



HAL
open science

Analyse de la fonction beta pour la prise en compte de la variabilité génétique, spécifique et environnementale dans un modèle de morphogenèse aérienne de graminées

Vincent Migault

► To cite this version:

Vincent Migault. Analyse de la fonction beta pour la prise en compte de la variabilité génétique, spécifique et environnementale dans un modèle de morphogenèse aérienne de graminées. Sciences du Vivant [q-bio]. 2011. hal-02806480

HAL Id: hal-02806480

<https://hal.inrae.fr/hal-02806480>

Submitted on 6 Jun 2020

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.



RAPPORT SUR LE STAGE

Effectué par

Vincent MIGAULT

Au sein de

L'équipe écophysiologie

De L'Unité de Recherche Pluridisciplinaire Prairies et Plantes Fourragères

En vue de l'obtention du

Master Modélisation Mathématique et Analyse Statistique

Sujet:

Analyse de la fonction beta pour la prise en compte de la variabilité génétique, spécifique et environnementale dans un modèle de morphogenèse aérienne de graminées

Responsables de stage: Didier COMBES
Philippe BARRE

Année 2010/2011

Remerciements

Je remercie Francois Gastal, directeur de l'Unité de Recherche Pluridisciplinaire Prairies et Plantes Fourragères, de m'avoir permis d'effectuer mon stage au sein de l'unité.

Je remercie tout particulièrement mes maîtres de stage Didier Combes et Philippe Barre, de m'avoir encadré et conseillé tout au long de ce stage.

Je remercie également l'ensemble des membres de l'équipe d'écophysiologie pour leur accueil, leur bonne humeur quotidienne et leur disponibilité pour répondre à mes questions.

Sommaire

Introduction	1
I. Contexte	
A. Le ray-grass anglais.....	2
B. La compétition pour la lumière	3
C. Le modèle L-OLIAOM	4
1. La structure du modèle	5
2. Lois de fonctionnement du modèle	6
D. Objectifs de l'étude	12
II. Matériels et méthodes	
A. L'expérience.....	13
1. Les traitements lumineux	13
2. Les différents génotypes.....	14
3. Dispositif	15
4. Les mesures	15
B. Traitement des données	16
C. Adaptation du modèle à l'expérience.....	18
III. Résultats et discussions	
A. Comparaison des différentes fonctions de croissance.....	19
B. Effets de la variabilité génétique et lumineuse sur la morphogenèse.....	25
C. Comparaison à l'échelle macroscopique.....	34
Conclusion.....	40
Annexes	41
Références bibliographiques	43

Introduction

Ces dernières années, la consommation des produits animaux mondiaux a augmenté et, paradoxalement, le nombre d'exploitations agricoles a baissé. Le monde agricole a donc subi une grande mutation avec l'apparition de l'agriculture intensive afin de répondre à la demande. Aujourd'hui, il est très important de s'intéresser à la pérennité de cette agriculture et à son impact sur l'environnement.

L'Institut National de Recherche Agricole (INRA) est une structure de recherche scientifique publique à vocation finalisée placée sous la tutelle du ministère de l'Enseignement Supérieur et du ministère de l'Agriculture et de la Pêche. Ses recherches sont guidées par les défis posés par l'alimentation et l'environnement expliqués ci-dessus.

La majorité des produits animaux consommés est issue d'herbivores. Les prairies sont donc un maillon important de la production agricole. Il est désormais impossible d'étudier la pérennité de l'agriculture sans étudier celle des prairies.

L'Unité de Recherche Pluridisciplinaire Prairies et Plantes Fourragères (URP3F) de l'INRA de Lusignan a pour objectif i) de produire des connaissances génériques sur le fonctionnement des peuplements végétaux génétiquement hétérogènes et ii) de contribuer au niveau finalisé à la production de fourrages conciliant productivité et préservation de l'environnement. Les principales espèces étudiées sont le ray-grass anglais, la fétuque élevée, le festulolium et la luzerne.

Pour réaliser ces objectifs, il est nécessaire de comprendre le développement des couverts végétaux puis de les modéliser. Les facteurs environnementaux qui influencent le développement des graminées sont nombreux. Mon stage porte sur la modélisation de la morphogenèse aérienne (structure visible de la plante) du ray-grass anglais en fonction de son génotype et de la lumière qu'il reçoit.

I. Contexte

A. Le ray-grass anglais

Le ray-grass anglais (*Lolium perenne* L.) est une graminée très cultivée dans les gazon ou comme plante fourragère. Il est même la graminée la plus cultivée en France en termes de surface (3589 ha contre 3121 ha pour la fétuque élevée et 2760 pour le ray-grass d'Italie ; source GNIS). Ce fort intérêt s'explique par son excellente valeur alimentaire, par la facilité de son implantation et par sa bonne pérennité. Cette plante est donc idéale pour les pâturages.

Les feuilles du ray-grass anglais sont composées de deux organes principaux : la gaine (partie cylindrique) et le limbe (partie plate) (figure 1). La ligule est la membrane située entre ces deux organes. Les feuilles sont organisées en talles (chaque feuille commence à croître dans la gaine de la feuille précédente).

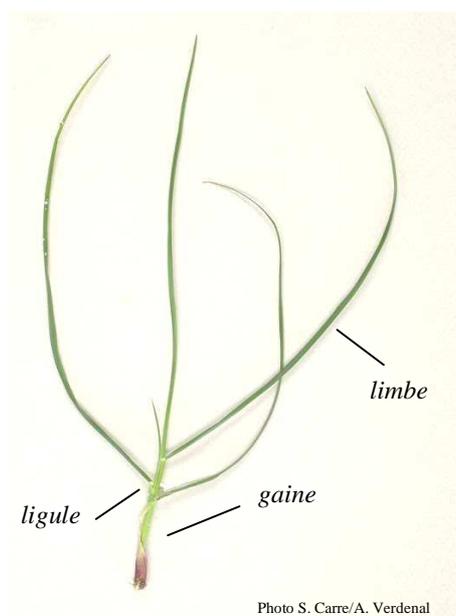


Figure 1 : photographie d'une talle de ray-grass anglais

A la base de chaque feuille (à l'aisselle) se trouve un bourgeon axillaire. Ces bourgeons, s'ils se développent, vont créer de nouvelles talles. Ces dernières se développent donc dans la *pseudotige* (zone entre la gaine de la feuille de leur rang et celle de la feuille du rang supérieur). Les talles sont reliées au niveau du plateau de tallage (figure 2). Une particularité du ray-grass est d'avoir des entre-nœuds très courts ce qui implique une architecture en forme de touffe végétative (le ray-grass est une plante cespiteuse).

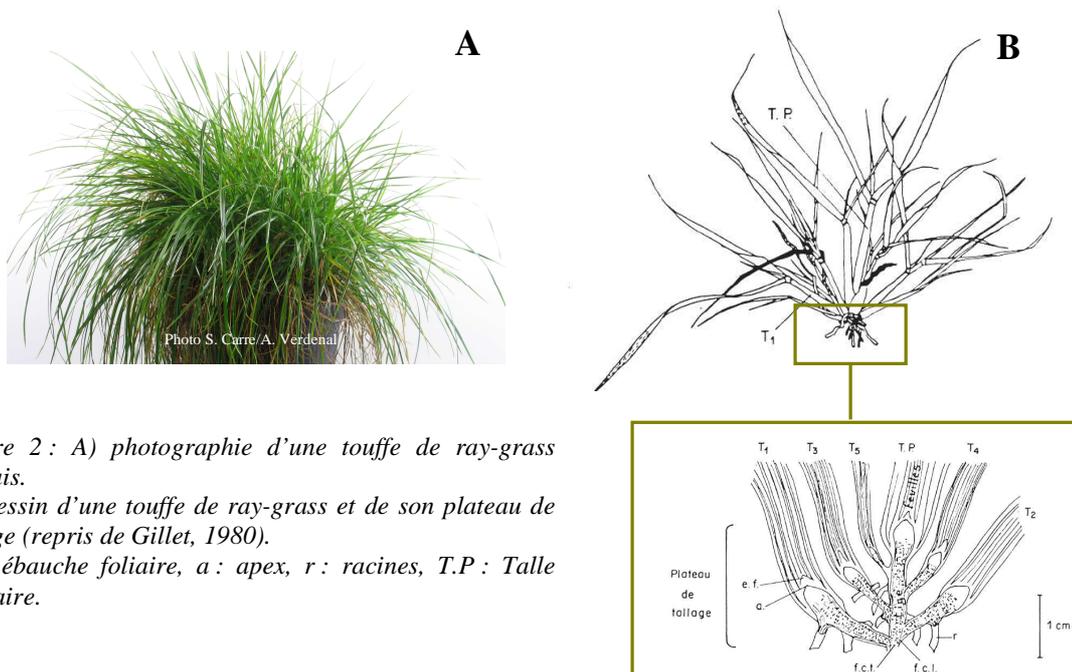


Figure 2: A) photographie d'une touffe de ray-grass anglais.

B) Dessin d'une touffe de ray-grass et de son plateau de tallage (repris de Gillet, 1980).

e.f : ébauche foliaire, a : apex, r : racines, T.P : Talle primaire.

Les caractères morphologiques (taille de gaine, de limbe, etc.) du ray-grass anglais sont très variables entre les différents génotypes (l'ensemble des informations génétiques). Cette variabilité pour la longueur des feuilles est corrélée à des différences de vitesse d'allongement des feuilles (LER) plutôt qu'à leur durée d'allongement (LED) (Ghesquiere *et al.*, 1994 ; Bahmani *et al.*, 2000). Certains génotypes poussent donc plus vite et plus haut que d'autres. Dans un couvert végétal, les plantes ne reçoivent pas toutes la même qualité de lumière, à cause notamment des ombrages des autres plantes.

B. La compétition pour la lumière

Pour réaliser la photosynthèse, les plantes utilisent l'énergie électromagnétique de la lumière. Le rayonnement utile à la photosynthèse est appelé PAR (Photosynthetically Active Radiation). Or, dans un couvert, le rayonnement végétal est constitué de deux composantes majeures : le rayonnement incident non intercepté qui passe par les « trous » de la végétation et le rayonnement subissant des phénomènes d'absorptions dus aux ombrages végétaux.

Certaines longueurs d'ondes sont davantage absorbées, par les pigments photosynthétiques, que d'autres (figure 3.C). Cela crée donc une modification de la qualité de la lumière. De plus, ces

absorptions entraînent une diminution du flux photonique donc une diminution de la quantité de lumière.

Dans les zones ombrées, le spectre est dominé par une diminution des longueurs d'ondes du flux photonique dans les bandes bleues et rouges claires (figure 3.B). Dans les zones non ombrées, la réflexion latérale du rouge sombre entraîne malgré tout une modification du rayonnement incident. Au sein d'un couvert végétal, les principales modifications de la composition spectrale sont donc une diminution de l'intensité de la composante bleue et une diminution du rapport RC/RS (Rouge Clair/Rouge Sombre).

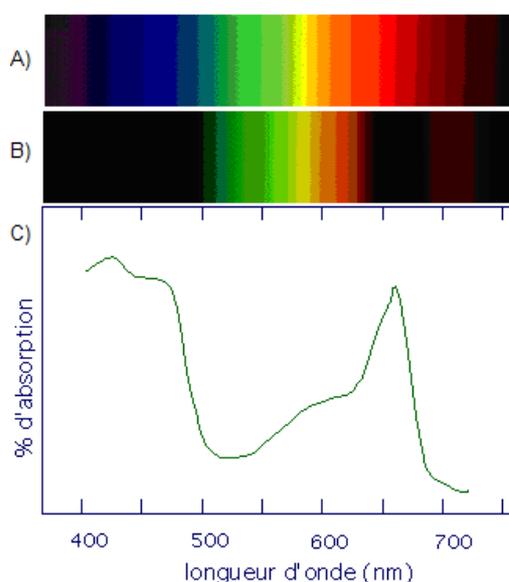


Figure 3 : A) Spectre de la lumière visible sur terre.
B) Spectre de la lumière subissant un ombrage végétal.
C) Graphique représentant les pourcentages d'absorption des longueurs d'ondes par une feuille.

La plupart des plantes, telles que les graminées, sont dotées de photorécepteurs. Ces molécules sont capables d'absorber les photons et de traduire l'information en signal biologique. Ces plantes sont donc capables d'adapter leur croissance et leur développement en fonction de leur environnement lumineux.

C. Le modèle L-OLIAOM

La structure du couvert végétal émerge du déploiement des architectures des individus. La morphogenèse de chaque plante répond à une multitude de dynamiques dont génétiques et écophysiologicals. Lors de sa thèse, Alban Verdenal a développé un modèle permettant de simuler la morphogenèse aérienne du ray-grass anglais dans le but de mieux comprendre la

structuration d'un couvert. Ce modèle est appelé L-OLIAOM, forme acronymique du groupe de mots-clés : **L**-système **LOLI**um **A**uto-**O**rganisé **M**odélisé. Ce modèle est basé sur la grammaire formelle L-System créée en 1968 par Astrid Lindenmayer. La mise en œuvre automatisée du L-system est réalisée sur la plateforme L-studio. Cette plateforme a été développée par le département des sciences de l'université de Calgary (Canada). Celle-ci fonctionne sur des instructions en langage de programmation spécifique L+C (Karkowsky et Prusinkiewicz, 2003).

1. La structure du modèle

Le modèle est basé sur un réseau *en arbre* de phytomères (un phytomère est une partie de la plante comportant un entre-nœud, une feuille et un bourgeon axillaire). Pour réaliser les phytomères virtuels, trois modules sont utilisés : « Entrenoed », « ApexTal » (représentant les bourgeons axillaires) et « Feuille ». Un quatrième module, « Apex », est utilisé pour représenter les méristèmes apicaux (extrémités des talles d'où sont créés de nouveaux phytomères). Suivant le formalisme L-système, les phytomères virtuels sont représentés par une succession des trois modules séparés par les relations topologiques « SB » et « EB » (signifiant littéralement « Start Branching » et « End Branching ») (figure 4).

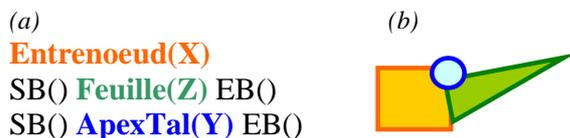
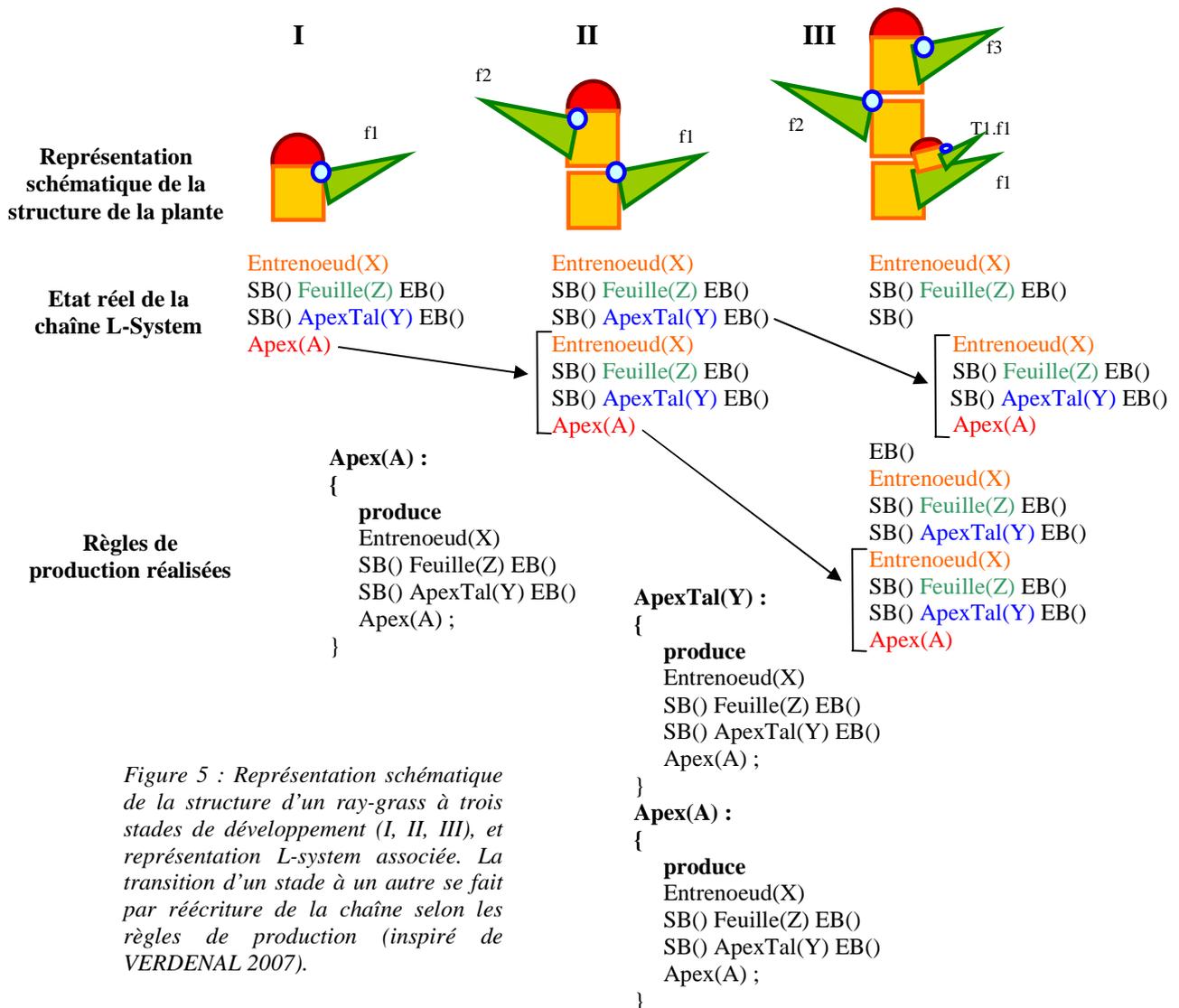


Figure 4 : Représentation L-system (a) et schématique (b) de l'unité structurale de base de la description de la plante dans le modèle L-oliaom ; le phytomère virtuel.

Les talles virtuelles sont des successions de phytomères virtuels surmontés d'un apex (figure 5). Les nouveaux phytomères sont émis par les modules Apex et ApexTal (autrement dit par les méristèmes apicaux et les bourgeons axillaires). Ces émissions sont réalisées en fonction des règles de production qui elles-mêmes sont activées selon des lois de fonctionnement décrites plus loin. Les règles de production consistent à remplacer un module dans la chaîne par une chaîne de modules spécifiée par l'utilisateur (figure 5).



2. Lois de fonctionnement du modèle

Règles d'autorégulation

L'évènement le plus important dans le modèle est l'émergence des feuilles. Cette émergence est définie comme étant le moment où la longueur de la feuille atteint la longueur de gaine de la feuille précédente. La détection de cet évènement déclenche les trois actions suivantes :

- un nouveau phytomère est émis au niveau de l'apex de la talle (démarrage de la feuille du rang supérieur).
- Les paramètres morphologiques de la feuille sont déterminés (taille finale de la feuille et proportion de la gaine dans la feuille).

- Le bourgeon axillaire du nœud inférieur se transforme en un méristème apical. Autrement dit un talle peut apparaître dans la *pseudotige*. Cette apparition est conditionnée par la loi de tallage.

Cinétique de la croissance foliaire

La simulation de la croissance des feuilles est basée sur une fonction, appelé « Beta », inspirée de l'intégrale incomplète de la fonction Beta (Yin *et al.*, 2002 ; figure 6). L'équation de cette fonction est :

$$Y = y_{\max} \left(1 + \frac{t_e - t}{t_e - t_m} \right) \left(\frac{t - t_b}{t_e - t_b} \right)^{\frac{t - t_b}{t_e - t_m}}$$

Pour $t < t_e$, $Y = y_{\max}$ pour $t \geq t_e$.

Avec

Y (mm) la longueur de la feuille au temps t (°C.j)

y_{\max} (mm) la longueur finale de la feuille

t_e (°C.j) temps de fin de croissance de la feuille

t_m (°C.j) temps où la vitesse de croissance maximale est atteinte.

t_b (°C.j) temps de début de croissance de la feuille.

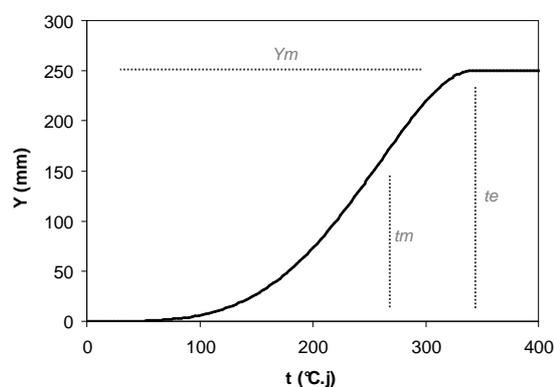


Figure 6 : Représentation graphique de la fonction Beta utilisée comme fonction de croissance pour les feuilles. La fonction a été paramétrée avec $y_{\max}=250$ mm, $t_e=340$ °C.j et $t_m=260$ °C.j.

Cette fonction n'est pas la seule à avoir été utilisée dans le but de simuler la croissance de feuille. En effet, le livre de Thornley et Johnson, *Plant and crop modelling* (1990) présente quatre fonctions très utilisées en modélisation des plantes :

- La fonction « hyperbolique non équilatère »

$$F(t) = \frac{1}{2\theta} \times 1_{t \geq t_b} \times [\alpha(t - t_b) + Y_{\max} - \sqrt{(\alpha(t - t_b) + Y_{\max})^2 - 4\theta Y_{\max}(t - t_b)}]$$

Y_{\max} asymptote de la courbe lorsque t tend vers l'infini
(longueur maximale théorique de la feuille)

avec α est la vitesse d'allongement initiale

t_b est le temps de début de la croissance

θ est un paramètre de courbure

➤ La fonction « Logistique »

$$F(t) = \frac{y_0 y_{\max}}{y_0 + (y_{\max} - y_0)e^{-kt}}$$

y_{max} asymptote de la courbe lorsque *t* tend vers l'infini
 avec (longueur maximale théorique de la feuille)
y₀ la taille de la feuille au temps *t=0*
k une constante

➤ La fonction « Gompertz »

$$F(t) = y_0 \times e^{\frac{k(1-e^{-(t-t_0) \times D})}{D}}$$

t₀ le décalage de croissance de la feuille par rapport au temps 0
 avec *y₀* est la taille de la feuille au temps *t₀*
k constante d'aplatissement de la courbe
D constante

➤ La fonction « Chanter »

$$F(t) = \frac{y_0 B}{y_0 + (B - y_0)e^{-\left(\frac{k(1-e^{-D(t-t_0)})}{D}\right)}}$$

t₀ le décalage de croissance de la feuille par rapport au temps 0
 avec *y₀* est la taille de la feuille au temps *t₀*
k constante d'aplatissement de la courbe
B et *D* constantes (*B* ≥ *y_{max}*)

Le modèle utilise la fonction Beta avec les relations entre longueur de feuille, durée d'allongement et vitesse d'allongement suivantes (Verdenal 2009) :

$$t_m = 0.76 t_e \quad (1)$$

$$t_e = 1.37 \left(2 \left(\frac{R_i}{R_1} \right) - 1 \right) y_{\max} \quad (2)$$

Avec *R_i* la proportion de la gaine dans la feuille du rang *i* et *R₁* la proportion de la gaine dans la feuille du rang 1.

La cinétique des feuilles dans le modèle repose donc uniquement sur des paramètres morphologiques statiques (longueur finale et proportion de la gaine dans la feuille). Pour réaliser cette cinétique, l'hypothèse suivante a été émise : « La longueur finale d'une feuille et la

proportion de la gaine sont déterminées par le temps écoulé entre l'initiation de ladite feuille et l'émergence de sa pointe ».

Comme expliqué dans les règles d'autorégulation, la longueur d'une feuille et la proportion de la gaine dans la feuille sont déterminées à l'émergence de ladite feuille. De ce fait, la cinétique résulte d'une succession de deux fonctions Beta, définissant deux phases distinctes :

- La croissance pré-émergence ou phase de croissance cachée, notée Phase 0.
- La croissance post-émergence ou phase de croissance visible, notée Phase 1.

Croissance foliaire et fonction Potentiel

La cinétique de croissance en Phase 0 est supposée être identique pour toutes les feuilles. Dans cette phase, la croissance serait engendrée par l'augmentation progressive du nombre de cellule en élongation jusqu'à atteindre un état stationnaire (à l'émergence de la feuille). L'élongation des cellules est un caractère physiologique relativement invariant entre les différentes feuilles d'un individu, d'où l'hypothèse.

La fonction de croissance initiale a été ajustée manuellement sur des données issue d'une expérience de Verdenal (2004) (figure 7). L'expérience consistait à mesurer la croissance dans la phase cachée de la feuille 6 de la talle primaire de ray-grass anglais. L'ajustement a été réalisé en fixant y_{max} à 110 mm car les gaines de l'expérience mesuraient très rarement plus que 90 mm.

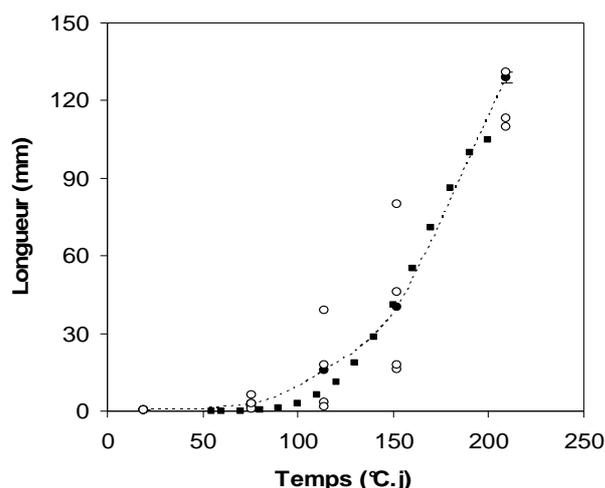


Figure 7 : Fonction de croissance initiale (■). Il s'agit d'une fonction Beta, paramétrée sur une longueur finale y_{max} de 110 mm, de façon à correspondre aux mesures (○, mesures brutes ; ●, moyennes) (Verdenal, 2004).

Durant la croissance en Phase 0, la feuille acquiert un potentiel de croissance. Ce potentiel accumulé au cours du temps est modélisé par la fonction suivante :

$$\text{Potentiel } (t) = T_{01}e^{k_1.t} - T_{02}e^{k_2.t} - L \quad \text{où } L > 0$$

Avec k_1, k_2 ($^{\circ}\text{C}.\text{d}^{-1}$), T_{01}, T_{02} (mm) et L (mm) des paramètres ajustés sur les données et t ($^{\circ}\text{C}.\text{j}$) le temps écoulé.

Le potentiel calculé au temps d'émergence est la longueur finale que la feuille pourra atteindre. Dans le modèle, le temps « d'émergence » de la première feuille de la première talle est défini comme le temps d'atteinte de 5.5mm. La fonction *Potentiel* est composée d'une différence de deux exponentielles dans le but de reproduire la décroissance de la longueur des feuilles dans les rangs supérieurs (figure 8).

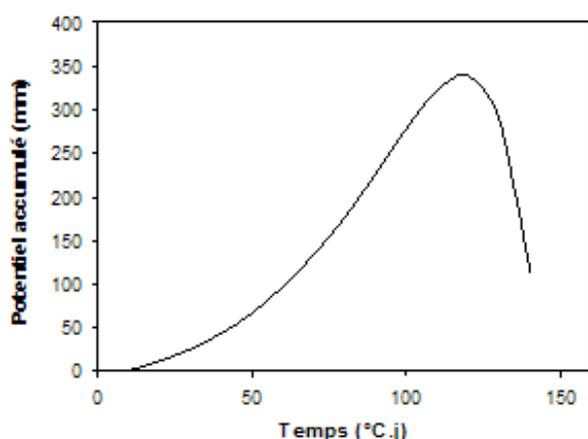


Figure 8 : Représentation graphique de la fonction Potentiel en fonction du temps séparant l'initiation de la feuille et son émergence.

De la même manière, la proportion de gaine dans la feuille, est calculée en fonction du temps écoulé avant l'émergence de la feuille. Cette proportion suit la fonction suivante :

$$\text{Proportion } (t) = 0.1 + (t / 600)$$

Au temps de l'émergence de la feuille, les caractères morphologiques de la feuille sont déterminés. En effet, le calcul des fonctions Potentiel et Proportion au temps d'émergence de la feuille donne la longueur finale de ladite feuille ainsi que sa proportion de gaine. Ces caractères sont suffisants pour réaliser la cinétique de croissance de la feuille dans la Phase 1 (voir partie cinétique de la croissance foliaire).

Le tallage

L'augmentation du nombre de talles est quasi exponentielle dans un premier temps puis elle ralentit jusqu'à devenir quasi nulle. Ce phénomène est interprété comme une réaction à

l'ombrage, produit par d'autres plantes mais surtout par la plante elle-même, que subissent les bourgeons. En effet, dans un premier temps l'ombrage est quasi inexistant, puis au fur et à mesure que la plante se développe, les bourgeons sont de plus en plus à l'ombre jusqu'à atteindre un ombrage permanent (on dit que le couvert est fermé). Dans le modèle L-OLIOAM, la régulation du tallage ne tient pas compte de l'ombre produite par d'autres plantes mais uniquement de l'auto-ombrage.

L'apparition de nouvelles talles, suit une fonction probabiliste inspirée des travaux de Simon et Lemaire (1987). Cette fonction est dépendante de la surface foliaire (surface des limbes de l'ensemble des feuilles de la plante). Pour simuler les différents stades de tallage (stade exponentiel, stade de ralentissement du tallage et stade de nullité du tallage), deux seuils ont été créés. Le premier seuil (*seuil1*) représente la séparation entre le stade où le nombre de talle augmente quasi exponentiellement et le stade de décroissance de la probabilité. Le second seuil (*seuil2*) représente le seuil de fermeture du couvert végétal. La règle de déclenchement d'un bourgeon suit la probabilité suivant :

$$P(A) = \begin{cases} 1 - (SF / \text{seuil2}) & \text{si } SF < \text{seuil1} \\ 0.4 * (1 - (SF / \text{seuil2})) & \text{si } \text{seuil1} \leq SF \leq \text{seuil2} \\ 0 & \text{si } SF > \text{seuil2} \end{cases}$$

Avec A l'évènement « déclenchement du bourgeon » et SF la surface foliaire.

Dans le modèle, le *seuil1* est fixé à 10 000 mm² et le *seuil2* à 110 000 mm². La courbe de probabilité de l'apparition d'une nouvelle talle est présentée par la figure 9 :

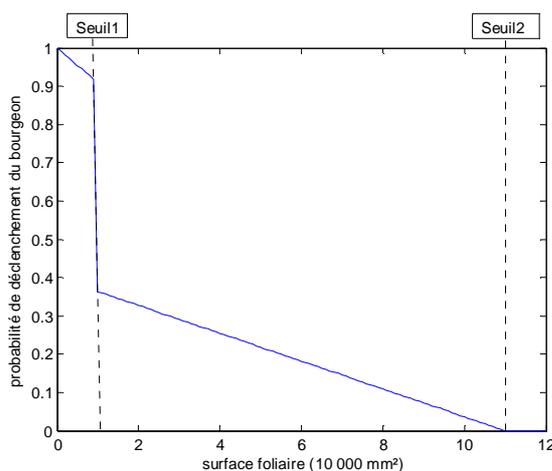


Figure 9 : Graphique représentant la probabilité d'apparition d'une nouvelle talle en fonction de la surface foliaire de la plante.

D. Objectifs de l'étude

La cinétique de la croissance des feuilles est simulée, dans le modèle par la fonction beta. Cependant, cette fonction n'est pas la seule à être utilisée pour simuler la cinétique. Le premier objectif est donc de répondre à la question :

- **La fonction Beta est-t-elle la meilleure fonction pour représenter la cinétique de la croissance d'une feuille ?**

Différentes études ont montré l'existence d'une influence de la variabilité génétique sur la morphogenèse aérienne du ray-grass anglais (Hazard *et al.*, 1995 ; Ghesquière *et al.*, 1994). De plus, la croissance foliaire est influencée par l'environnement de la plante dont notamment la lumière (Gautier *et al.*, 1996). Au sein d'un couvert végétal, les plantes ne reçoivent pas toutes la même qualité et la même quantité de lumière. Le second objectif est donc de répondre aux questions :

- **Quelles sont les conséquences de la variabilité génétique et de la variabilité de la lumière sur la morphogenèse aérienne de ray-grass anglais ?**
- **Comment intégrer dans le modèle ces variabilités observées dans le cadre d'une expérience?**

Après avoir introduit les variabilités susdites, nous réaliserons une simulation de croissance de plantes dans le but d'observer à l'échelle macroscopique l'influence de ces variabilités. Le troisième objectif est donc de répondre à la question :

- **Quelles sont les réponses du modèle aux différentes variabilités au niveau de la morphogenèse aérienne?**

II. Matériels et méthodes

Pour réaliser les objectifs, nous disposons d'une base de données issue d'une expérience réalisée en 2003 par B. GUEYE.

A. L'expérience

L'objectif de cette expérience était de comprendre les effets de la qualité et de la quantité de lumière, dûs notamment à l'ombrage végétal existant au sein de couverts végétaux, sur la morphogenèse aérienne de différents génotypes de ray-grass anglais. Les données sont issues de 400 plantes composées de 10 génotypes soumis à 4 traitements lumineux différents (traitement témoin, ombrage neutre, ombrage vert et traitement sans bleu).

1. Les traitements lumineux

Les couverts végétaux, de par leurs propriétés optiques, entraînent une modification des paramètres lumineux (voir contexte). Ces paramètres n'ont pas tous une influence sur la morphogenèse du ray-grass anglais. La quantité de lumière est mesurée en pourcentage du PAR. Les paramètres lumineux permettant d'étudier l'effet de la qualité de la lumière sur la morphogenèse sont la lumière bleue et le rapport rouge clair / rouge sombre (RC/RS). Les quatre filtres ont donc été choisis dans le but de tester l'influence de chacun de ces paramètres sur la morphogenèse (Tableau 1).

	Témoin	Ombrage neutre	Ombrage vert	Sans Bleu
PAR (%)	92.7	34.89	37.93	34.38
Bleu (%)	90.84	33.28	19.18	0.26
RC/RS	1.1	1.09	0.32	1.06

Tableau 1 : Pourcentages des paramètres lumineux des traitements.

Les traitements lumineux réalisés par les quatre filtres permettent d'observer les influences des caractéristiques de la lumière sur la morphogenèse aérienne du ray-grass anglais (Tableau 2). Il

n'existe pas de filtre dont le traitement consiste juste à une diminution du rapport RC/RS. En effet, les filtres diminuant ce rapport entraînent également une augmentation de la lumière bleue. Il n'est donc pas possible d'observer l'influence uniquement du rapport RC/RS sur la morphogenèse.

Traitement comparé		Modification de la lumière
Ombre témoin	Ombre neutre	Diminution du PAR
Ombre neutre	Sans bleu	Diminution de la lumière bleue
Sans bleu	Ombre vert	Augmentation de la lumière bleue Diminution du rapport RC/RS
Ombre témoin	Ombre vert	Ombre végétal

Tableau 2 : Effets de la lumière sur la morphogenèse observés en comparant les traitements.

2. Les différents géotypes

Chaque géotype contient un système d'autorégulation qui influe sur la morphologie aérienne. Pour comprendre l'influence de la lumière uniquement, il est indispensable de comparer les résultats des traitements sur différents géotypes. Pour cela, nous disposons de 10 géotypes de ray-grass anglais :

- Trois géotypes issus de variétés fourragères commerciales (RGA Brée, RGA Herbie 849 et RGA Ohio).
- Un géotype issu d'une variété commerciale de gazon (RGA Idole).
- Deux géotypes issus de conditions environnementales contrastées (RGA PI 504539 de Grèce et RGA PI 303014 de Suède).
- Trois géotypes issus de croisements effectués au centre de Lusignan ayant des caractéristiques agronomiques particulières (RGA L/G+570 dont le rapport limbe/gaine est fort, RGA L/G-2584 ayant un rapport limbe/gaine relativement petit et RGA Tal+4822 dont la capacité de tallage est élevée).
- Un dernier géotype RGA 8490-167 issu d'une population de cartographie pour la recherche de QLT de longueur de feuille (Barre *et al.*, 2009)

Les plantes de même génotype sont issues de talles, d'une plante mère, repiquées. Durant deux à trois semaines, les plantes ont commencé à s'installer. C'est à ce moment qu'une coupe à environ 30 mm au dessus du substrat a été réalisée. Une fois la coupe effectuée, les plantes sont soumises aux traitements lumineux.

3. Dispositif

Les plantes sont placées dans 2 blocs de 4 tables, 5 clones de chaque génotype par table, recouvertes de filtres afin de réaliser les traitements lumineux (Figure 10). Chaque traitement lumineux est appliqué sur deux tables (une table dans chaque bloc) afin de vérifier l'homogénéité d'autres facteurs pouvant modifier la morphogenèse (maladies, etc.).



Figure 10 : Photographie du dispositif utilisé lors de l'expérience dans une serre de l'INRA de Lusignan.

Le placement des plantes dans chaque table a été randomisé et des clones du génotype « Herbie » ont été disposés sur les bords de chaque table afin d'éviter l'effet bordure (les plantes sur les bords peuvent recevoir plus de lumière que les autres). Une fois l'homogénéité vérifiée, nous disposons donc de 10 répétitions (clones) de chaque génotype pour chaque traitement.

4. Les mesures

Cette expérience a permis de recueillir de nombreuses données sur la morphogenèse aérienne du ray-grass :

- Mesure de la longueur des feuilles dès leur apparition hors de la gaine des cinq premières feuilles d'une talle sur chaque plante (environ trois mesures par semaine). Les mesures sur une feuille s'arrêtent dès que la feuille n'a pas grandi entre deux mesures. Ces mesures permettent d'observer le développement d'une talle.

- Mesure de la hauteur de la gaine et de la longueur finale de la feuille à la maturité. Ces mesures sont effectuées sur les mêmes talles que la mesure précédente mais sur un nombre plus important de feuilles.
- Comptage du nombre de talles par plante (une fois par semaine) afin d'observer l'évolution du tallage.

La température est un facteur important dans le développement du ray-grass. En effet, plus la température est élevée, plus les feuilles du ray-grass poussent vite. Pour comprendre le développement de la morphogénèse aérienne, il est indispensable de tenir compte de la température. Afin de pallier à cela, l'analyse des données est effectuée non pas en jour mais en degré jour ($^{\circ}\text{C}\cdot\text{j}$) avec une température de base de 0°C . Cette mesure est le cumul des températures moyennes de chaque jour et est appelée temps thermique.

B. Traitement des données

Dans le but d'estimer la cinétique de croissance de chaque feuille de l'expérience, nous avons réalisé des régressions non linéaires à l'aide de la procédure NLIN du logiciel SAS (SAS Institute Inc.), suivant les différents modèles de fonction (annexe I). Cette procédure est basée sur un calcul d'optimisation des paramètres par la méthode des moindres carrés. Pour comparer la justesse des ajustements suivant les différents modèles, nous comparons les sommes des carrés des erreurs (SSE). Les paramètres d'entrée de la procédure sont le modèle (la fonction choisie), les valeurs d'estimations initiales des paramètres de la fonction et les contraintes sur ces derniers. Les contraintes sur les paramètres de la fonction « Beta » sont d'ordre temporel. En effet, la seule contrainte concerne l'ordre des trois paramètres ($t_b \leq t_m \leq t_e$). Au niveau de la fonction « Hyperbole », la contrainte apportée ($\theta < 1$) est d'ordre biologique. En effet, si le paramètre θ vaut 1, la fonction est « coudée » donc elle est non réaliste (la vitesse d'allongement est supposée continue).

Pour manipuler les données plus facilement, nous les avons réorganisées. Pour cela nous avons créé un tableau comprenant l'ensemble des données, chaque ligne représente une mesure sur une feuille. Le tableau contient comme champ le numéro de la plante, le traitement subit par la plante, le nom du génotype, le bloc dans laquelle elle se situe (bloc 1 ou 2), le rang de la feuille, le temps

de la mesure, la longueur de feuille mesurée, la taille finale de la feuille et la taille finale de la gaine (annexe II). En sortie de régression, nous créons un tableau contenant une ligne pour chaque feuille (annexe III). Il est composé de l'ensemble des données d'entrée de chaque plante (variables identiques aux variables d'entrée sans les variables temps et longueur), de l'ensemble des paramètres du modèle de la régression ainsi que de la SSE de l'ajustement. À partir de ce tableau, de nouvelles variables sur la cinétique de la croissance et sur la morphologie des feuilles sont calculées pour les modèles Beta et Hyperbole:

- La durée d'allongement de la feuille (LED).
- La vitesse maximale d'allongement de la feuille (LER).
- La proportion de gaine dans la feuille (prop_gaine).

La fonction Hyperbole étant asymptotique, la LED est définie comme la durée entre le début de la croissance de la feuille (t_b) et le temps d'atteinte de 95% de sa longueur maximale ($t_{95\%}$). Les estimations des temps de début de croissance des feuilles étant parfois absurde avec le modèle Beta (dû au manque de mesures dans la gaine), la LED est définie comme la durée séparant le temps où la feuille atteint 2mm (t_{2mm}) et le temps de fin de croissance (t_e). Nous avons estimé les temps $t_{95\%}$ et t_{2mm} à l'aide d'un programme exécuté sur le logiciel Matlab.

La procédure NLIN a également été utilisée pour estimer les paramètres de la fonction Potentiel. La régression est réalisée sur les points ayant comme abscisse les temps de croissance des feuilles dans les gaines des feuilles des rangs inférieurs et comme ordonnée les longueurs finales des feuilles. Le temps de croissance dans la gaine a été défini comme étant le temps d'atteinte de la longueur de la gaine de la feuille du rang inférieur par la fonction de croissance en phase 0 (temps d'émergence) (voir contexte). L'estimation de ce temps est réalisée par le même programme Matlab susdit.

La régression a dans un premier temps été exécutée sur l'ensemble des feuilles de chaque plante puis sur l'ensemble des feuilles des plantes ayant le même génotype et subissant le même traitement lumineux. Les résultats de la régression étant parfois absurdes à cause d'un nombre de point trop faible, nous avons rajouté un nouveau point pour chaque régression. Ce point a pour coordonnées (0,0). Il n'est pas absurde puisqu'il signifie que si la feuille n'a pas commencé sa croissance alors elle n'a pas commencé à accumuler du potentiel (voir contexte).

C. Adaptation du modèle à l'expérience

Le modèle n'est pas réellement adapté pour réaliser virtuellement l'expérience présentée dans la partie Contexte. En effet, la croissance en phase 0 est limitée à 110mm or, les gaines de certains génotypes subissant certains traitements lumineux ont des longueurs supérieures à 110mm. Pour résoudre ce problème, nous avons repris les données de l'expérience de Verdenal (2007) pour ré-effectuer la régression sans fixer de longueur maximale. La nouvelle longueur maximale de croissance dans une gaine ainsi obtenue est de 352.7 mm.

Dans le modèle, « l'émergence » de la première feuille de la première talle est fixée à une hauteur de 5.5mm. Cependant, les mesures réalisées durant l'expérience commencent au moment de la coupe. Les hauteurs exactes de coupe de chaque plante ont été mesurées. Nous considérons ces mesures comme étant les hauteurs d'émergence des premières feuilles des premières talles.

Pour introduire l'ensemble des plantes de l'expérience, un tableau « Plantes » comportant les numéros des plantes à simuler a été créé. Nous avons également introduit un tableau « Potentiel » comportant toutes les valeurs des paramètres de la fonction Potentiel ainsi que la hauteur de coupe de chaque plante.

Les sorties du modèle sont organisées dans trois tableaux :

- Un tableau contenant les données sur la cinétique de croissance des plantes. Ce tableau contient tous les paramètres morphologiques (taille de feuille, taille de gaine, proportion de gaine dans la feuille, ...) de toutes les feuilles de toutes les talles à chaque degré-jour. Avec ces données nous pourrions reproduire la cinétique de croissance de la série foliaire de la talle principale et ainsi la comparer avec les mesures réalisées lors de l'expérience.
- Un tableau contenant les données morphologiques finales de toutes les feuilles ayant émergé (lorsque la feuille émerge, les paramètres morphologiques finaux de la feuille sont déterminés). Les variables de ce tableau sont identiques au tableau ci-dessus, cependant il contient une seule ligne par feuille.
- Un tableau contenant le nombre de talles et la surface foliaire de chaque plante à des temps bien définis.

III. Résultats et discussions

A. Comparaison des différentes fonctions de croissance

Dans la réalité, les feuilles ne croissent pas indéfiniment. La fonction qui permet de modéliser la croissance de la feuille doit donc commencer et arrêter de croître à des temps finis. La fonction « Beta » répond à ce critère puisqu'elle est bornée et qu'elle atteint ses bornes contrairement aux autres fonctions qui sont asymptotiques. De même, la croissance d'une feuille commence lentement durant la phase de multiplication cellulaire puis accélère au fur et à mesure que les cellules s'allongent. Sur ce point, la fonction « Hyperbole » n'est pas réaliste puisque la vitesse de croissance de la feuille est maximale dès le début de la croissance foliaire.

Des régressions ont été effectuées, à l'aide de la procédure NLIN, entre les mesures de longueur de chaque feuille de l'expérience et les temps de réalisation de ces dernières suivant les différentes fonctions de croissance foliaire présentées précédemment (figure 11). La régression, suivant le modèle de la fonction « Chanter » est complexe. En effet, les significations des paramètres B et D sont confondus. Autrement dit, la valeur initiale d'estimation du paramètre B dépend de la valeur du paramètre D. Les autres fonctions ont des paramètres explicites donc les valeurs initiales d'estimations sont « simples » à trouver.

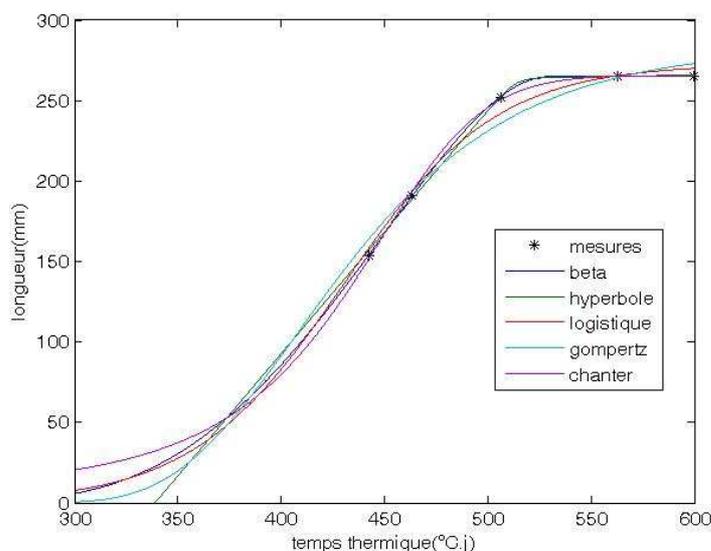


Figure 11 : courbes de croissance d'une feuille issues des régressions suivant les différents modèles.

Les estimations des paramètres des fonctions sont présentées dans le tableau 1. Les estimations des débuts de croissance des feuilles suivant la fonction Beta sont très hétérogènes (l'écart-type vaut 8.10^{15}). Cette hétérogénéité est due au manque de mesure de la croissance cachée (croissance à l'intérieur de la gaine). Pour obtenir, malgré cette hétérogénéité, une LED réaliste et réellement comparable, nous avons défini comme temps de début de croissance le temps d'atteinte de 2mm. Le choix de cette valeur est arbitraire. Les tailles finales de feuilles ne sont pas des paramètres estimés pour l'ajustement suivant la fonction Beta mais des valeurs directement issues des données de l'expérience. Pour les fonctions Hyperbole et Logistique, ces paramètres sont estimés. Nous observons une surestimation des tailles finales de feuilles en moyenne de 3mm pour l'ajustement suivant la fonction Hyperbole et de 13mm suivant la fonction Logistique.

modèle	Paramètres estimés										
	t_b	t_m	t_e	y_{max}^*	α	θ	t_0	y_0	k	D	B
Beta	-8.10^{14} $\pm 8.10^{15}$	419.8 ± 199.5	533.9 ± 214	278.2 ± 114.9	-	-	-	-	-	-	-
Hyperbole	301.3 ± 186.8	-	-	281.1 ± 116.4	1.37 ± 0.48	0.995 ± 0.008	-	-	-	-	-
Logistique	-	-	-	291.1 ± 121.2	-	-	-	1.62 ± 4.44	0.023 ± 0.006	-	-
Chanter	-	-	-	-	-	-	166.5 ± 170.5	8.9 ± 13.9	0.043 ± 0.047	0.003 ± 0.011	451 ± 148.8
Gompertz	-	-	-	-	-	-	246.6 ± 177.7	0.68 ± 1.87	0.1 ± 0.02	0.01 ± 0.005	-

Tableau 3 : Récapitulatif des valeurs des paramètres estimées par les régressions suivant les cinq fonctions. *Pour la fonction Beta, les valeurs du paramètre y_{max} ne sont pas estimées mais sont directement issues des données

Pour comparer les différents modèles, nous comparons sur l'ensemble des feuilles les sommes des carrés des erreurs (SSE). Ces SSE sont très variables entre les régressions suivant les différentes fonctions et vont de 7.10^{-28} à 4136. Le tableau 4 récapitule les moyennes des SSE des régressions suivant chaque fonction ainsi que le résultat du test de Tukey. Ce test nous indique que les moyennes des SSE du modèle « Beta » sont significativement inférieures à celles des autres modèles. Ce résultat montre la supériorité de la flexibilité de la fonction « Beta ».

Modèle	Moyenne	Tukey
Beta	44.106	A
Hyperbole	89.908	B
Chanter	176.430	C
Logistique	189.759	C
Gompertz	406.237	D

Tableau 4 : Test de Tukey sur les SSE de l'ensemble des régressions de chaque modèle.

Les tests de Tukey ont ensuite été réalisés sur les SSE des différents modèles pour chaque rang de feuille puis pour chaque traitement et enfin pour chaque génotype. Les résultats de ces tests, représentés dans le tableau 5, montrent que, dans la plupart des cas, il n'existe pas de différence significative entre les SSE des ajustements suivant les fonctions « Beta » et « Hyperbole ». La différence de qualité d'ajustement suivant ces deux fonctions n'est donc pas nette. De même, nous observons rarement de différence significative entre les qualités d'ajustements suivant les fonctions Chanter et Logistique. Enfin, les régressions réalisées sur la fonction Gompertz présentent des SSE significativement plus élevées pour chaque feuille, traitement et génotype. De ces précédentes observations, nous retiendrons une classification des fonctions selon leur qualité d'ajustement suivant trois groupes de fonction : le premier comportant les fonctions Beta et Hyperbole, le second composé des fonctions Chanter et Logistique et le dernier comportant la fonction Gompertz.

	Rang de feuille					Traitement lumineux			
	1	2	3	4	5	Témoin	Ombrage neutre	Ombrage vert	Sans Bleu
Beta	A	A	A	A	A	A	A	A	A
Hyperbole	B	A	A	A	A	A	A	B	B
Chanter	B	B	B	B	B	C	B	C	B
Logistique	B	B	B	B	C	B	B	C	C
Gompertz	C	C	C	C	D	D	C	D	D

	Génotype									
	Brée	Herbie	Ohio	Idole	PI504539	PI303014	L/G+570	L/G_2584	Tal+4822	R8490167
Beta	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
Hyperbole	B	A	A	A	A	A	B	A	A	A
Chanter	C	B	B	C	B	B	C	B	B	B
Logistique	D	B	B	B	A	B	C	B	B	B
Gompertz	E	C	C	C	B	C	D	C	C	C

Tableau 5 : Récapitulatif des tests de Tukey sur les SSE des différents modèles pour chaque rang de feuille, chaque traitement lumineux et chaque génotype.

Pour avoir une approche des qualités d'ajustement feuille par feuille, nous déterminons pour chacune d'elle la fonction dont la SSE de l'ajustement est la plus faible. La figure 12 représente la répartition suivant les fonctions des résultats obtenus. Pour 68% des feuilles, la régression suivant la fonction « Beta » a une SSE la plus petite. Ce pourcentage est très faible pour les fonctions telles que la fonction « Gompertz » (0%) et la fonction « Logistique » (2%). Nous observons également que pour environ un quart des feuilles, la régression suivant la fonction « Hyperbole » a une SSE inférieure à celle suivant la fonction « Beta ».

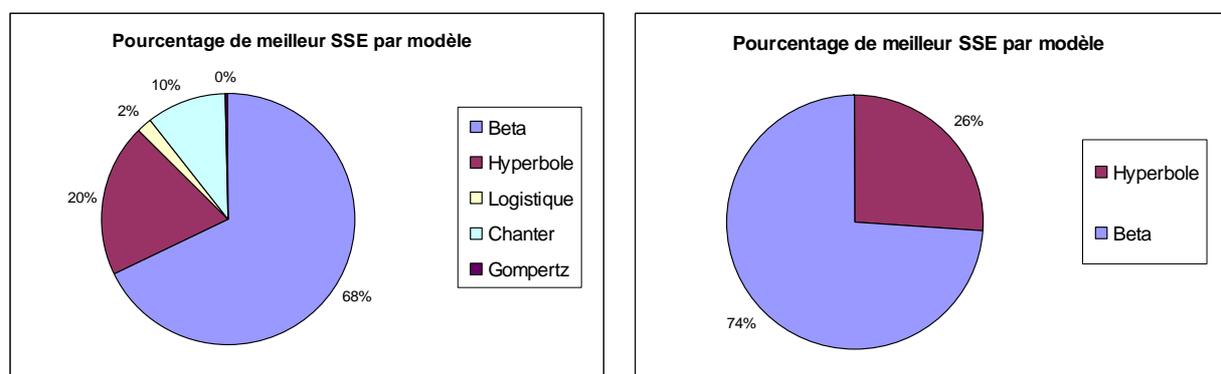


Figure 12 : Diagramme représentant les pourcentages de régressions, de chaque modèle, ayant une SSE plus petite que pour les autres modèles.

Le nombre de mesures de longueurs de feuilles en croissance n'est pas identique pour toutes les feuilles. La fonction beta est ajustée sur un plus grand nombre de points pour les feuilles ayant fait l'objet d'un nombre plus élevé de mesures. Cela entraîne souvent une SSE plus élevée. Pour comparer objectivement les différences de qualité de régression entre les rangs de feuilles, les traitements et les génotypes, nous comparons donc les moyennes des carrés des erreurs (MSE). Autrement dit, nous divisons chaque SSE par le nombre de mesures effectuées sur la feuille. Le test de Tukey sur ce comparateur (tableau 6) nous montre que la qualité d'ajustement des fonctions Logistique et Gompertz diminue au fur et à mesure que le numéro de la feuille augmente. Cette tendance est assez générale sauf pour la fonction Chanter où la qualité d'ajustement semble se stabiliser après la feuille 3. L'augmentation des SSE en fonction du rang de feuille peut être expliquée par l'augmentation des erreurs de mesure. En effet, les feuilles sont de plus en plus longues et elles sont souples donc de plus en plus difficiles à mesurer sans abimer la plante. Les erreurs de mesure augmentent donc au fur et à mesure que les numéros des feuilles augmentent. La qualité de l'ajustement suivant la fonction Chanter est peu influencée par les traitements lumineux et par les génotypes. Au contraire, les fonctions Logistique et Gompertz présentent des qualités d'ajustement très hétérogènes par rapport aux génotypes et aux traitements lumineux. Entre les ajustements suivant les modèles Beta et Hyperbole, l'hétérogénéité des valeurs de MSE semble assez proche avec tout de même une homogénéité de la qualité légèrement supérieure pour la fonction Beta.

		Beta	Hyperbole	Logistique	Chanter	Gompertz
Rang de feuille	Feuille 1	B	D	A	B	A
	Feuille 2	A	A	A	A	A
	Feuille 3	B	A B	B	A B C	B
	Feuille 4	A	B	C	C	C
	Feuille 5	C	C	D	C	C
Traitement lumineux	Témoin	A	A	A	A	A
	Ombrage neutre	B	B	B	A	B
	Ombrage vert	B	B	B	A	B
	Sans Bleu	C	C	C	A	C
génotype	Brée	B C D	E	G	B C	H
	Herbie	B C D	B C	C D	B C	C D
	Ohio	B C	B C D E	E	B C	E F
	Idole	A	A	A	A	A
	PI504539	B C D	B C D	B	B	B
	PI303014	A B	A B	B C	B C	B C
	L/G+570	C D	D E	E F	B C	F G
	L/G_2584	D	C D E	G	C	G H
	Tal+4822	B C	B C	D E	B C	D E
	R8490167	C D	B C D E	F G	C	F G

Tableau 6 : Récapitulatif des tests de Tukey sur les MSE sur les différents rangs de feuille, traitements lumineux et génotypes de chaque modèle.

Au vu des résultats précédents, nous observons que deux fonctions, Beta et Hyperbole, se distinguent des autres pour simuler la croissance foliaire. Nous effectuons donc une comparaison approfondie entre ces deux modèles. Cette comparaison est notamment réalisée sur les paramètres de croissance de la feuille tels que la LED et la LER ainsi que sur l'influence des erreurs de mesure sur la qualité des ajustements.

Comparaison entre les modèles « Beta » et « Hyperbole »

Les ajustements suivant les deux fonctions ne répondent pas de la même façon aux erreurs de mesure. En effet, nous avons simulé des erreurs de mesure en modifiant légèrement quelques mesures réalisées sur une feuille avant de ré-effectuer les ajustements. Le résultat obtenu n'est pas identique selon le choix des mesures modifiées. En effet, la modification d'une mesure au niveau de l'émergence de la feuille entraîne une variation importante du temps de début de croissance et également, par définition, de la LED pour la fonction « Beta ». La même modification a très peu d'influence sur les paramètres de la fonction « Hyperbole ». Cependant, l'estimation de la longueur finale de la feuille est sensible aux erreurs de mesure commises durant la phase de ralentissement de la croissance pour cette dernière fonction.

Pour comparer la justesse de l'ajustement de la croissance dans la gaine, nous comparons les courbes des ajustements jusqu'au temps d'émergence avec la courbe de croissance en phase 0 présentée dans le contexte (figure 13). De par la forme des courbes, la fonction « Beta » représente mieux la croissance dans la gaine. En effet, malgré le manque de mesure dans la gaine, l'ajustement de la fonction « Beta » permet d'obtenir une croissance pré-émergence réaliste par rapport à l'ajustement effectué sur des mesures dans des gaines. Les LED issues de cette dernière fonction sont donc proches de la réalité.

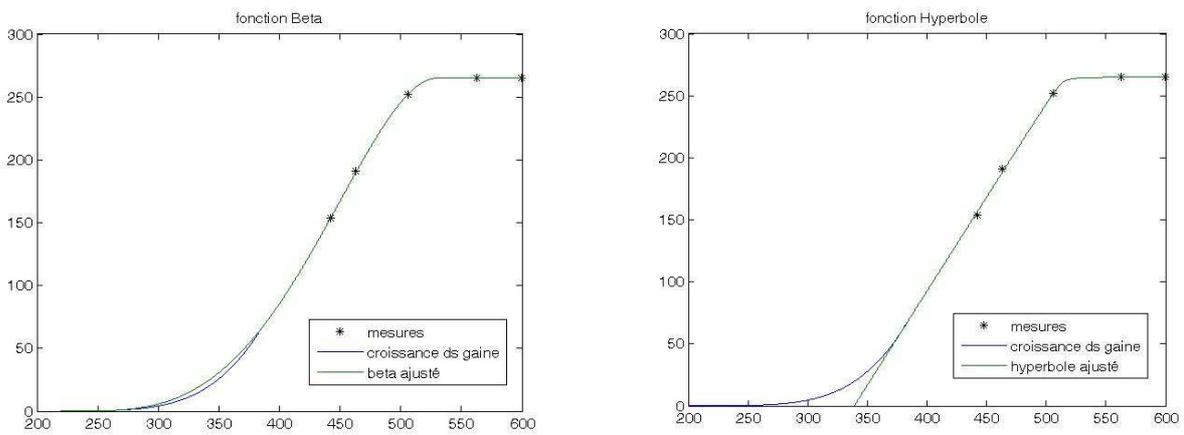


Figure 13 : Graphiques contenant les points de mesure réalisés sur une feuille 4, les courbes des ajustements sur ces points et la courbe de croissance dans la gaine (voir contexte).

En comparant les LED des deux modèles, nous observons l'absence de corrélation linéaire entre eux (figure 14 ; $R^2=0.57$). Ce manque de corrélation peut s'expliquer parce que certaines erreurs de mesure influence la LED de la fonction « Beta » et d'autres la LED de la fonction « Hyperbole » comme expliqué ci-dessus.

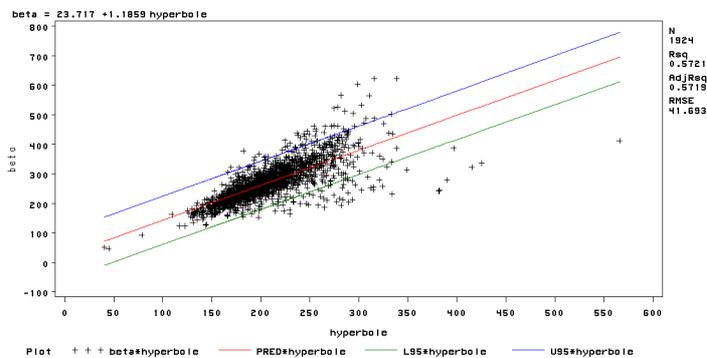


Figure 14 : Régression linéaire entre les LED issues des ajustements suivant les fonctions « Beta » et « Hyperbole »

Les LER des ajustements suivant les deux modèles sont comparables, comme le montre le résultat de la régression linéaire réalisée entre les LER qui explique 95 % des variations (figure 15). Les LER des ajustements suivant la fonction « Beta » sont supérieurs de 0.10 mm.(°C.j)⁻¹ aux LER suivant le modèle « Hyperbole ».

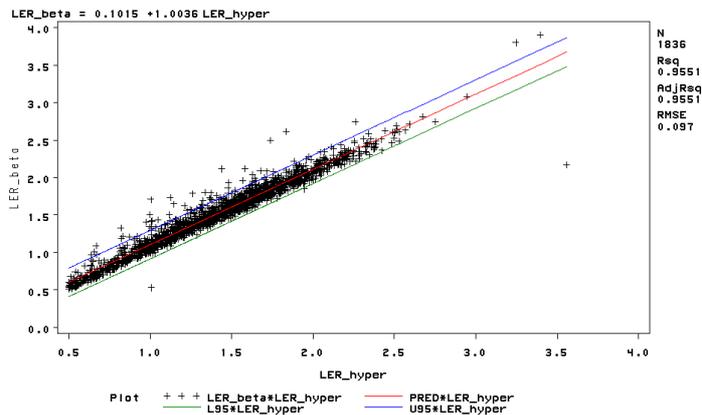


Figure 15 : Régression linéaire entre les LER issues des ajustements suivant les fonctions « Beta » et « Hyperbole »

Conclusion :

Parmi les différentes fonctions présentées, La fonction « Beta » est la seule à être biologiquement réaliste. De plus, ces paramètres explicites permettent une paramétrisation de l'ajustement très simple. Le manque des valeurs de croissance des feuilles dans la gaine entraîne un ajustement du temps de début de croissance assez aléatoire. Cependant, la comparaison des sommes des carrés des erreurs montre une meilleure flexibilité de la fonction « Beta » par rapport aux autres. Cela explique la multitude de modélisations réalisées avec cette fonction (Jame *et al.*, 1998 ; Setiyono *et al.*, 2010 ; Yin *et al.*, 1995) .

Nous pouvons donc conclure que malgré des défaillances de la régression suivant la fonction Beta dues au manque des mesures dans la gaine, elle est la plus à même de répondre aux attentes de la modélisation ainsi que de la simulation des croissances foliaires.

B. Effets de la variabilité génétique et lumineuse sur la morphogenèse

Le rang de feuille a évidemment une influence sur les variables telles que la taille finale de feuille (Y_{max}), la taille finale de la gaine (L_{gaine}), la taille finale du limbe (L_{limbe}), la LED, la LED et la proportion de gaine dans la feuille (Prop_gaine). Pour comprendre l'influence du traitement

lumineux et des génotypes sur la morphogénèse, il faut focaliser l'étude des variances des variables sur un seul rang de feuille. L'analyse des variances par feuille, avec comme facteurs : bloc, traitement, génotype et leurs interactions, effectuée sur l'ensemble des variables montre que les variables des feuilles de rang 3, 4 et 5 sont mieux expliquées par le modèle que celles des feuilles de rang 1 et 2. Si nous prenons l'exemple de la LER, les variations entre traitements ou entre génotypes sont nettement inférieures sur les feuilles f1 et f2 ($R^2 = 68$ et 73%) que sur les feuilles f3, f4 et f5 ($R^2 = 82\%$).

Nous décidons donc d'analyser les variabilités génétique et lumineuse sur les feuilles 4 (tableau 7). Le bloc n'a pas d'influence sur l'ensemble des variables. Cela prouve l'homogénéité entre les deux blocs. Nous disposons donc de 10 répétitions de chaque génotype pour chaque traitement (voir matériel et méthode).

	Ymax ¹	Lgain ¹	Llimbe ¹	LED ¹	LER ¹	Prop_gaine ¹	Nb_talles ²
Traitement	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.0185	<0.001
Génotype	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Trait*Géno	0.0110	0.0008	0.0130	0.3153	0.0483	0.0072	<0.001
Bloc	0.1354	0.1403	0.0689	0.3062	0.0975	0.3389	0.9788
R ² modèle	0.84	0.81	0.84	0.57	0.82	0.79	0.78

Tableau 7 : Résultats de l'analyse de variances des variables des feuilles 4 (¹) ou des plantes entières (²) suivant les facteurs bloc, traitement, génotype et leurs interactions.

Les variations des LED sont mal représentées par le modèle ($R^2=0.57$). Cela montre qu'il existe une variabilité de LED entre les plantes d'un même génotype subissant un même traitement lumineux. Cette variabilité peut être expliquée par les erreurs d'estimation des LED expliquées précédemment. De plus, les ombrages des plantes voisines peuvent également être à l'origine de ces variations. Certaines études font le même constat puisqu'elles montrent que la variabilité génétique est corrélée avec la LER plutôt qu'avec la LED (Ghesquière *et al.*, 1994 ; Bahami *et al.*, 2000).

L'analyse des variances des variables montrent que les variables, sauf la LED, sont bien expliquées par le modèle. Nous cherchons donc à déterminer les effets, sur les différentes variables, des variabilités des facteurs génotype, traitement lumineux et leur interaction.

Effets des géotypes

Les géotypes présentent des caractéristiques morphologiques très contrastées (Tableau 8). Le géotype "Idole" a une morphogenèse nettement différente des autres géotypes. En effet, il présente des feuilles significativement plus courtes et une proportion de gaine dans la feuille significativement supérieure aux autres géotypes. Cette observation était attendue puisque ce géotype est issu d'une variété de type gazon.

Les différences de proportion de gaine observée entre les géotypes "L/G+570" et "L/G-2584" est significative. En effet, ces géotypes n'ont pas des tailles de feuille différentes cependant le géotype "L/G+570" a une proportion de gaine parmi les plus petites et le géotype "L/G-2584" en a une parmi les plus grandes (sans tenir compte de la proportion pour le géotype "Idole").

Les géotypes "Brée", "Herbie" et "Ohio" ont de grandes feuilles avec une proportion de gaine faible. De plus, leur vitesse d'allongement est grande. Ces observations expliquent l'utilisation de ces géotypes dans les fourrages. En effet, leur grande vitesse d'allongement permet une repousse rapide entre deux fauches.

	Ymax	Lgaine	Llimbe	LED	LER	Prop_gaine	Nb_talles
Brée	394.97(F)	90.53(D)	304.43(F)	333.50(BC)	1.78(D)	0.230(A)	34.6(B)
Herbie	343.53(DE)	80.41(BC)	263.11(DE)	261.18(A)	1.82(D)	0.237(AB)	22.8(B)
Ohio	376.28(EF)	88.67(CD)	287.60(EF)	255.51(A)	2.08(E)	0.236(AB)	36.4(CD)
Idole	106.05(A)	40.53(A)	65.51(A)	246.97(A)	0.57(A)	0.383(E)	32.6(C)
PI 504539	196.06(B)	49.31(A)	146.74(B)	259.16(A)	1.02(B)	0.252(BC)	11.6(A)
PI 303014	288.53(C)	76.52(B)	212.00(C)	264.38(A)	1.54(C)	0.266(CD)	21.4(B)
L/G+570	366.64(DEF)	86.74(CD)	279.89(DEF)	274.69(A)	1.94(DE)	0.236(AB)	55.1(E)
L/G-2584	396.20(F)	112.90(E)	283.30(EF)	312.10(B)	1.87(D)	0.282(D)	44.5(D)
Tal+4822	338.03(D)	85.50(BCD)	252.52(D)	258.95(A)	1.88(D)	0.253(BC)	33.0(C)
RGA 8490	376.30(EF)	105.42(E)	270.87(DE)	352.14(C)	1.57(C)	0.280(D)	15.2(AB)

Tableau 8: Tableau récapitulatif des moyennes de chaque variable suivant les différents géotypes. Les lettres entre parenthèses sont les résultats du test de Tukey comparant les moyennes de chaque variable.

Effets du traitement lumineux

La qualité et la quantité de lumière a une influence sur la morphogenèse du ray-grass anglais (tableau 7). En comparant les résultats des traitements « Témoin » et « Ombrage vert », nous observons qu'un ombrage végétal entraîne une augmentation significative de l'ensemble des variables de croissance des feuilles et une diminution du tallage (tableau 9). Ce résultat est similaire à celui observé dans la compétition pour la lumière dans un peuplement. La proportion

de gaine dans la feuille est la seule variable pour laquelle cette augmentation n'est pas significative. De plus, les variations de cette variable suivant les différents traitements lumineux sont beaucoup moins importantes que celles suivant les différents génotypes.

Les variations de l'ensemble des variables semblent correspondre aux variations de la lumière bleue (Tableau 1). En effet, en comparant les traitements « Ombrage vert » et « Sans bleu », nous observons une augmentation de l'ensemble des paramètres alors que le rapport RC/RS augmente. Cette observation est identique pour le PAR entre les traitements « Ombrage neutre » et « Ombrage vert ». Cela montre que même si le rapport RC/RS et le PAR ont une influence sur la morphogenèse du ray-grass, la lumière bleue modifie beaucoup plus la morphologie de ces plantes.

Des études menées sur le tallage ont montré que le tallage est influencé par les tailles finales des feuilles (Skinner *et al.*, 1994) ainsi que par le rapport RC/RS (Casal *et al.*, 1990 ; Gautier *et al.*, 1998). L'analyse des nombres de talles de l'expérience vont dans le sens de ces études. En effet, la comparaison des traitements « Ombrage neutre » et « Sans bleu » montre que l'augmentation des longueurs de feuilles (due à la diminution de la lumière bleue) entraîne une diminution significative du nombre de talles. Cependant, entre les traitements « Ombrage vert » et « Sans bleu », nous observons également une augmentation des longueurs de feuilles alors qu'il n'existe pas de différence significative au niveau du nombre de talles. Ce manque de différence significative s'explique par une augmentation du rapport RC/RS entre ces traitements qui compense l'effet des longueurs de feuilles.

	Ymax	Lgaine	Llimbe	LED	LER	Prop_gaine	Nb_talles
Témoin	244.91 (A)	63.66 (A)	181.25 (A)	247.12 (A)	1.39 (A)	0.25365 (A)	57.4 (C)
Ombrage neutre	301.29 (B)	75.86 (B)	225.42 (B)	289.57 (B)	1.50 (B)	0.25463 (A)	26.3 (B)
Ombrage vert	340.88 (C)	87.12 (C)	253.76 (C)	279.44 (B)	1.74 (C)	0.25491 (A)	21.7 (A)
Sans bleu	392.07 (D)	102.01 (D)	290.06 (D)	313.03 (C)	1.82 (C)	0.26257 (B)	18.6 (A)

Tableau 9 : Tableau récapitulatif des moyennes de chaque variable suivant les différents traitements lumineux. Les lettres entre parenthèses sont le résultat du test de Tukey comparant les moyennes de chaque variable.

Effets de l'interaction traitement*génotype

L'interaction traitement*génotype a une influence sur l'ensemble des caractères morphologiques du ray-grass, sauf sur la LED. Cette influence est plus faible que celle des génotypes et des traitements lumineux. Les génotypes ne réagissent pas de la même manière aux différents traitements lumineux. Pour observer ces différentes réactions, la figure 16 récapitule

sur six graphiques (un graphique par variable) les valeurs moyennes des variables de chaque génotype en fonction des traitements lumineux.

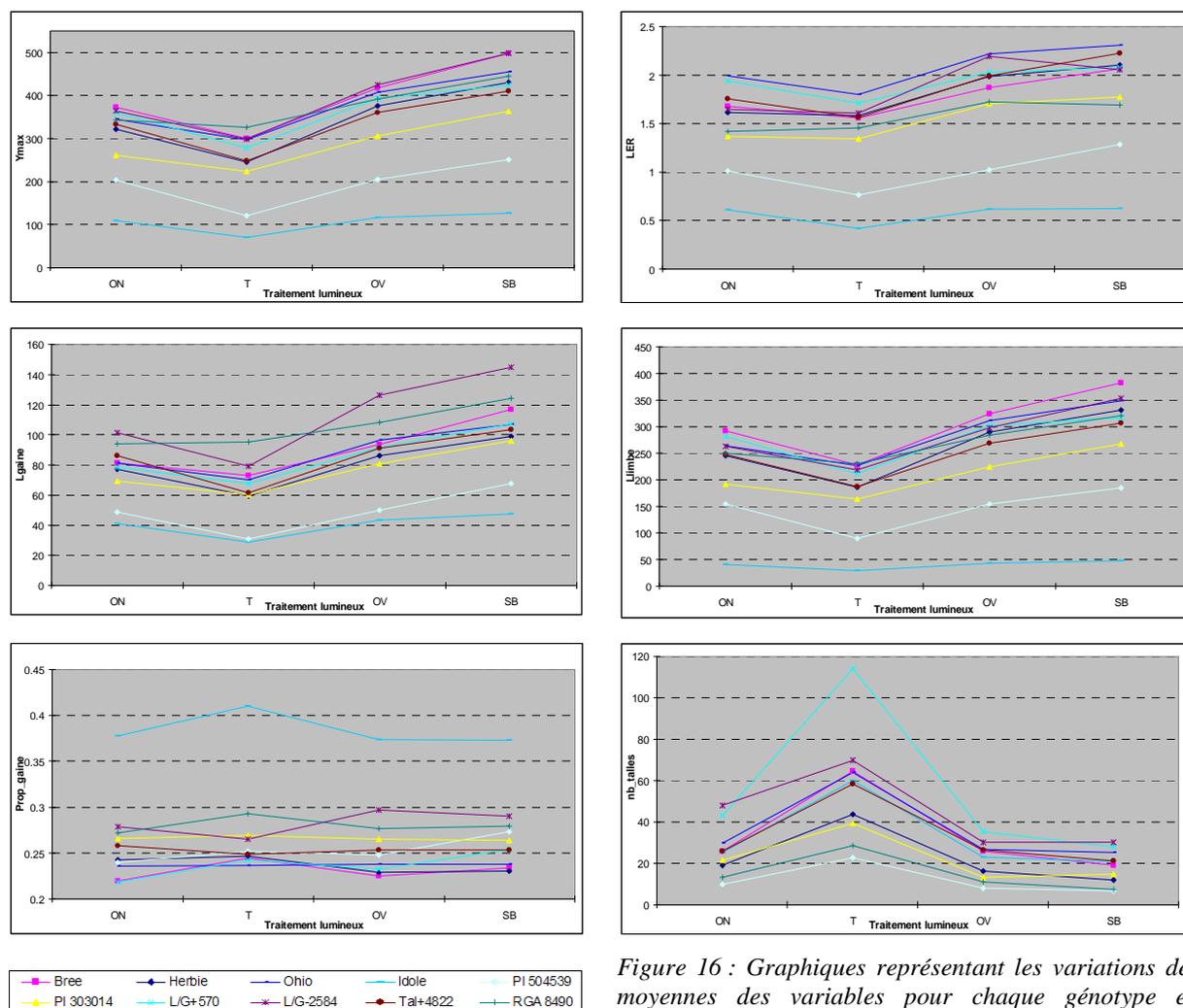


Figure 16 : Graphiques représentant les variations des moyennes des variables pour chaque génotype en fonction des différents traitements lumineux

Le génotype "RGA8490" répond différemment aux autres génotypes à la diminution de la quantité de lumière (comparaison entre les traitements « témoin » et « ombrage neutre »). En effet, cette diminution entraîne chez ce génotype une diminution de la taille de la gaine alors que les tailles de ces feuilles restent stables.

Les proportions de gaine ont des sensibilités aux traitements lumineux très différentes suivant les différents génotypes. En effet, certains génotypes tels que "Ohio", "PI 303014" et "Tal+4822" ont des proportions de gaine très peu sensibles aux traitements. Les autres génotypes ont des proportions de gaine qui semblent être liées aux variations du PAR avec une proportion plus

élevée pour le traitement témoin. Le génotype "L/G-2584" réagit complètement différemment à la lumière au niveau de cette proportion. En effet, les variations de ses proportions de gaine semblent correspondre aux variations du rapport RC/RS avec notamment une augmentation importante de la proportion entre les traitements "témoin" (RC/RS=1.1) et "ombrage vert" (RC/RS=0.32). Cette forte augmentation n'est pas liée à la taille des limbes, ses variations entre les traitements sont identiques aux autres génotypes, mais elle est liée à une forte augmentation de la taille des gaines.

Corrélation entre les variables

Après cette analyse de variance sur les variables caractéristiques de la morphogenèse aérienne du ray-grass anglais et la comparaison des moyennes selon les génotypes, les traitements et leurs interactions, nous avons procédé à une étude des corrélations pour déceler les liens existants entre les variables.

La corrélation linéaire entre les tailles finales des feuilles et leur durée d'élongation est très faible (figure 17(A) ; $R^2=0.37$). Cette mauvaise corrélation peut être expliquée par les difficultés susdites à estimer les LED. En revanche, la corrélation entre les tailles de feuilles et les LER est forte (Figure 17(B) ; $R^2=0.78$).

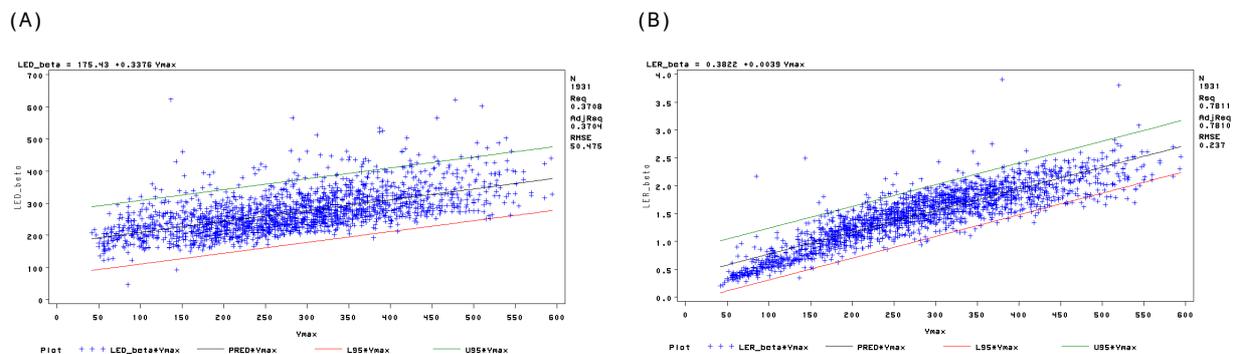


Figure 17 : Graphiques des régressions linéaires réalisées entre les tailles finales de feuilles et (A) les LED et (B) les LER.

Malgré la variabilité génétique et environnementale, l'évolution des tailles de gaine est identique pour toutes les plantes de l'expérience (Figure 18 ; $R^2=0.92$). Les gaines augmentent en moyenne de 7mm entre deux rangs de feuille.

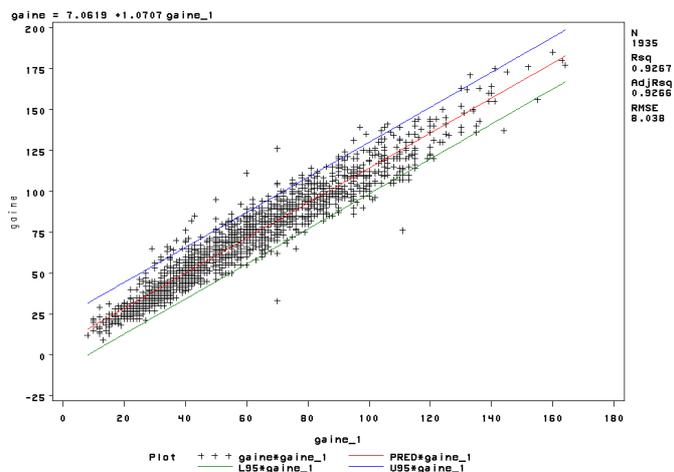


Figure 18 : Graphique de la régression linéaire réalisé entre les tailles de gaine des feuilles de rang n et les tailles de gaine des feuilles du rang précédent.

Dans le modèle L-OLIOAM, les tailles finales de feuilles sont liées par la fonction « Potentiel » au temps de croissance dans la gaine donc à la taille de la gaine précédente. La comparaison entre les tailles finales de feuilles et les tailles de gaine du rang inférieur montre bien qu’il existe un lien entre les deux. Ce lien a déjà été observé sur un génotype par Lestienne (2002). Cependant, La relation entre ces deux paramètres n’est pas identique pour chaque génotype. En effet, sur la figure 19, nous observons que la relation entre les tailles de feuilles et les tailles de gaine du rang inférieur du génotype Idole est très différente de celles des autres génotypes.

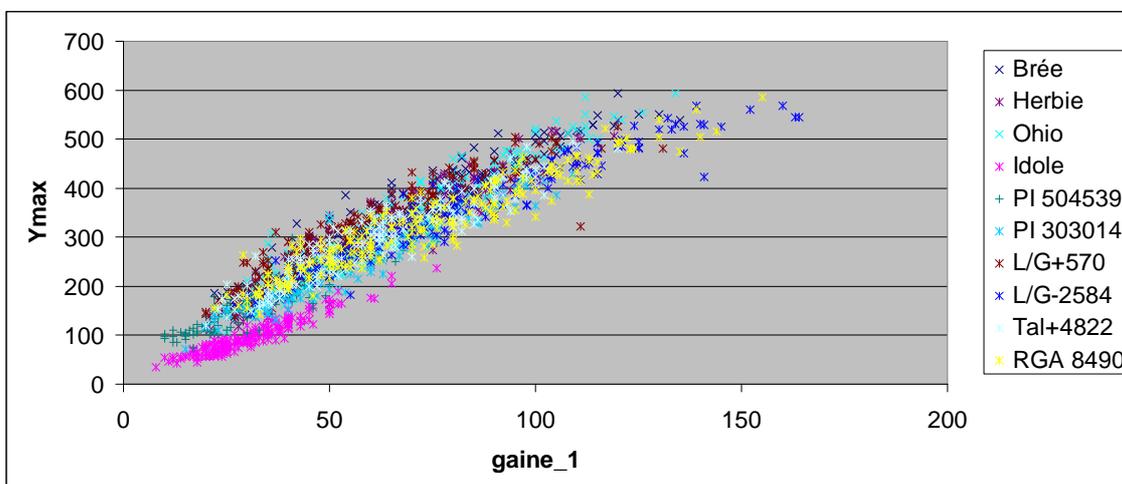


Figure 19 : Graphique représentant les tailles finales des feuilles en fonction des tailles des gaines des feuilles précédentes pour chaque génotype.

Contrairement aux génotypes, les traitements lumineux influencent peu la relation entre ces deux paramètres. En effet, nous n’observons pas de traitement, contrairement aux génotypes, dont la relation se distingue des autres traitements sur la figure 20.

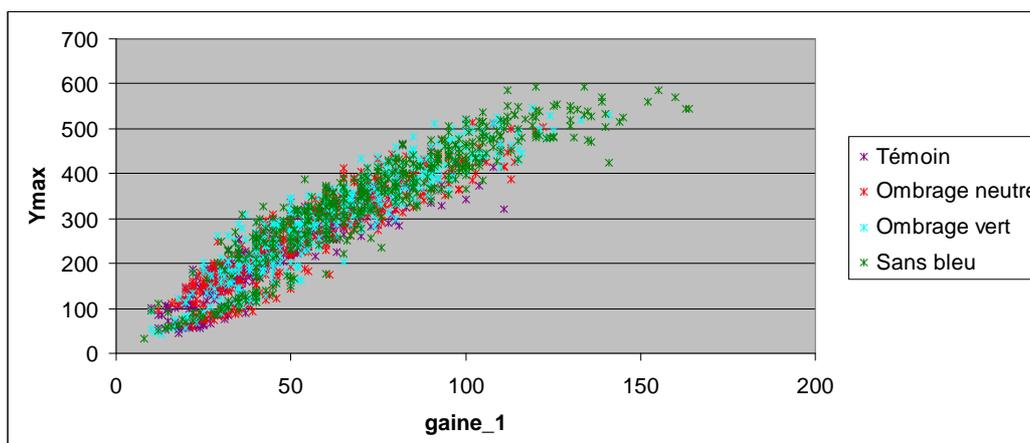


Figure 20 : Graphique représentant les tailles finales des feuilles en fonction des tailles des gaines des feuilles précédentes pour chaque traitement.

Les différentes analyses réalisées sur les données de l’expérience montrent une forte influence des variabilités génétique et environnementale sur la morphogenèse aérienne du ray-grass anglais. Pour ré-effectuer cette expérience avec le modèle L-OLIOAM, il faut donc dans un premier temps intégré dans ce modèle les variabilités susdites.

Intégration des variabilités génétique et environnementale dans le modèle

Pour simuler la morphogenèse aérienne d’un ray-grass anglais, le modèle a besoin uniquement de sa fonction « Potentiel ». Les paramètres de cette fonction sont estimés par une régression non linéaire réalisée entre les tailles finales de feuilles et la durée de croissance des feuilles dans les gaines des feuilles précédentes. Le tableau 10 récapitule les moyennes et les écart-types des estimations de chaque paramètre de la fonction Potentiel de l’ensemble des plantes de l’expérience. Les paramètres T_{01} et T_{02} semblent être très proches car leur moyenne et leur écart-type sont quasi identiques.

	k_1	k_2	T_{01}	T_{02}	L
Moyenne	0.008166	0.005792	7080.977	7067.709	10.60337
Ecart-type	0.006953	0.0127	21212.69	21200.15	57.76453

Tableau 10 : Récapitulatif des moyennes et des écart-types des paramètres estimés de la fonction Potentiel de l’ensemble des plantes de l’expérience

Dans le but d’introduire les variabilités dans le modèle, nous observons l’influence des génotypes, des traitements lumineux et de leurs interactions sur les paramètres de la fonction Potentiel. Le tableau 11 présente les résultats des analyses des variances de chacun des

paramètres suivant les facteurs génotype, traitement et leurs interactions. Ces résultats montrent que les variations génétique et environnementale expliquent très mal les variations des paramètres (les coefficients de corrélation sont compris entre 0.09 et 0.23).

	k ₁	k ₂	T ₀₁	T ₀₂	L
Traitement	0.0260	0.3614	<0.0001	<0.0001	0.9087
Génotype	<0.0001	0.0022	0.0435	0.0442	0.2372
Traitement*geno	0.4897	0.0022	0.0273	0.0268	0.6007
R ² modèle	0.23	0.19	0.19	0.19	0.09

Tableau 11 : Résultats de l'analyse de variances des paramètres estimés de la fonction Potentiel suivant les facteurs traitement, génotype et leurs interactions.

Ce manque de corrélation entre les variations des paramètres de la fonction Potentiel et les variabilités de génotype et de traitement lumineux peuvent s'expliquer par des mauvaises estimations des paramètres. En effet, pour chaque plante, nous disposons de peu de feuilles dont nous avons les mesures de leur taille finale ainsi que la taille de la gaine de la feuille précédente. Pour combler ce manque de données, nous faisons l'hypothèse suivante : « La fonction Potentiel est identique pour toutes les plantes du même génotype et subissant le même traitement lumineux ».

Nous avons donc estimé à nouveau les paramètres des fonctions Potentiel en réalisant des régressions sur les données issues des plantes ayant le même génotype et subissant le même traitement lumineux. Les moyennes et les écart-types des paramètres de la fonction Potentiel estimés par régression sont récapitulés dans le tableau 12. Ces moyennes sont assez proches de celles du tableau 10 pour les paramètres k₁ et k₂. Cependant, pour les autres paramètres, nous observons une nette diminution.

	k ₁	k ₂	T ₀₁	T ₀₂	L
Moyenne	0.009528	0.006133	963.4875	943.0325	4.606658
Ecart-type	0.004734	0.006043	1156.894	1175.355	9.191787

Tableau 12 : Récapitulatif des moyennes et des écart-types des paramètres estimés de la fonction Potentiel de l'ensemble des plantes de l'expérience

Les résultats des analyses des variances des paramètres de ces fonctions, résumés dans le tableau 13, sont différents de ceux observés précédemment. Nous observons que les variations des paramètres sont mieux expliquées par les variations de génotype et de traitement lumineux (les coefficients de corrélation sont compris entre 0.32 et 0.82). Les traitements lumineux n'ont pas d'influence sur les paramètres de la fonction Potentiel.

	k_1	k_2	T_{01}	T_{02}	L
Traitement	0.4847	0.2822	0.1960	0.1717	0.8324
Génotype	0.0005	0.0008	<0.0001	<0.0001	0.25
R ² modèle	0.64	0.63	0.82	0.82	0.32

Tableau 13 : Résultats de l'analyse de variances des paramètres estimés de la fonction Potentiel suivant les facteurs traitement, génotype et leurs interactions.

Dans la suite de l'étude, notamment pour la simulation, nous prendrons les paramètres de la fonction « Potentiel » estimés par les régressions réalisées sur chacune des plantes. En effet, les plantes simulées avec les paramètres de la fonction « Potentiel » estimés selon la deuxième méthode ont une morphogenèse identique si elles ont le même génotype et subissent le même traitement lumineux. Ce manque de variabilité ne permet pas de comparer les sorties du modèle avec les données de l'expérience à l'échelle macroscopique, notamment au niveau des séries foliaires.

Conclusion

La morphogenèse aérienne du ray-grass anglais est influencée par les variations génétiques et par la lumière. Pour introduire la variabilité génétique et la variabilité de la lumière dans le modèle, il est indispensable d'avoir un jeu de données conséquent. En effet, la réalisation de la régression pour estimer les paramètres de la fonction Potentiel demande de nombreuses données. De plus, le fonctionnement du modèle avec cette fonction ne permet pas d'introduire des paramètres directement liés au génotype et au traitement lumineux. Autrement dit, le modèle ne peut pas simuler la croissance d'une plante en sachant uniquement de quel génotype il s'agit et quel traitement lumineux il subit. En effet, pour réaliser la simulation de croissance d'une plante, il faut réaliser des mesures sur celle-ci.

C. Comparaison à l'échelle macroscopique

Les variabilités génétique et dues aux traitements lumineux étant introduites dans le modèle, nous réalisons les simulations de croissance de l'ensemble des plantes de l'expérience sur le logiciel L-studio. Les sorties des simulations nous permettent de comparer les résultats du modèle avec les données à l'échelle macroscopique, notamment au niveau des croissances des séries foliaires ainsi qu'au niveau du tallage.

Cinétique de croissance des séries foliaires

Nous disposons des mesures de longueur, au cours du temps, des cinq premières feuilles en croissance de chaque plante de l'expérience. Pour comparer ces mesures avec les sorties du modèle, il faut synchroniser le temps de l'expérience avec celui de la simulation. En effet, le temps de début de l'expérience est le temps de réalisation de la coupe (voir Matériels et Méthodes). Cependant, pour la simulation, le temps de début est le temps où la graine germe. Pour synchroniser les données avec la simulation, nous choisissons de faire correspondre le temps de la première mesure de la première feuille de la série foliaire avec le temps d'atteinte de cette mesure par la simulation. La figure 21 présente un des résultats obtenu après synchronisation du temps.

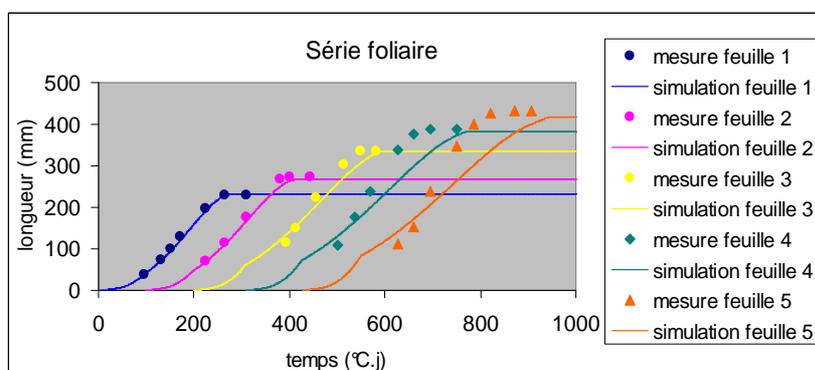


Figure 21 : Graphique représentant les mesures effectuées sur une série foliaire lors de l'expérience ainsi que la simulation de cette dernière par le modèle.

Cette synchronisation ne peut pas, pour des raisons techniques, être automatisée. Par manque de temps, nous n'avons pas pu l'effectuer sur l'ensemble des plantes de l'expérience. Pour comparer les séries foliaires simulées et celles de l'expérience en fonction de la variabilité génétique, nous décidons d'observer cette variabilité dans le cadre du traitement lumineux « Témoin ». Ensuite, cette comparaison en fonction de la variabilité des traitements lumineux sera observée sur le génotype « Brée ».

Sur l'ensemble des observations réalisées, la simulation a tendance à trop rallonger le temps de croissance des feuilles. Cela peut s'expliquer par une mauvaise estimation de la LED par l'équation 2 (Contexte).

Les concordances entre les mesures et les sorties du modèle au niveau des séries foliaires ne sont pas identiques pour tous les génotypes. La figure 22 présente trois séries foliaires de trois génotypes différents. Les sorties du modèle des séries foliaires du génotype L/G+570 correspondent bien aux mesures. Seule l'estimation de la durée d'allongement des feuilles en

phase 1 est trop élevée. Les séries foliaires simulées du génotype "Brée" ont des phyllochrones (durée séparant l'apparition de deux feuilles successives) légèrement inférieurs à ceux observés lors de l'expérience. A contrario, les séries foliaires simulées du génotype "L/G-2584" ont des phyllochrones supérieurs à ceux observés lors de l'expérience.

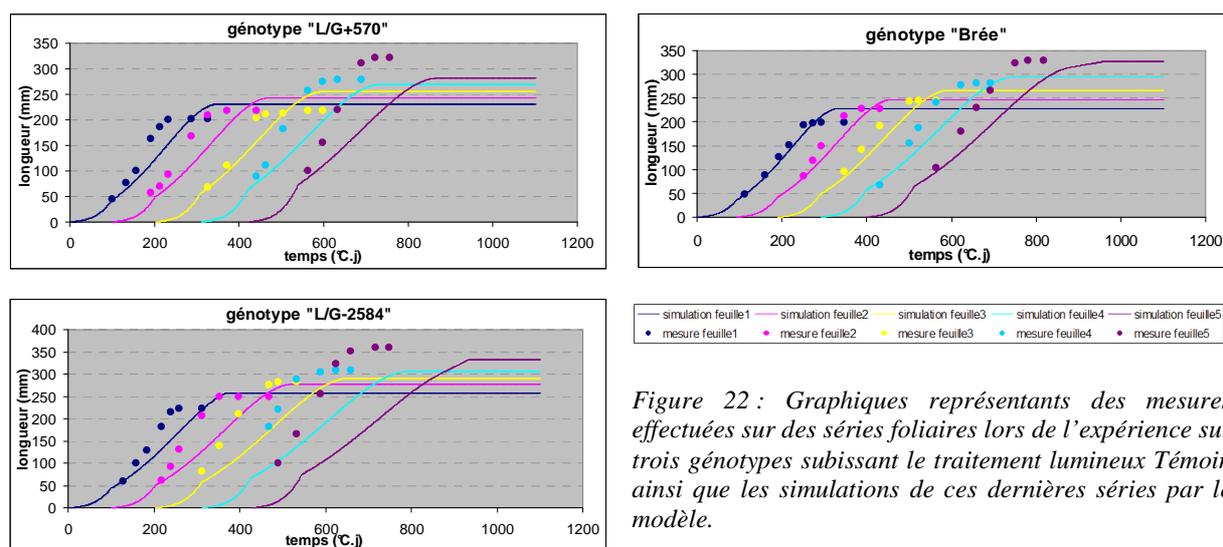


Figure 22 : Graphiques représentant des mesures effectuées sur des séries foliaires lors de l'expérience sur trois génotypes subissant le traitement lumineux Témoin ainsi que les simulations de ces dernières séries par le modèle.

Les différences entre les phyllochrones des séries foliaires simulées et des mesures sont plus ou moins élevées selon les traitements lumineux. La figure 23 présente quatre séries foliaires de quatre clones du génotype "Brée" subissant chacun un traitement lumineux différent. En comparant les simulations des séries foliaires et les mesures, nous observons que les phyllochrones ne sont pas identiques pour tous les traitements lumineux. En effet, les phyllochrones augmentent lorsque les clones passent du traitement "Témoin" au traitement "Ombrage neutre" puis au traitement "Ombrage vert" et enfin au traitement "Sans bleu". Les simulations des séries foliaires des clones du génotype "Brée" ont des phyllochrones légèrement supérieurs à ceux des mesures pour le traitement "Témoin". Cette observation est inversée pour le traitement "Ombrage neutre" puisque les phyllochrones des simulations sont inférieurs à ceux de l'expérience. Cette infériorité augmente pour les traitements "Ombrage vert" et "Sans bleu".

Ces différences importantes de phyllochrones selon les traitements peuvent s'expliquer par une influence de la lumière sur la croissance de la feuille en phase 0 (croissance dans la gaine). En effet, la qualité de lumière, notamment au niveau de la lumière bleue, affecte les processus de division et d'élongation cellulaire du ray-grass anglais (Verdenal, 2004). Or, la croissance dans la

gaine est directement issue des ces deux processus puisque nous supposons que le processus de division cellulaire s'arrête au moment de l'émergence de la feuille.

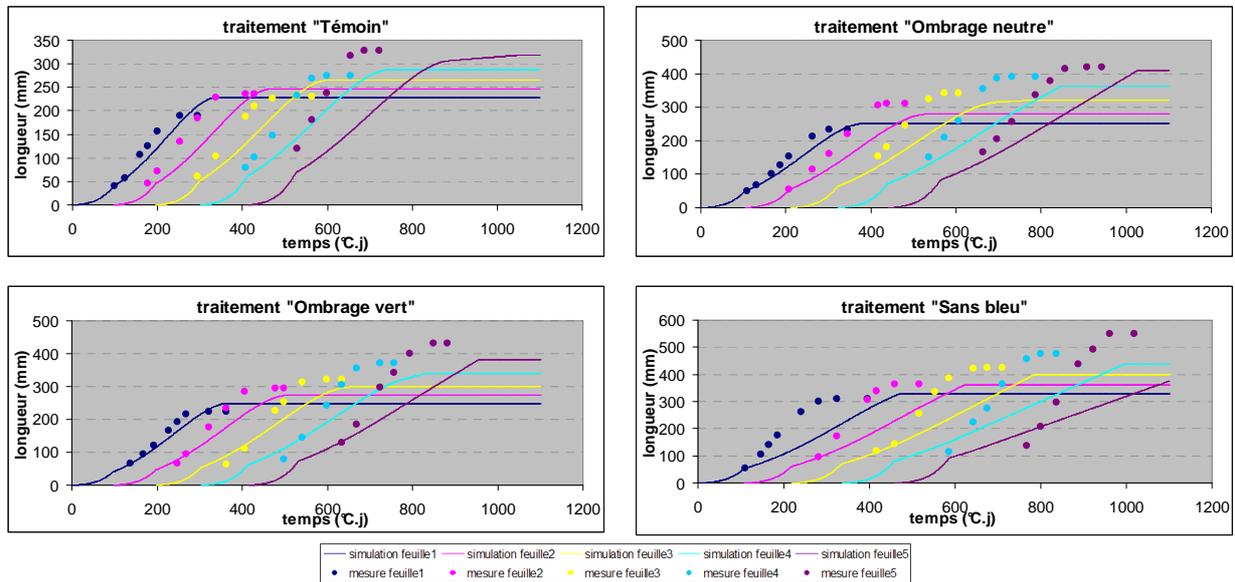


Figure 23 : Graphiques représentant des mesures effectuées sur des séries foliaires lors de l'expérience sur quatre clones du génotype "Brée" subissant chacun un traitement lumineux différent ainsi que les simulations de ces dernières séries par le modèle.

Tallage

La comparaison du tallage entre la simulation et l'expérience est effectuée entre le nombre de talles de chaque plante au temps 582°C.j pour l'expérience et au temps 500°C.j pour la simulation. Ces temps sont choisis arbitrairement puisque nous remarquons qu'à ces temps les différences de tallage entre les génotypes et les traitements lumineux sont nettes. Autrement dit, à ces temps, nous pouvons observer l'influence sur le tallage des variabilités génétique et des traitements lumineux.

	Nb_talles
Traitement	<0.001
Génotype	<0.001
Trait*Géno	0.3351
R ² modèle	0.65

Tableau 14 : Résultats de l'analyse de variances des nombres de talles issues de la simulation des plantes de l'expérience suivant les facteurs traitement, génotype et leurs interactions.

Les variations des nombres de talles issues des simulations des plantes de l'expérience sont expliquées à 65% par les variabilités génétique et de la lumière (tableau 14). Ce pourcentage

d'explication est inférieur à celui observé sur les nombres de talles mesurés lors de l'expérience (tableau 7 : 78%). De plus, les interactions entre les génotypes et les traitements lumineux n'ont pas d'influence sur le nombre de talles simulés. Cela contredit les analyses des données de l'expérience.

	expérience		modèle	
	Nb talles	Test de Tukey	Nb talles	Test de Tukey
Témoin	57.4	C	50.6	C
Ombre neutre	26.3	B	46.2	B C
Ombre vert	21.7	A	39.6	A B
Sans bleu	18.6	A	34.7	A

Tableau 15 : Récapitulatif des résultats des analyses de variances réalisées entre les traitements lumineux.

Le tableau 15 récapitule les résultats des analyses de variances entre les traitements des nombres de talles observés en sortie des simulations du modèle et observés lors de l'expérience. L'ordre du nombre de talles en fonction des traitements lumineux est identique pour l'expérience et la simulation. Cependant, la variabilité du nombre de talles est inférieure en sortie du modèle. En effet, les moyennes des nombres de mesure par traitement effectués sur les données de l'expérience varient de 18.6 talles pour le traitement "Sans bleu" à 57.4 talles pour le traitement "Témoin" alors que ces variations de moyenne en sortie de simulation est de 34.7 talles pour le traitement "Sans bleu" à 50.6 talles pour le traitement "Témoin".

	expérience		modèle	
	Nb talles	Test de Tukey	Nb talles	Test de Tukey
Brée	34.6	B	34.9	A B
Herbie	22.8	B	49.6	A B C
Ohio	36.4	C D	46.4	A B C
Idole	32.6	C	126.9	D
PI 504539	11.6	A	72.0	C
PI 303014	21.4	B	59.2	B C
L/G+570	55.1	E	25.2	A
L/G-2584	44.5	D	25.5	A
Tal+4822	33.0	C	38.6	A B C
RGA 8490	15.2	A B	28.6	A B

Tableau 16 : Récapitulatif des résultats des analyses de variances réalisées entre les génotypes subissant le traitement lumineux "Témoin".

Ce manque de concordance entre la simulation et l'expérience au niveau du tallage entre les différents traitements lumineux était attendu. En effet, l'analyse des données de l'expérience montre une influence de la lumière sur le tallage. Cependant le processus de tallage du modèle est basé uniquement sur l'auto-ombrage de la plante et ne tient donc pas compte du traitement lumineux qui recrée un ombrage artificiellement. Pour comparer le tallage simulé et observé suivant les différents génotypes, nous analysons les variances des nombres de tallage entre les génotypes subissant le traitement "Témoin". Le tableau 16 récapitule les résultats de cette analyse.

En sortie du modèle, nous ne retrouvons pas les mêmes variations du nombre de talles entre les génotypes que celles observées dans l'expérience. En effet, un génotype tel que "PI 504539", dont le nombre de talles est significativement inférieur aux nombres de talles des génotypes "L/G+570" et "L/G-2584", a un nombre de talles en sortie du modèle significativement supérieur à ces derniers. Ces différences d'observations entre la simulation et l'expérience peuvent s'expliquer par l'influence de l'ombrage exercé par certaines plantes sur d'autres lors de l'expérience. En effet, le génotype "Idole", qui est issu d'une variété de gazon donc qui a des feuilles courtes, a pu subir durant l'ombrage d'autres génotypes à feuille longue durant l'expérience. Cependant, cette explication n'explique pas tout puisque les deux génotypes "Herbie" et "Ohio", dont les tailles de feuilles ne sont pas significativement différentes, ont dans l'expérience des nombres de talles significativement différents alors qu'ils sont non significativement différents après la simulation. Il existe une variabilité de largeur de feuilles entre les génotypes. Par exemple, le génotype "Ohio" a des feuilles plus fines que celles du génotype "Herbie". Cette variabilité n'est pas introduite dans le modèle puisque les largeurs des feuilles sont déterminées uniquement en fonction de leur longueur. Cela implique une mauvaise estimation de la surface foliaire et donc du tallage de certains génotypes.

Conclusion

La comparaison de différentes fonctions montre que, tant du point de vue du réalisme biologique que du point de vue de la justesse de l'ajustement par régression, la fonction Beta est la meilleure pour représenter la cinétique de croissance des feuilles. Ce résultat justifie l'utilisation de la fonction Beta, plutôt qu'une autre, dans le modèle afin de simuler la croissance foliaire du ray-grass anglais.

Les variabilités de génotypes et de traitements lumineux ont des effets importants sur la morphogenèse. Les caractéristiques morphologiques observées sur les différents génotypes de ray-grass anglais correspondent assez bien à ceux qui étaient attendus. Par exemple, les génotypes issus de variétés fourragères ont des longues feuilles contrairement au génotype issu d'une variété de gazon. Les réponses observées de la morphogenèse aérienne aux traitements lumineux semblent être plus liées à la lumière bleue qu'aux modifications du PAR et du rapport RC/RS.

Les variabilités susdites sont introduites dans le modèle L-OLIAOM à travers les estimations des paramètres de la fonction « Potentiel ». Ces estimations nécessitent un nombre important de mesures. De plus, cette fonction ne permet pas d'introduire directement dans le modèle des paramètres liés directement aux génotypes et aux traitements lumineux. En effet, pour réaliser l'expérience par simulation, il faut estimer les paramètres de la fonction « Potentiel » pour chaque plante.

La simulation de l'expérience montre quelques défaillances du modèle. En observant les séries foliaires, nous émettons des doutes sur la robustesse de l'équation 2. Cette équation devra être vérifiée pour les données de l'expérience. De plus, nous observons des décalages dus à une mauvaise estimation des phyllochrones pour certaines plantes et certains traitements lumineux. Le processus de tallage du modèle ne représente également pas bien la réalité. En effet, le modèle ne tient pas compte de l'ombrage pouvant être exercé par les autres plantes du couvert végétal. De plus, la variabilité génétique au niveau des largeurs de feuille n'est pas introduite dans le modèle ce qui implique une mauvaise estimation de la surface foliaire donc du tallage. La compréhension du processus de tallage et le fonctionnement des séries foliaires devraient donc faire l'objet d'études plus approfondies.

Annexes

Annexe I: Exemple de procédure d'ajustement (PROC NLIN du logiciel SAS): régression réalisée sur le modèle de la fonction Beta.

```

PROC NLIN data=a.feuille method=gauss maxiter=5000 best=15;
Ym=Ymax;
Tps=temps ;

parms
tm=110 to 500 by 10
te=200 to 1100 by 100
tb=0 to 100 by 10 ;

model
longueurs= Ym*(1+(max(0,(te-Tps))/(te-tm)))*(min(1,(Tps-tb)/(te-tb))**((te-
tb)/(te-tm)));

bounds tb<tm;
bounds 0<tm;
bounds tm<te;

by ordre rang;
output out=beta SSE=SSE parms= tb tm te;
run;

```

Annexe II : partie du tableau utilisé pour réaliser les régressions suivant les différentes fonctions.

ordre	traitement	bloc	genotype	rang	temps	longueurs	Ymax	Lgain
1	1	2	1	1	52.3	57	212	54
1	1	2	1	1	102.1	91	212	54
1	1	2	1	1	133.6	124	212	54
1	1	2	1	1	157.8	146	212	54
1	1	2	1	1	192.8	187	212	54
1	1	2	1	1	213.4	203	212	54
1	1	2	1	1	233.6	212	212	54
1	1	2	1	1	288	212	212	54
2	1	2	2	1	52.3	34	72	28
2	1	2	2	1	102.1	53	72	28
2	1	2	2	1	133.6	69	72	28
2	1	2	2	1	157.8	71	72	28
2	1	2	2	1	192.8	72	72	28
2	1	2	2	1	213.4	72	72	28

Annexe III : partie du tableau obtenu en sortie de la procédure NLIN contenant les paramètres estimés de la fonction (ici, de la fonction beta).

ordre	traitement	bloc	genotype	rang	Ymax	Lgain	tb	tm	te	SSE
1	1	2	1	4	316	81	51.962	549.8656	642.0975	34.98585
2	1	2	2	4	117	41	309.0832	309.0832	540.45	3.10284
3	1	2	3	4	426	122	299.6198	659.8084	811.2859	168.0585

Références bibliographiques

Bahmani I, Hazard L, Varlet-Grancher C, Betin M, Lemaire G, Matthew C, Thorn ER. 2000. Differences in tillering of long-and short-leaved perennial ryegrass geneticlines under full light and shade treatments. *Crop Science* **40**: 1095-1102.

Barre P, Moreau L, Mi F, Turner L, Gastal F, Julier B, Ghesquière M. 2009. Quantitative trait loci for leaf length in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) *Grass and Forage Science* **64**: 310-321.

Casal JJ, Sanchez RA, Gibson D. 1990. The significance of changes in red/far-red ratio, associated with either neighbour plants or twilight, for tillering in *Lolium multiflorum* Lam. *New phytologist* **116**: 565-572.

Gautier H, Varlet-Grancher C. 1996. Regulation of leaf growth of grass by blue light. *Physiologia Plantarum* **98** : 424-430.

Gautier H, Varlet-Grancher C, Hazard L. 1999. Tillering responses to the light environment and to defoliation in populations of ryegrass (*Lolium perenne* L.) selected for contrasting leaf length. *Annals of Botany* **83**: 423-429.

Ghesquiere M, Hazard L, Betin M. 1994. Breeding for management adaptation in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). II Genetic variability and heritability of leaf morphogenesis components. *Agronomie* **14**: 267-272.

GNIS. Groupement National Interprofessionnel des Semences et plants. <http://www.prairiesgnis.org/pages/rga.htm>

Gueye B. 2003. Etude de la morphogenèse chez différents génotypes de ray-grass anglais en réponse à des variations de composition spectrale et de quantité de lumière. Rapport de DEA, UEPPF-INRA Poitou-Charentes.

Hazard L, Ghesquidre M, Barraux C. 1996. Genetic variability for leaf development in perennial ryegrass populations. *Canadian Journal of Plant Science* **76**: 113-118.

Jame YW, Cutforth HW, Ritchie JT. 1998. Interaction of temperature and daylength on leaf appearance rate in wheat and barley. *Agricultural and Forest Meteorology* **92**: 241-249.

Karkowski R, Prusinkiewicz P. 2003. Design and Implementation of the L+C Modeling Language. *Electronic Notes in Theoretical Computer Science* **86**: 2-21.

Lestienne F, Gastal F, Moulia B, Thornton B. 2002. Pattern of leaf and tiller development of perennial ryegrass plants. *Grassland Science in Europe* **7**: 332-333.

Setiyono TD, Cassman KG, Specht JE, Dobermann A, Weiss A, Yang H, Conley SP, Robinson AP, Pedersen P, De Bruin JL. 2010. Simulation of soybean growth and yield in near-optimal growth conditions. *Field Crops Research* **119**: 161-174.

Simon JC, Lemaire G. 1987. Tillering and leaf area index in grasses in the vegetative phase. *Grass and Forage Science* **42**: 373-380.

Skinner RH, Nelson CJ. 1994. Epidermal cell division and the coordination of leaf and tiller development. *Annals of Botany* **74**: 9-15.

Thornley JHM, Johnson IR. 1990. *Plant and crop modeling. A mathematical approach to plant and crop physiology*. Oxford. Clarendon Press. 660 p.

Verdenal A. 2004. Impact de la lumière bleue sur la croissance et la dynamique cellulaire des feuilles de raygrass anglais (*Lolium perenne* L.) chez deux génotypes à morphologie foliaire contrastée. *Rapport de DEA*. ENSAIA-INPL. Nancy. France.

Verdenal A, Combes D, Escobar-Gutierrez A. 2007. An L-system based model of a ryegrass heterogeneous population. In: Prunskiewicz P, Hanan J, Lane B, Eds. *5th International workshop on Functional-Structural Plant Models*. Napier. Nouvelle-Zélande. 35, 1-2.

Verdenal A. 2009. De la simulation de la morphogénèse de l'appareil aérien du ray-grass anglais (*Lolium perenne* L.). Exploration d'un schéma cybernétique inspiré du concept d'auto-organisation et applications. Thèse, UEPF-INRA Poitou-Charentes. France.

Yin X, Kropff MJ. 1996. Use of Beta function to quantify effects of photoperiod on flowering and leaf number in rice. *Agricultural and Forest Meteorology* **81**: 217-228

Yin X, Goudriaan J, Lantinga EA, Vos J, Spiertz HJ. 2002. A flexible sigmoid function of determination growth. *Annals of Botany* **91**: 361-371.