; b : croissance dans de mauvaises conditions environnementales ; c : croissance dans de très mauvaises conditions environnementales ; d : croissance avec de mauvaises conditions la 6^e et la 12^e année.
En bas : profil du tronc et section radiale à la base du tronc pour l'arbre (d)



Réalisations

la masse foliaire détermine la demande maximale ; la quantité de carbone assimilée est égale au minimum de l'offre et de la demande ; elle est répartie entre les arbres au *pro rata* de leur masse foliaire.

- Le carbone assimilé est ensuite converti en accroissements ligneux selon une règle qui tient compte du chemin qui relie la source (les feuilles) aux racines. Les branches et le tronc apparaissent donc comme des puits de carbone. Deux règles d'allocation sont proposées : une règle dendrométrique fondée sur la loi de Pressler (équirépartition des accroissements ligneux le long d'un chemin allant des feuilles aux racines) et une règle qui s'apparente à un modèle de diffusion-consommation des assimilats le long des axes.

La variabilité des conditions écologiques (exemple climat) peut être simulée au travers de quelques paramètres globaux qui affectent la croissance primaire et/ou la croissance secondaire (figure 11, p. 84). Dans sa version originelle, AMAPpara n'inclut pas de rétroactions (par exemple, une faible assimilation une année donnée ne détermine pas la croissance de l'année suivante), mais cet aspect est en cours de développement. Les règles d'allocation établissent une relation explicite entre la structure des accroissements ligneux dans le tronc, d'une part, et l'architecture de la plante (répartition de la masse foliaire, topologie et géométrie des chemins allant des feuilles aux racines), d'autre part.

● Les fonctionnalités du logiciel

Afin de pouvoir constituer un outil complet de simulation de l'influence de la sylviculture sur la production ligneuse, AMAPpara a été doté des fonctionnalités suivantes :

- L'initialisation du peuplement est réalisée en positionnant les arbres (coordonnées) dans un espace de topographie quelconque et en indiquant à quelle espèce ils appartiennent. Il est possible d'éliminer des arbres (éclaircie) ou d'en ajouter (plantation sous couvert, regarnis). Il est aussi possible de les élaguer.
- Le fonctionnement de chaque espèce est paramétré : architecture aérienne (comportement des méristèmes en fonction de leur position dans la plante) ; réaction de la plante à son environnement ; couplage avec les accroissements ligneux.
- La fertilité de la station est implicitement prise en compte dans la paramétrisation des lois de distribution du nombre d'entre-nœuds par unité de croissance. Les variations des conditions climatiques sont représentées par un fichier paramètre qui permet de simuler l'effet de stress ponctuels.

Les résultats fournis par AMAPpara concernent les deux niveaux de l'arbre et du peuplement :

— Au niveau du peuplement : le paysage est visualisé sous forme d'images de synthèse grâce aux interfaces développées avec d'autres logiciels et les grandeurs dendrométriques usuelles (diamètre moyen, surface terrière, volume...) sont estimées.

— Au niveau de chaque arbre : son architecture et sa structure interne (empilement des cernes) sont visualisées (images de synthèse) et les grandeurs dendrométriques usuelles (diamètre à 1,30 m, hauteur totale, forme de la grume, volume...) sont estimées (figure 12, p. 86).

Un module mécanique intégré dans AMAPpara

Le bois est un matériau complexe, tant du point de vue de sa structure interne que de son mode de fabrication. Ses caractéristiques rhéologiques sont fortement liées à son organisation cellulaire (angle des microfibrilles,...). L'état de précontraintes du bois dans la grume est le résultat de l'histoire de la croissance de l'arbre (contraintes de support, contraintes de maturation).

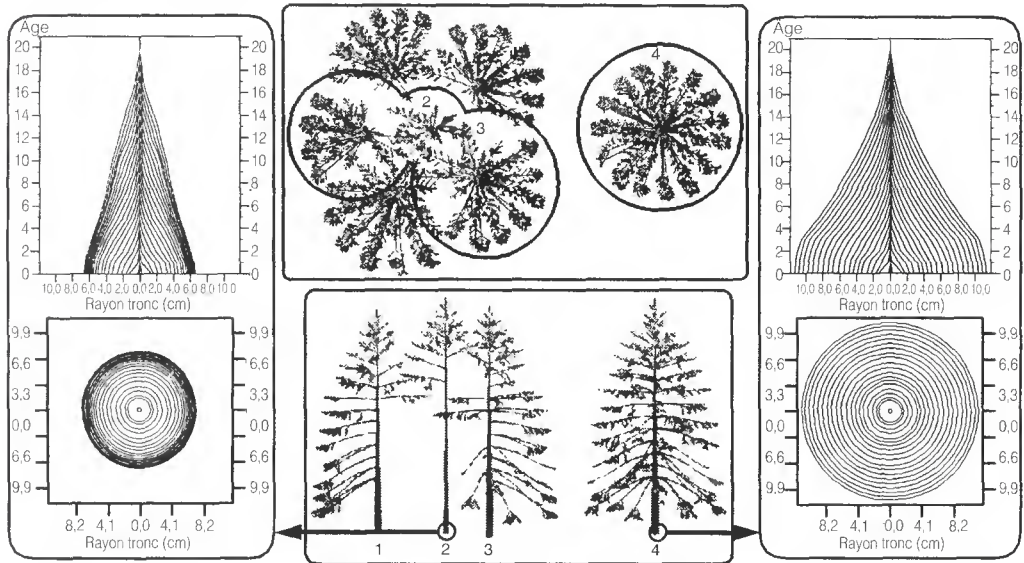
Figure 12 **SIMULATION, À L'AIDE DU LOGICIEL AMAPpara, DE LA CROISSANCE SIMULTANÉE DE PLUSIEURS ÉPICÉAS À L'INTÉRIEUR D'UN PEUPEMENT DANS LE NORD-EST DE LA FRANCE.**

En haut : vue de dessus. Au centre : vue de côté.

Les arbres 1 et 3 sont en bordure de peuplement et leur houppier présente un auto-élagage du côté du peuplement.

L'arbre 2 est au centre et son houppier subit une compétition de tous les côtés.

L'arbre 4 est en développement libre. L'effet de la compétition sur la croissance radiale est représenté en bas tandis que les profils de tiges sont représentés à droite et à gauche (d'après Reffye *et al.*, 1996)



Ces précontraintes peuvent être à l'origine de nombreux problèmes lors de l'exploitation du matériau (fentes à l'abattage, déformations au sciage,...). Il est donc important de pouvoir simuler de façon dynamique les interactions entre l'architecture de l'arbre et son état mécanique.

La croissance des plantes se caractérise du point de vue de la topologie et de la géométrie par :

- la mise en place d'une structure ramifiée hiérarchisée,
- l'allongement des axes correspondant à la croissance primaire,
- un accroissement en section des tiges correspondant à la croissance secondaire,
- la disparition éventuelle de branches du fait de l'élagage (naturel ou artificiel).

Du point de vue mécanique, l'évolution de la structure induit de façon naturelle les phénomènes suivants (Fourcaud et Lac, 1993) :

- un incrément de masse propre (apport de matière) qui constitue le chargement variable au cours du temps de la structure (on ne considère pas ici les autres charges extérieures),
- une tendance à la déformation du bois due aux phénomènes de "maturation" dans les couches périphériques des axes,
- l'apparition de bois de réaction dont la maturation est à l'origine de la réorientation des axes,
- la variation au cours du temps des constantes élastiques (rigidification).

Ainsi, un module de calcul des structures en croissance par la Méthode des Éléments Finis a été développé et intégré dans AMAPpara (Fourcaud, 1995). De nombreux exemples d'applications montrent les liaisons existant entre la croissance de la plante (mise en place de la topologie, diffusion des assimilats) et sa réponse mécanique.

● *Déformations dues à la maturation*

La maturation correspond à une transformation physico-chimique du bois dans la couche externe nouvellement mise en place. On distingue généralement deux types de bois de structures différentes : le bois normal et le bois de réaction (bois de tension chez les feuillus, bois de compression chez les résineux). Lors de la maturation, le bois a une tendance à se déformer. La couche externe étant "collée" sur une partie rigide de l'axe, les déformations ne se font pas librement et donnent naissance à un champ de contraintes dites de maturation. Le module des déformations diffère selon le type de bois. L'apparition de bois de réaction dans un secteur du cerne périphérique entraîne donc un différentiel de déformations provoquant une flexion plus ou moins importante de l'axe.

● *Redressement du tronc chez le Pin*

La plante gère l'occupation de l'espace qui l'entoure en modifiant la direction de croissance de ses axes par l'apport de bois de réaction. Il peut, par le même procédé, s'auto-équilibrer en redressant son tronc. L'exemple de la figure 13 (ci-dessous) montre les zones d'apparition du bois de réaction dans le tronc lors du redressement d'un pin incliné. Un autre exemple de ce phénomène est illustré par la figure 14 (ci-dessous). Il s'agit ici du redressement d'un pin dont la croissance des axes d'ordre 2 est gênée par la présence d'un mur. La répartition dissymétrique de la masse dans le houppier provoquerait un déséquilibre de la structure.

Figure 13
MISE EN ÉVIDENCE DES ZONES D'APPARITION DE BOIS DE COMPRESSION (→) LORS DE LA SIMULATION DU REDRESSEMENT D'UN TRONC CHEZ UN PIN
 (d'après Fourcaud, 1995)

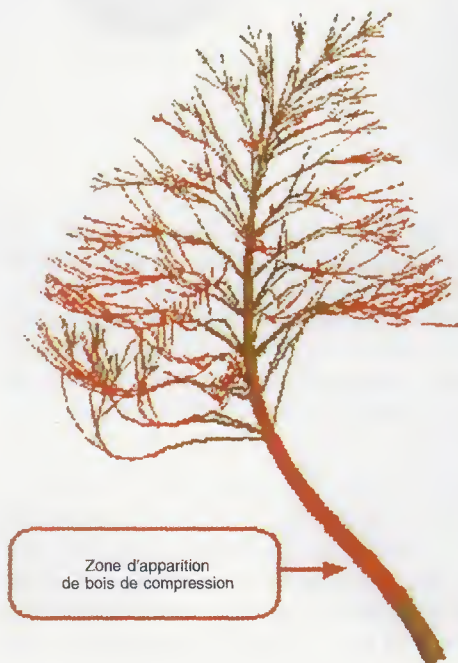


Figure 14
SIMULATION DU DÉSÉQUILIBRE ET REDRESSEMENT D'UN PIN POUSSANT À PROXIMITÉ D'UN MUR
 (d'après Fourcaud, 1995)



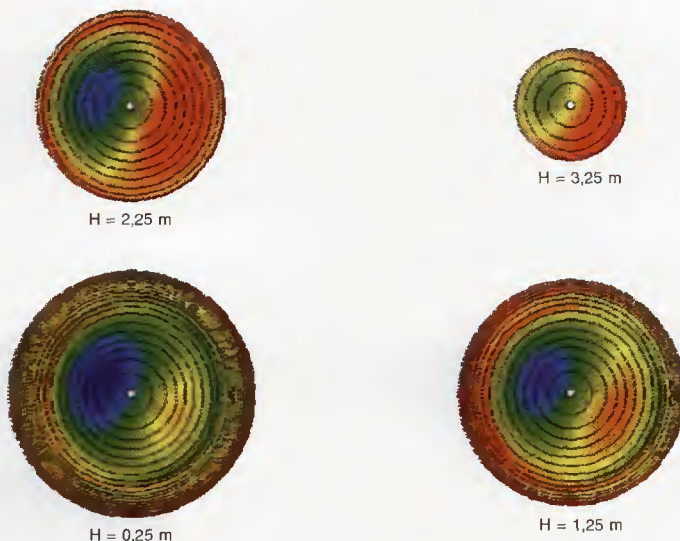
● Représentation du champ des contraintes dans la grume

Le champ des contraintes dans la grume d'un arbre peut être décomposé en deux parties :

- les contraintes de support influencées par la répartition de la masse dans la structure,
- les contraintes de maturation liées à la loi de croissance des cerne (diffusion des assimilats).

Il est possible de visualiser le profil des contraintes dans des sections à différents niveaux du tronc (figure 15, ci-dessous). On peut de même retracer l'historique de ces contraintes dans une section donnée. Ceci permet d'étudier l'évolution de l'état des contraintes dans le temps, ainsi que l'influence d'une intervention sur l'arbre (élagage).

Figure 15
REPRÉSENTATION QUALITATIVE
DES HÉTÉROGÉNÉITÉS
DES CONTRAINTES
LONGITUDINALES
À DIFFÉRENTS NIVEAUX
DU TRONC POUR UN PIN
SIMULÉ À 20 ANS
(d'après Fourcaud, 1995)



Le logiciel AMAPsim

Souvent, la plante fait l'objet de relevés architecturaux statiques en une seule prise, sans avoir fait l'objet de suivis de croissance. Ces derniers sont en effet fort coûteux en temps et en déplacements sur le terrain. L'hypothèse simplificatrice d'AMAPsim est de supposer que l'architecture mise en place provient d'un renouvellement de type binomial. On peut ainsi modéliser les distributions en entre-nœuds des unités de croissance comme le résultat de la composition des lois de croissance et d'arrêt des méristèmes édificateurs. Ceux-ci subissent des tests d'accroissement avec une probabilité de produire un entre-nœud et une probabilité d'arrêt, qui sont directement calculables à partir des distributions observées. On peut donc simuler la croissance de la structure d'une façon dynamique. Ce qui compte dans cette approche, c'est l'architecture et non le temps nécessaire à sa mise en place. Ce point de vue est particulièrement adapté aux contrôles de fonctionnement basés sur un pas de temps annuel, ou aux sondages effectués *a posteriori* dans une plantation. Une plante est donc ici considérée comme le résultat du fonctionnement d'une population de méristèmes qui subissent des tests d'accroissement, dont la fréquence est contrôlée par une horloge principale. Notons que tous les paramètres nécessaires à la simulation sont directement estimables à partir des données architecturales, le logiciel AMAPmod ayant été développé dans ce but (cf. § "L'analyse statistique des données", p. 81).

● Simulation de l'âge physiologique par un axe de référence

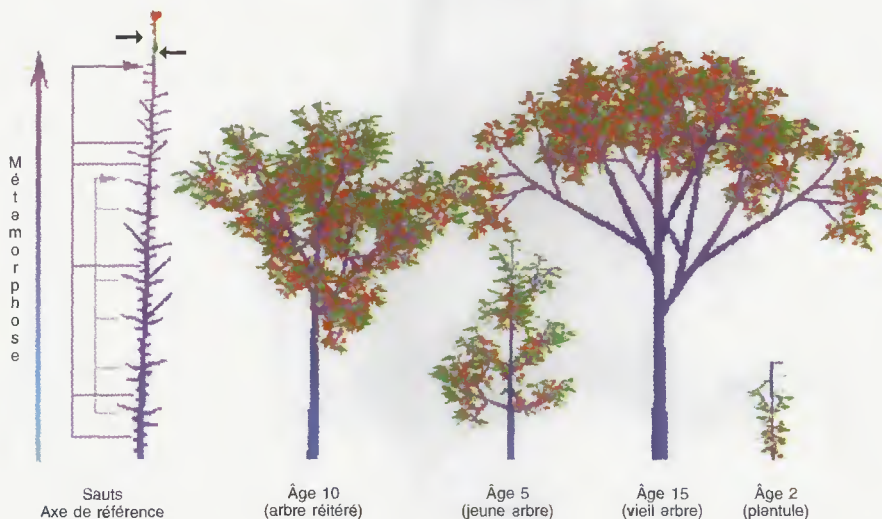
Grâce à la technique de l'axe de référence, le logiciel de simulation permet de gérer simultanément les deux âges, chronologique et physiologique, qui cohabitent au sein d'une même plante au cours de son développement. Il intègre premièrement les données du processus de croissance des unités de croissance (l'activité des méristèmes est simulée par la méthode de Monte-Carlo) et les données géométriques (angles, longueurs) de façon à créer des maquettes tridimensionnelles réalistes. L'axe de référence est simulé par "un automate fini gauche/droite" dans lequel chaque état est caractérisé par trois types de paramètres : topologique (croissance, mort et ramification), géométrique (longueur et angle) et de transition, qui caractérisent les sauts d'un état à un autre (Blaise *et al.*, 1995). Cette méthode a pu être appliquée avec succès sur des arbres tropicaux (Caféier, Palmier, Hévée, Litchi) et des arbres tempérés (Pin, Épicéa, Hêtre, Peuplier, Orme). Elle concerne aussi les plantes annuelles (Cotonnier, Tabac,...).

À partir des données de l'analyse architecturale et des valeurs de l'analyse quantitative du fonctionnement des méristèmes, on peut construire un axe de référence qui contient toutes les étapes de différenciation possibles des méristèmes depuis la graine jusqu'à la fleur (de la naissance à la mort). L'évolution le long de cet axe est progressive. À chaque étape, qui correspond à un âge physiologique donné, les caractéristiques d'évolution morphologique du bourgeon sont connues et intègrent les lois stochastiques de son fonctionnement : processus de croissance, de mort et de ramification. Le fonctionnement du méristème apical d'un axe implique un vieillissement physiologique. La croissance se traduit donc par une progression de l'étape courante vers la fin de l'axe de référence. Le processus de mort se traduit par un arrêt à l'étape courante. La ramification implique le développement d'un bourgeon axillaire plus vieux physiologiquement que le bourgeon principal. L'étape initiale du bourgeon axillaire est donc obtenue par un saut de l'étape courante du bourgeon principal vers une étape supérieure de l'axe de référence. Une répétition est une ramification particulière. Elle se traduit par un saut de valeur nulle. On réplique donc le bourgeon porteur. La notion d'axe de référence permet un élagage automatique des structures. Les bourgeons meurent à l'étape finale de l'axe de référence. Si tous les bourgeons d'une branche sont à la dernière étape, elle meurt et peut donc s'élaguer.

Figure 16

SIMULATION PAR LE LOGICIEL AMAPsim DE LA MÉTAMORPHOSE VÉGÉTALE SUR UN ARBRE THÉORIQUE À PARTIR DE L'AXE DE RÉFÉRENCE

(d'après Barczi *et al.*, 1996)



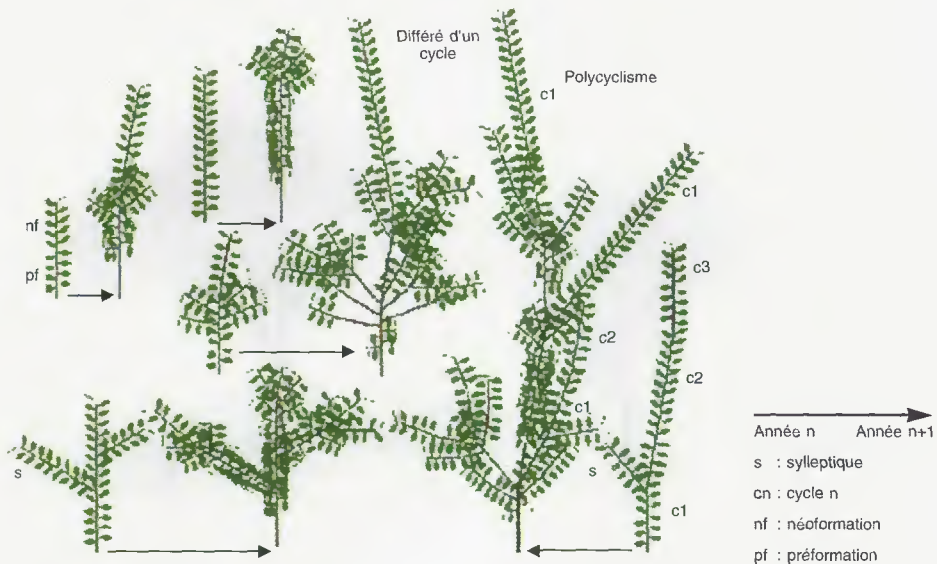
Dans cette conception, la métamorphose est intrinsèque à l'axe de référence. La croissance, la ramification et la mort des bourgeons se traduisent par des sauts évoluant d'une étape à l'autre. La figure 16 (p. 89) montre une simulation de la métamorphose végétale en 15 étapes avec une stratégie de réitération et un élagage automatique chez une plante théorique. Signalons que, pour les arbres tempérés, on considère qu'une étape de l'axe de référence correspond en général à une année : le saut de croissance est de 1.

● *Simulation de la structure des unités de croissance*

L'unité de croissance peut être constituée de deux parties : l'une préformée et l'autre néoformée. Les nombres d'entre-nœuds formés dans les deux cas suivent des distributions statistiques. Les séries de bourgeons axillaires sont décrites d'une façon basale ou apicale dans les zones concernées. La forme paramétrique choisie de ces distributions caractérise, à un niveau donné, l'âge physiologique de l'unité de croissance. En général, les distributions sont du même type dans toute l'architecture de l'arbre. Seuls leurs paramètres évoluent le long de l'axe (dérive) ou au cours des ramifications successives et de l'acrotonie. Les événements le long d'un axe peuvent se produire selon une logique test (dans ce cas c'est le test qui commande l'apparition d'un axillaire) ou selon une logique entre-nœud (c'est alors la réalisation d'un entre-nœud qui sert de référence). Une fois ce cadre défini, on met en œuvre les procédures de simulation.

L'Orme du Japon (Reffye *et al.*, 1991a) présente un polymorphisme très complexe de ses pousses annuelles en fonction de leur âge physiologique : présence de préformation et de néoformation très variable, de polycyclisme et de rameaux à développement immédiat ou différé. Les unités de croissance jeunes physiologiquement expriment tous ces caractères. Les axes courts (âgés) n'expriment plus que de la préformation et ne sont plus ramifiés. La figure 17 (ci-dessous) montre la simulation des variations possibles de la structure des unités de croissance chez cette espèce en fonction de diverses combinaisons de ces caractères.

Figure 17 **SIMULATION DU POLYMORPHISME DES UNITÉS DE CROISSANCE DE L'ORME DU JAPON PAR LE LOGICIEL AMAPsim**
(d'après Barczy *et al.*, 1996)



Réalisations

● Simulation complète de la croissance et de l'architecture d'un arbre et d'un peuplement

Lorsque l'on sait simuler une unité de croissance, avec tout le polymorphisme observable, on passe à l'échelle de l'arbre en tenant compte des gradients observés dans son architecture au cours de la croissance. L'établissement de l'axe de référence permet de renseigner les valeurs numériques des paramètres contrôlés par la dérive, l'effet de base, la ramification et l'acrotonie. On fait largement appel à l'interpolation linéaire pour fixer les valeurs comprises entre deux points de contrôle. Ce procédé a été bien validé sur l'Orme du Japon au cours de sa croissance jusqu'à 100 ans (figure 18, ci-dessous).

Enfin, après la simulation de la croissance d'une plante, il est possible de concevoir des scènes complexes à l'aide de logiciels spécifiques et de calculer des perspectives particulières sous forme d'image de synthèse. La figure 19 (ci-dessous) illustre une plantation d'Eucalyptus simulée par ce procédé.

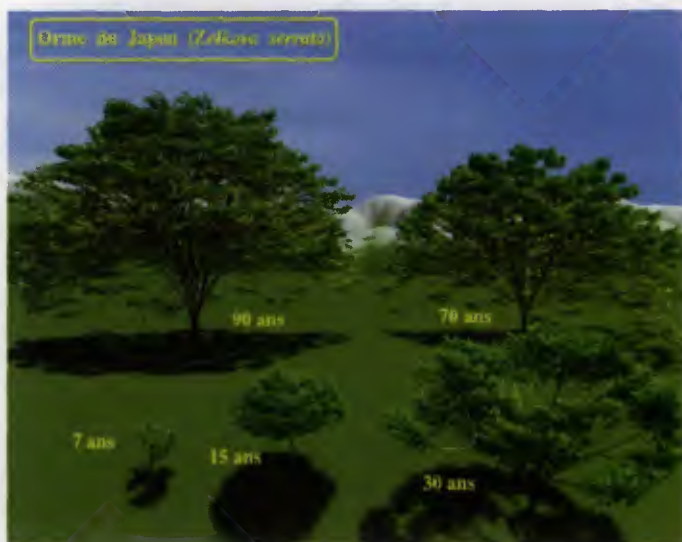


Figure 18
SIMULATION DE LA
CROISSANCE DE L'ORME
DU JAPON PAR LE
LOGICIEL AMAPsim



Figure 19
SIMULATION D'UNE
PLANTATION
D'EUCALYPTUS AU CONGO

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Les recherches pluridisciplinaires effectuées à l'Unité de Modélisation des Plantes du CIRAD ont permis la mise au point d'un contexte méthodologique et conceptuel offrant de larges perspectives d'applications dans des domaines variés de l'agronomie et de la sylviculture.

L'analyse architecturale des végétaux a permis d'aboutir à une vision synthétique et cohérente du développement de l'arbre (Hallé et Oldeman, 1970 ; Hallé *et al.*, 1978 ; Barthélémy *et al.*, 1989, 1991, 1996). Elle fournit également au forestier et à l'améliorateur un nouvel outil d'aide à la décision afin de déterminer la part due au stade de développement (Barthélémy *et al.*, 1992, 1996), au génome (Ducatillon *et al.*, 1995), au milieu (Barthélémy *et al.*, 1995 ; Masotti *et al.*, 1995 ; Nicolini et Caraglio, 1994) ou à la sylviculture (Colin *et al.*, 1996) dans la forme d'un arbre. À terme, cette approche pourrait déboucher sur la mise au point de nouvelles méthodes de notation de la forme (Ducatillon *et al.*, 1995) ou de la vigueur d'une plante.

Couplée à la modélisation mathématique des processus de croissance et de ramification (Guédon, 1996 ; Guédon *et al.*, 1996 ; Reffye *et al.*, 1991b, 1993), cette méthode permet également de quantifier le polymorphisme morphologique et la plasticité architecturale des plantes en fournissant des modèles directement applicables en agronomie (Costes, 1988 ; Costes *et al.*, 1992, 1993, 1995 ; Ducouso *et al.*, 1995 ; Reffye, 1979) ou en sylviculture (Reffye *et al.*, 1996).

Dans le domaine de la simulation informatique, les logiciels existants permettent d'envisager diverses perspectives.

Par sa conception même (cf. représentation explicite des mécanismes de la concurrence inter-individuelle, formalisation des relations houppier/grume), le logiciel AMAPpara (Blaise et Reffye, 1994 ; Reffye *et al.*, 1995) est plus particulièrement adapté aux problèmes concernant la sylviculture et la gestion des plantations. Ce logiciel permet en effet de comparer qualitativement et quantitativement les performances de divers *scenari* sylvicoles en simulant des situations variées en termes de fertilité de la station, conditions climatiques, densités de plantation, *scenari* de dépressage et éclaircie (date, nature et intensité des interventions), modalités d'élagage (date et intensité),... L'adjonction à ce logiciel d'un module de calcul de structure en croissance fournit un outil informatique puissant permettant d'établir les liens dynamiques entre la forme de l'arbre et son comportement mécanique (Fourcaud et Lac, 1993 ; Fourcaud, 1995). Les principales applications de ce module concernent :

- l'étude de l'adaptation de la forme au milieu (recherche de la lumière, auto-équilibrage) par la formation de bois de réaction,
- la détermination de l'influence de la sylviculture sur la qualité du bois (précontraintes dans la grume),
- la modélisation des plantes épitones construisant leur architecture par arcures successives (arbres fruitiers,...).

L'utilisation du logiciel AMAPsim (Barczi *et al.*, 1996) intéresse toute application agronomique nécessitant la prise en compte de phénomènes fins lors de la simulation de la croissance d'une plante : analyse morphologique fine du mode de développement d'une plante, influence des différents paramètres de l'environnement (eau, température, humidité,...), d'un milieu contrôlé sur la mise en place de l'architecture, effet de la densité, de la station,...

Les logiciels développés permettent des simulations réalistes d'arbres et de peuplements et la réalisation de maquettes informatiques tridimensionnelles. Outre les applications paysagères de ces logiciels (Lecoustre *et al.* 1992 ; Lecoustre et Reffye, 1993 ; Reffye *et al.*, 1993 ; Saito *et al.*, 1993), des programmes spécifiques ont été développés pour des simulations numériques de transferts radiatifs. Un programme de lancer de rayon (Dauzat et Hauteœur, 1991) est utilisé pour la simulation de la réflectance directionnelle des canopées, et d'autres programmes (Dauzat, 1994) simulent le rayon-

Réalisations

nement incident ou les rediffusions multiples. Les problèmes concernant le transport de l'eau dans la plante sont également abordés (Rapidel, 1995). Les applications de ces recherches sont évidentes pour l'agroforesterie et le lien avec des modèles traditionnels est envisagé (Auclair, 1995). Entreprise depuis peu, la simulation des systèmes racinaires (Jourdan, 1995 ; Jourdan *et al.*, 1995) devrait permettre l'estimation de la biomasse et de la répartition du système souterrain, ainsi que sa surface absorbante. Plus généralement, la modélisation de l'architecture des arbres peut fournir de nouvelles orientations de recherche, ce qui était inconcevable auparavant. Ainsi, on a pu simuler la propagation des feux de forêt en interfaçant un modèle de structure du couvert végétal et un logiciel de simulation de combustion (Caraglio, non publié). On peut également utiliser des maquettes numériques pour simuler la rétrodiffusion d'ondes radar (Dauzat, non publié).

Chez les arbres qui se construisent par empilement de réitérations et d'arcures, qui se développent en milieu hétérogène ou encore dont les houppiers sont en forte concurrence, il est parfois impossible de mesurer les seuls paramètres de la croissance car la topologie de l'arbre est sans cesse modifiée par une interaction avec les facteurs exogènes. Cela revient à dire qu'il faut à terme fusionner la "philosophie" botanique d'AMAPsim avec la "philosophie" opportuniste d'AMAPpara. En effet, ce logiciel introduit le parallélisme dans la simulation du développement des bourgeons et formalise la description de l'espace dans lequel se développe l'arbre. Par ailleurs, il prend en compte des notions de mécanique des matériaux afin de prévoir des relations de "feed-back" potentielles. Il permet ainsi d'envisager de façon réaliste les interactions plantes/environnement et les transferts d'assimilats au sein d'une structure végétale. La simulation de l'architecture des arbres se trouve au carrefour de diverses disciplines scientifiques et leur permet de communiquer réellement entre elles. Il est ainsi clair qu'il faut tendre rapidement vers un modèle informatique d'arbre qui puisse servir à la simulation, à l'agronomie, à la botanique, à la physiologie, à la mécanique, à la production et à la qualité du bois.

Enfin, c'est probablement dans le domaine de la physiologie que les développements les plus novateurs pourront être réalisés. Les premiers développements effectués dans ce sens concernent le fonctionnement hydrique des plantes. Les outils développés pourront à court terme être utilisés pour simuler la production (photosynthèse) et la réallocation des assimilats. Une étape ultérieure consistera à développer, sur ces bases, un véritable moteur de croissance physiologique.

D. BARTHÉLÉMY

Unité de Modélisation des Plantes
CIRAD/GERDAT
et Unité associée INRA/CIRAD Amap-Forêt
BP 5035
F-34032 MONTPELLIER CEDEX 1

F. BLAISE

Unité de Modélisation des Plantes
CIRAD/GERDAT
BP 5035
F-34032 MONTPELLIER CEDEX 1

T. FOURCAUD

Unité de Modélisation des Plantes
CIRAD/GERDAT
et Laboratoire de Rhéologie du Bois de Bordeaux
INRA
Domaine de l'Hermitage
BP 10
F-33610 CESTAS PIERROTON

E. NICOLINI

Unité de Modélisation des Plantes
CIRAD/GERDAT
BP 5035
F-34032 MONTPELLIER CEDEX 1

BIBLIOGRAPHIE

- AUCLAIR (D.). — Scientific and technical basis for sylvopastoral systems in Europe. *In* : Proceedings of the 8th Meeting of the FAO, Working Group on Mediterranean Pastures and Fodder Crops, Avignon (France), 29 mai-2 juin 1995/CIHEAM Ed. — Sylvopastoral Systems - Environmental, Agricultural and Economic Sustainability, 1995. — pp. 227-230.
- BARCZI (J.-F.), REFFYE (Ph. de), CARAGLIO (Y.). — Essai sur l'identification et la mise en œuvre des paramètres nécessaires à la simulation d'une architecture végétale. *Science Update*. — Versailles : INRA, 1996 (sous presse).
- BARTHÉLÉMY (D.). — Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. — *Acta Biotheoretica*, 39, 1991, pp. 309-323.
- BARTHÉLÉMY (D.), CARAGLIO (Y.). — Modélisation et simulation de l'architecture des arbres. — *Bulletin de Vulgarisation forestière, Forêt Entreprise*, n° 73, 1991, pp. 28-39.
- BARTHÉLÉMY (D.), CARAGLIO (Y.), COSTES (E.). — Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique des végétaux. *Science Update*. — Versailles : INRA, 1996 (sous presse).
- BARTHÉLÉMY (D.), CARAGLIO (Y.), DRÉNOU (Ch.), FIGUREAU (C.). — Architecture et sénescence des arbres. — *Bulletin de Vulgarisation forestière, Forêt Entreprise*, n° 83, 1992, pp. 15-35.
- BARTHÉLÉMY (D.), ÉDELIN (C.), HALLÉ (F.). — Architectural concepts for tropical trees. *In* : Tropical Forests. Botanical dynamics, speciation and diversity/L.B. Holm-Nielsen, I. Nielsen, H. Balsler Eds. — London : Academic Press, 1989. — pp. 98-100.
- BARTHÉLÉMY (D.), ÉDELIN (C.), HALLÉ (F.). — Canopy architecture. *In* : Physiology of Trees/A.S. Raghavendra Ed. — Chichester (UK) : John Wiley and Sons, 1991. — pp. 1-20.
- BARTHÉLÉMY (D.), SABATIER (S.), PASCAL (O.). — Le Développement architectural du Noyer commun *Juglans regia* L. (*Juglandaceae*). — *Bulletin de Vulgarisation forestière, Forêt Entreprise*, n° 103, 1995, pp. 61-68.
- BLAISE (F.). — Simulation du parallélisme dans la croissance des plantes et applications. — Strasbourg (France) : Université Louis-Pasteur, 1991. — 186 p. (Thèse).
- BLAISE (F.). — Simulation de couverts végétaux réalistes en 3D. *In* : XVII^e Congrès ISPRS, Washington (USA)/L.W. Fritz, J.R. Lucas Eds. — *Archives internationales de Photogrammétrie et de Télédétection*, 1992, 24, B3 (3), pp. 207-212.
- BLAISE (F.), BARCZI (J.-F.), JAEGER (M.), DINOUARD (P.), REFFYE (Ph. de). — Simulation of the growth of plants - Modeling of metamorphosis and spatial interactions in the architecture and development of plants. *In* : Synthetic Worlds/T.L. Kunii, L. Luciani Eds. — Chichester (UK) : John Wiley and Sons, 1995 (sous presse).
- BLAISE (F.), REFFYE (Ph. de). — Simulation de la croissance des arbres et influence du milieu : le logiciel AMAPpara. *In* : Proceedings of the 2nd African Conference on Research in Computer Science (CARI'94), Ouagadougou, Burkina Faso, 12-18 October 1994/J. Tankoano Ed. — INRIA, ORSTOM, 1994, pp. 61-75.
- CARAGLIO (Y.), BARTHÉLÉMY (D.). — Caractéristiques morphologiques de la croissance et de la ramification des végétaux. Définition, description, écueils terminologiques. *Science Update*. — Versailles : INRA, 1996 (sous presse).
- COLIN (F.), BARTHÉLÉMY (D.), RIBEYROLLES (L.). — Influence de la densité de plantation sur quelques caractéristiques dendrométriques, morphologiques et architecturales de la provenance Istebna II (Pologne) de *Picea abies* (L.) Karsten (*Pinaceae*). *In* : Architecture des Arbres fruitiers et forestiers, Montpellier, 23-25 novembre 1993/J. Bouchon Ed. — Versailles : INRA Éditions, 1995. — pp. 210-235 (Les Colloques ; n° 74).
- COUDURIER (T.), BARTHÉLÉMY (D.), CHANSON (B.), COURDIER (F.), LOUP (C.). — Premiers résultats sur la modélisation du Pin maritime *Pinus pinaster* Ait. (*Pinaceae*). *In* : Architecture des Arbres fruitiers et forestiers, Montpellier, 23-25 novembre 1993/J. Bouchon Ed. — Versailles : INRA Éditions, 1995. — pp. 306-321 (Les Colloques ; n° 74).
- COSTES (E.). — Analyse architecturale et modélisation du Litchi (*Litchi chinensis* Sonn.). Contribution à l'étude de son irrégularité de production à l'île de La Réunion. — Montpellier : USTL, 1988. — 210 p. (Thèse de Doctorat).
- COSTES (E.), LAURI (P.E.), LESPINASSE (J.-M.). — Modélisation de la croissance et de la ramification chez quelques cultivars de Pommier. *In* : Architecture des Arbres fruitiers et forestiers, Montpellier, 23-25 novembre 1993/J. Bouchon Ed. — Versailles : INRA Éditions, 1995. — pp. 27-39 (Les Colloques ; n° 74).
- COSTES (E.), LICHOU (J.), AUDUBERT (A.), JAY (M.), GUÉDON (Y.), REFFYE (Ph. de). — Modelling of growth of apricot cultivars under various conditions. *In* : 5th International Symposium on Orchard and Plantation Systems, Tel-Aviv, 21-26 juin 1992. — *Acta Horticulturae*, n° 349, 1993, pp. 247-252.
- COSTES (E.), REFFYE (Ph. de), LICHOU (J.), GUÉDON (Y.), AUDUBERT (A.), JAY (M.). — Stochastic modelling of apricot growth units and branching. *In* : 3rd International Symposium on Computer Modelling in Fruit Research and Orchard Management, Palmerston North (Nouvelle-Zélande), février 1992. — *Acta Horticulturae*, n° 313, 1992, pp. 89-98.
- COX (D.R.). — Renewal theory. — London (UK) : Chapman et Hall, 1962. — 142 p.
- DAUZAT (J.). — Radiative transfer simulation on computer models of *Elaeis guineensis*. — *Oléagineux*, vol. 49, n° 3, 1994, pp. 8-90.
- DAUZAT (D.), HAUTECEUR (O.). — Simulation des transferts radiatifs sur maquettes informatiques de couverts végétaux. *In* : Physical Measurements and Signatures in Remote Sensing, European Space Agency (ESA), Courchevel, France, 14-18 January 1991/J.J. Hunt Ed. — 1991 — pp. 415-418.
- DUCATILLION (C.), BOUROLET (F.), BARTHÉLÉMY (D.). — Premières observations sur la variabilité architecturale de jeunes individus de *Cupressus sempervirens* L. (*Cupressaceae*). *In* : Architecture des Arbres fruitiers et forestiers, Montpellier, 23-25 novembre 1993/J. Bouchon Ed. — Versailles : INRA Éditions, 1995. — pp. 238-251 (Les Colloques ; n° 74).

Réalisations

- DUCOUSSO (I.), SABATIER (S.), BARTHÉLÉMY (D.), GERMAIN (E.). — Modélisation du mode de ramification et de fructification chez quelques variétés de Noyers à fruit *Juglans regia* L. In : Architecture des Arbres fruitiers et forestiers, Montpellier, 23-25 novembre 1993/J. Bouchon Éd. — Versailles : INRA Éditions, 1995. — pp. 91-108 (Les Colloques ; n° 74).
- ÉDELIN (C.). — Images de l'architecture des conifères. — Montpellier : Université de Montpellier, 1977. — 255 p. (Thèse).
- ÉDELIN (C.). — L'Architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. — Montpellier : Université de Montpellier, 1984. — 258 p. (Thèse).
- FELLER (W.). — An introduction to probability theory and its applications. — New-York (USA) : John Wiley and Sons, 1957. — 509 p.
- FOURCAUD (Th.). — Analyse du comportement mécanique d'une plante en croissance par la méthode des éléments finis. — Bordeaux : Université de Bordeaux, 1995. — 148 p. (Thèse).
- FOURCAUD (Th.), LAC (P.). — Modélisation mécanique de la croissance des végétaux. In : Colloque national en calcul des structures, Giens (France), 11-14 mai 1993. — Hermès, 1993. — pp. 131-148.
- FRANÇON (J.). — Sur la modélisation informatique de l'architecture et du développement des végétaux. In : 2^e Colloque international sur l'Arbre, Montpellier (France), 10-15 septembre 1990/C. Édelin Éd. — *Naturalia Mospeliensia*, n° hors série, 1991, pp. 231-247.
- FRANÇON (J.), LIENHARDT (P.). — Basic principles of topology-based methods for simulating metamorphoses of natural objects. In : Artificial life and virtual reality/N. Magnenat Thalmann et D. Thalmann Eds. — Chichester (UK) : John Wiley and Sons, 1994. — pp. 23-44.
- GUÉDON (Y.). — Modélisation de séquences d'événements décrivant la mise en place d'éléments botaniques. Science Update. — Versailles : INRA, 1996 (sous presse).
- GUÉDON (Y.), COSTES (E.). — Modélisation de la croissance d'un axe végétatif. Science Update. — Versailles : INRA, 1996 (sous presse).
- GROSFELD (J.), BARTHÉLÉMY (D.). — Arquitectura y secuencia de desarrollo de *Araucaria araucana* en los bosques nativos de Argentina. In : Actas de las IV Jornadas Forestales Patagónicas, San-Martin-de-los-Andes (Argentine), tome I. — 1995. — pp. 12-31.
- GROSFELD (J.), BARTHÉLÉMY (D.), BRION (C.). — Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (*Araucariaceae*) in its natural habits. — *Royal Botanical Gardens Bulletin*, 1996 (sous presse).
- HALLÉ (F.), ÉDELIN (C.). — L'Analyse architecturale des arbres. In : 6^e Colloque sur les Recherches fruitières, Bordeaux, 10-11 décembre 1986. — Pont-de-la-Maye : CTIFL ; Paris : INRA, 1987. — pp. 5-19.
- HALLÉ (F.), NG (F.S.P.). — Crown construction in mature Dipterocarp trees. — *Malaysian Forester*, vol. 44, n° 2-3, 1981, pp. 222-223.
- HALLÉ (F.), OLDEMAN (R.A.A.). — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. — Paris : Masson et Cie, 1970. — 178 p.
- HALLÉ (F.), OLDEMAN (R.A.A.), TOMLINSON (P.B.). — Tropical trees and forests - an architectural analysis. — Berlin : Springer Verlag, 1978. — 441 p.
- HOULLIER (F.), BOUCHON (J.), BIROT (Y.). — Modélisation de la dynamique des peuplements forestiers : état et perspectives. — *Revue forestière française*, vol. XLIII, n° 2, 1991, pp. 87-108.
- JAEGER (M.), REFFYE (Ph. de). — Basic concepts of computer simulation of plant growth. — *J. Biosci.*, vol. 17, 1992, pp. 275-291.
- JOURDAN (C.). — Modélisation de l'architecture et du développement du système racinaire du Palmier à huile. — Montpellier : Université de Montpellier II, 1995. — 240 p. (Thèse).
- JOURDAN (C.), REY (H.), GUÉDON (Y.). — Modeling of the branching of the root system of young oil palm seedlings. A Markovian approach. In : Structure and Function of Roots/F. Baluska, M. Ciamporová, O. Gaspariková, P.W. Barlow Eds. — Dordrecht : Kluwer Academic Publishers, 1995. — pp. 113-119 (Development in Plant and Soil Sciences Series).
- KURTH (W.). — Morphological models of plant growth : possibilities and ecological relevance. — *Ecological modelling*, 75/76, 1994, p. 299-308.
- LECOUSTRE (R.), REFFYE (Ph. de). — AMAP, un modèleur de végétaux, un ensemble de logiciels de CAO/DAO à l'usage des professionnels de l'aménagement et des paysages. — *Revue horticole suisse*, vol. 66, n° 6/7, 1993, pp. 142-146.
- LECOUSTRE (R.), REFFYE (Ph. de), JAEGER (M.), DINOUARD (P.). — Controlling the architectural geometry of a plant's growth. Application to the *Begonia* genus. In : "Creating and Animating the Virtual World" / N. Magnenat Thalmann, D. Thalmann Eds. — Tokyo : Springer Verlag, 1992. — pp. 199-214 (Computer Animation Series).
- MASOTTI (V.), BARTHÉLÉMY (D.), MIALET (I.), SABATIER (S.), CARAGLIO (Y.). — Étude de l'effet du milieu sur la croissance, la ramification et l'architecture du Cèdre de l'Atlas *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrère. In : Architecture des Arbres fruitiers et forestiers, Montpellier, 23-25 novembre 1993/J. Bouchon Éd. — Versailles : INRA Éditions, 1995. — pp. 175-189 (Les Colloques ; n° 74).
- NICOLINI (E.), CARAGLIO (Y.). — L'Influence de divers critères architecturaux sur l'apparition de la fourche chez le *Fagus sylvatica*, en fonction de l'absence ou de la présence d'un couvert. — *Canadian Journal of Botany*, 72, 1994, pp. 1723-1734.
- OLDEMAN (R.A.A.). — L'Architecture de la forêt guyanaise. — Paris : ORSTOM, 1974. — 204 p. (Mémoire n° 73).

- PRUSINKIEWICZ (P.), LINDENMAYER (A.). — The algorithmic beauty of plants. — New-York : Springer Verlag, 1990. — 228 p.
- PRUSINKIEWICZ (P.), LINDENMAYER (A.), HANAN (J.). — Developmental models of herbaceous plants for computer imagery purposes. — *Computer Graphics*, 22, 1988, pp. 141-150.
- RAPIDEL (B.). — Étude expérimentale et simulation des transferts hydriques dans les plantes individuelles. Application au Caféier (*Coffea arabica* L.). — Montpellier : Université Montpellier II, 1995. — 230 p. (Thèse de Doctorat Écophysiologie végétale).
- REFFYE (Ph. de). — Modélisation de l'architecture des arbres par des processus stochastiques. Simulation spatiale des modèles tropicaux sous l'effet de la pesanteur. Application au *Coffea robusta*. — Université de Paris-Sud Orsay, 1979. — 195 p. (Thèse).
- REFFYE (Ph. de), BLAISE (F.). — Modélisation de l'architecture des arbres. Applications forestières et paysagères. — *Revue forestière française*, vol. XLV, n° spécial "Informatique et Foresterie", 1993a, pp. 128-136.
- REFFYE (Ph. de), BLAISE (F.), GUÉDON (Y.). — Modélisation et simulation de l'architecture et de la croissance des plantes. — *Revue Palais de la Découverte*, 209, 1993b, pp. 23-48.
- REFFYE (Ph. de), DINOUCARD (P.), BARTHÉLÉMY (D.). — Modélisation et simulation de l'architecture de l'Orme du Japon *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino (*Ulmaceae*) : la notion d'axe de référence. In : 2^e Colloque international sur l'Arbre, Montpellier, 10-15 septembre 1990/C. Édélin Éd. — *Naturalia Monspelienisia*, n° hors série, 1991a, pp. 251-266.
- REFFYE (Ph. de), ÉDELIN (C.), FRANÇON (J.), JAEGER (M.), PUECH (C.). — Plant models faithful to botanical structure and development. — *Computer Graphics*, vol. 22, n° 4, 1988, pp. 151-158.
- REFFYE (Ph. de), ÉDELIN (C.), JAEGER (M.). — Modélisation de la croissance des plantes. — *La Recherche*, vol. 20, n° 207, 1989, pp. 158-168.
- REFFYE (Ph. de), ELGUERO (E.), COSTES (E.). — Growth units construction in trees : a stochastic approach. — *Acta Biotheoretica*, 39, 1991b, pp. 325-342.
- REFFYE (Ph. de), HOULLIER (F.), BLAISE (F.), BARTHÉLÉMY (D.), DAUZAT (J.), AUCLAIR (D.). — A model simulating above and below ground tree architecture with agroforestry applications. — *Agroforestry Systems*, vol. 30, n° 1-2, 1995, pp. 175-197.
- REFFYE (Ph. de), HOULLIER (F.), BLAISE (F.), FOURCAUD (T.). — Essai sur les relations entre architecture d'un arbre et la grosseur de ses axes végétatifs. Science Update. — Versailles : INRA, 1996 (sous presse).
- REY (H.), GODIN (C.), GUÉDON (Y.). — Vers une représentation formelle des plantes. In : Modélisation et simulation de l'architecture des plantes. Science Update. — Versailles : INRA, 1996 (sous presse).
- SABATIER (S.), BARTHÉLÉMY (D.). — Architecture du Cèdre de l'Atlas *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrère (*Pinaceae*). In : Architecture des Arbres fruitiers et forestiers, Montpellier, 23-25 novembre 1993/J. Bouchon Éd. — Versailles : INRA Éditions, 1995. — pp. 157-173 (Les Colloques ; n° 74).
- SAITO (K.), KUMAGAI (Y.), HONJO (T.), ISHIDA (Y.), LECOUSTRE (R.), REFFYE (Ph. de). — Photo-realistic forest landscape simulation - Application of GIS and plant modeling technique. In : NICOGRAPH'93, Tokyo, novembre 1993. — pp. 226-236.
- WHITE (J.). — The plant as a metapopulation. — *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 1979, pp. 109-145.