

# LA RECHERCHE

Dossier :  
Les risques  
chimiques

M 1108-207-29 F

mensuel n° 207 février 1989 - 29 francs

**L'irréversibilité du temps • La mémoire des odeurs  
L'obésité • Informatique et croissance des plantes**

RCCHBY (207) 147-296 (1989) ISSN 0029-5671



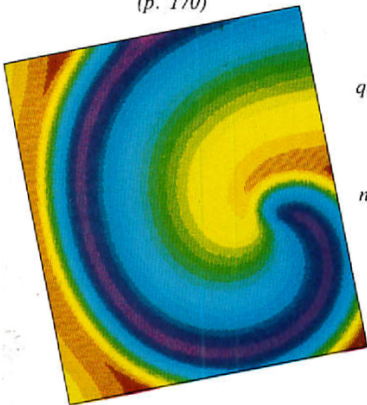




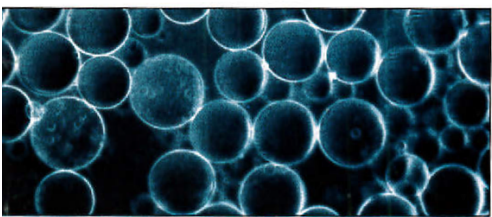
C'est sur l'écran d'un ordinateur que « poussent » ces bégonias, grâce à un modèle mathématique de la croissance végétale. (Cliché CIRAD) (p. 158)



Mémoriser une odeur, c'est aussi mémoriser une émotion. (Cliché Cosmos) (p. 170)



Bien qu'irréversibles, certaines réactions chimiques donnent naissance à des structures ordonnées. (Cliché A. Winfree) (p. 190)



Les cellules adipeuses stockent nos réserves énergétiques et se multiplient avec l'obésité. (Cliché B. Seigneury) (p. 200)



L'étude des risques chimiques passe par des essais de rejet instantané de mélange des gaz. (Cliché CEACESTA) (p. 280)

# LA RECHERCHE

57, rue de Seine, 75006 Paris

## sommaire n° 207 février 1989

- 153 Science et politique :** La science à la télévision : la charrue avant les bœufs ? Recherche française : les priorités des années 1990. Fraudes : Mc Bride et les autres...
- 158 LA MODÉLISATION DE LA CROISSANCE DES PLANTES,** par Philippe de Reffye, Claude Edelin et Marc Jaeger.  
Grâce à l'ordinateur, il est désormais possible de calculer la croissance d'une plante et de prévoir ainsi sa production. Trois chercheurs de Montpellier viennent de créer un modèle mathématique de la croissance conforme à la réalité botanique.
- 170 LA MÉMOIRE DES ODEURS,** par Trygg Engen.  
Une odeur peut soudain faire resurgir un souvenir très ancien. Comparée à celle des sons ou à celle des images, cette mémoire est d'une exceptionnelle longévité.
- 178 LA CIVILISATION DU RIZ EN ASIE DU SUD-EST,** par Charles F.W. Higham.  
Le riz joue un rôle fondamental dans la culture du sud-est asiatique. En a-t-il toujours été de même ? Quand et pourquoi le riz est-il devenu si important ?
- 190 L'IRRÉVERSIBILITÉ DU TEMPS,** par Peter V. Coveney.  
La notion de temps, donc celle d'irréversibilité, nous paraît à la fois évidente et indéfinissable. Pourtant l'irréversibilité semble absente dans tous (ou presque tous) les processus élémentaires. S'agit-il donc d'un « effet macroscopique » ? Certains théoriciens s'efforcent au contraire de lui donner un fondement objectif à l'échelle microscopique.
- 200 LE MÉTABOLISME DE L'OBÉSITÉ,** par Jacques Fricker et Marian Apfelbaum.  
L'obésité traduit une perturbation du métabolisme énergétique, les apports et les dépenses d'énergie n'étant plus équilibrés. Mais quelle est l'origine du trouble ?
- 210 Nouvelles scientifiques :** Le grain de foie des vaches britanniques. Une puce dans un moteur. Les petites sœurs de la morphine...
- 231 Techniques et industries :** Le premier transistor quantique. Un accélérateur sensible. Halte aux hormones...
- 244 CORRESPONDANCE : LE DROMADAIRE ET LE DÉSERT**
- 246 PORTRAIT :**  
**CLAUDE ALLÈGRE : UN BÂTISSEUR TOUT TERRAIN,** par Jean-Maurice de Montremy.
- 248 LES SCIENTIFIQUES ET LA RÉVOLUTION :**  
**CONDORCET, UN MATHÉMATICIEN DU SOCIAL,** par Pierre Crépel.
- 250 LE GAZOLE « GRAND FROID »,** par Jacques Denis.
- 254 LA FIÈVRE DE LA VALLÉE DU RIFT,** par Alain Provost.
- 258 UNE MOLÉCULE QUI GOUVERNE LES FORMES DU VIVANT,** par Anick Lethuillier.
- 260 UN PISTON OPTIQUE,** par Luigi Moi.
- 263 LE PROBLÈME DES FUSILIERS,** par Jacques Mazoyer.
- 268 ÉPISTÉMOLOGIE ET ROMANTISME : LA « FIN DE LA SCIENCE »,** par Pierre Thuillier.
- 272 UNE CENTRALE SOLAIRE RECONVERTIE EN TÉLESCOPE,** par Philippe Goref.
- 274 POINT DE VUE :**  
**LA CRISE DE CROISSANCE DE L'ARCHÉOLOGIE,** par Jean-Paul Demoule et Alain Schnapp.  
Après avoir longtemps souffert de la pénurie, l'archéologie connaît aujourd'hui une crise de croissance qui pourrait aboutir à son éclatement.
- 280 DOSSIER :**  
**LES RISQUES CHIMIQUES INDUSTRIELS,** par Jean Escande et André Lannoy.  
Pour l'évaluation du risque chimique industriel, la modélisation du déroulement des accidents et de leurs conséquences est une voie prometteuse. Ces recherches coûteuses nécessitent l'association de nombreux partenaires tant publics que privés.
- 233 Livres ● 238 Librairie du mois ● 241 Manifestations scientifiques ● 291 Sommaire anglais  
● 292 Générique, Cartes d'abonnement, Tarifs d'abonnement et Index des annonceurs.



# La modélisation de la

par Philippe de Reffye,  
Claude Edelin et Marc Jaeger

**Comment faire pousser  
une plante  
sur un écran d'ordinateur?  
La question peut  
paraître saugrenue.  
Et pourtant, l'enjeu est tout  
à fait considérable.  
Être capable de reproduire  
de façon réaliste  
la croissance d'une plante,  
c'est pouvoir**



**prévoir son comportement et, pourquoi pas,  
sa production, en fruits ou en fleurs.  
Toute la question est alors de réaliser un modèle  
mathématique de la croissance,  
fidèle à la réalité botanique, et qui sera exploité par  
l'ordinateur. C'est ce qu'ont fait avec succès  
trois chercheurs de Montpellier,  
dont nous exposons ici le travail. Un travail original,  
fruit du mariage tout à fait spectaculaire  
et inédit de la botanique et de l'informatique.**



# croissance des plantes



Figure 1. L'apparente complexité que revêt la structure d'une plante, a empêché jusqu'ici la constitution d'un modèle décrivant avec réalisme la croissance des végétaux. C'est en s'appuyant d'une part sur une théorie botanique permettant de classer simplement les végétaux et d'autre part sur des mesures effectuées sur le terrain, que notre équipe du CIRAD (Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement) à Montpellier, a pu réaliser le premier modèle mathématique capable de simuler la croissance d'une plante. La traduction informatique de ce modèle a donné naissance au logiciel AMAP (atelier de modélisation de l'architecture des plantes), qui représente, en images de synthèse, une douzaine de plantes différentes. Les exemples montrés ici témoignent de sa qualité graphique. Nous voyons en A une représentation d'un hévéa, et en B d'un bambou. L'originalité du modèle réside dans sa capacité à décrire de façon réaliste la croissance. Il est donc possible de représenter des plantes à différents âges: nous voyons, en C, un litchi en fleurs, puis portant des fruits. (Clichés CIRAD)



**Quel modèle choisir pour respecter la réalité botanique ?**

**U**n ou plusieurs troncs, des branches, des fleurs, des fruits... Que se passe-t-il donc derrière l'apparent désordre que nous livre, au premier regard, une plante ? Botanistes et biologistes s'emploient depuis plusieurs siècles à décrire d'une part les principes qui sont à la base de la croissance d'une plante, et d'autre part ceux qui régissent l'arrangement et la structure géométrique des organes : branches, feuilles, etc., c'est-à-dire leur architecture. Ainsi des concepts ont été dégagés qui permettent de mieux comprendre la forme et l'emplacement de ces organes. Celui de « plagiotropie », par exemple, permet de classer les différents organes en fonction de l'action de la pesanteur, selon la direction de croissance plus ou moins oblique qu'ils adoptent par rapport à la verticale. L'« acrotonie » traduit quant à elle la caractéristique qu'ont certains végétaux, de voir leurs branches les plus longues insérées le plus loin de la base du tronc. Tous ces concepts se contentent cependant de décrire purement et simplement, l'aspect d'une plante, de façon qualitative dirait-on. Mais peut-on aller plus loin ? En d'autres termes, comment véritablement *calculer* une plante ?

Révolutionnaire ? Certes. Mais pour répondre à ces questions, voilà qu'aujourd'hui, prenant exemple sur de nombreuses autres disciplines, comme la physique ou l'aérodynamique, l'ordinateur s'en prend aux végétaux : il s'agit, en construisant un modèle mathématique du fonctionnement d'un végétal, de reproduire son comportement. Si on couple l'ordinateur à une sortie graphique, on peut alors produire des images de synthèse de plantes en trois dimensions, animées, « plus vraies que nature »... Faire pousser une plante sur ordinateur ? C'est possible.

**Un ordinateur pour prévoir le rendement d'une plante.**

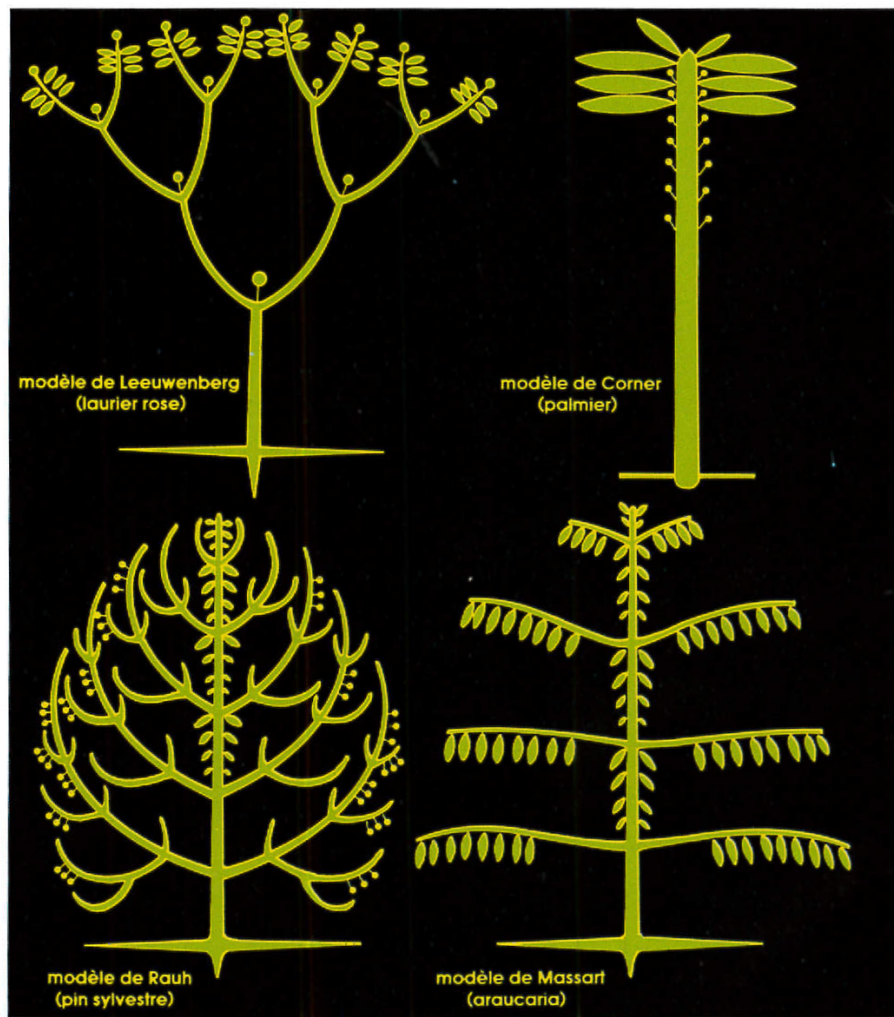
Le défi lancé est tout de même de taille. La modélisation, qui permet de reproduire à l'aide du calcul, et grâce à l'ordinateur, des phénomènes naturels ou le comportement de systèmes complexes élaborés par l'homme, est en effet de plus en plus exploitée dans la recherche et l'industrie. Issue de la modélisation, la simulation numérique autorise dans certains cas une visualisation de résultats sous forme d'images de synthèse. C'est ainsi que dans des domaines aussi variés que la mécanique, la chimie, la physique des matériaux, l'aérodynamique, ou même la pharmacie, la simulation numérique permet de prévoir le comportement, en fonction de nombreux paramètres, de structures métalliques par exemple, d'écoulements gazeux ou encore de molécules. Son principe est donc d'étudier un système en s'appuyant sur un modèle mathématique, se traduisant par un ensemble d'équations ou de formules, élaborées à partir de lois physiques, mé-

caniques ou chimiques, la plupart du temps bien connues. Un de ses buts : comprendre le comportement et l'évolution de ce système. En effet, si la simulation n'est pas conforme au comportement réel, on est sûr que le processus de simulation ou le modèle est erroné ou incomplet.

Les sciences de la vie, et plus particulièrement l'étude des végétaux, sont néanmoins un domaine dans lequel la simulation numérique ne fait qu'une entrée timide. Là, en effet, le modèle mathématique est plus difficile à obtenir, en raison de la plus grande complexité et de

quantitatif : dimensions des branches et des feuilles, leur nombre, leur arrangement. Mais aussi dans son aspect qualitatif : quand a-t-on des feuilles, des fleurs, des fruits ? Qui plus est, pour des raisons d'efficacité, comment réaliser un modèle unique capable de simuler la croissance d'un plus grand nombre possible de végétaux, de « prévoir » le développement d'une plante en fonction de certains critères ?

Au laboratoire de modélisation du CIRAD (Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement), à Montpellier, nous



la variété des situations naturelles à prendre en compte. Prenons justement le cas des végétaux. Pour un observateur moyen, une plante, notamment un arbre, se présente souvent comme un ensemble hétérogène de branches, de feuilles et de fleurs, dont la forme, la taille et la disposition paraissent très variables selon les individus et le milieu. La difficulté de la modélisation vient de cette complexité. Il faut alors trouver les lois permettant de construire un modèle, pour reproduire de façon réaliste la croissance. Et ce, comme nous le disions plus haut, dans son aspect

avons pu mettre au point un tel modèle, en exploitant comme nous allons le voir, d'une part une théorie botanique issue d'observations sur le terrain, et d'autre part des outils mathématiques dans le domaine des probabilités. Ce modèle a donné naissance à un logiciel, baptisé AMAP (atelier de modélisation de l'architecture des plantes), grâce auquel nous visualisons, sous forme d'images de synthèse et de façon d'ailleurs esthétique (fig. 1), toutes les étapes de croissance d'une douzaine de plantes que nous avons étudiées, en fonction de certains facteurs



tels que : densité de peuplement, quantité et nature des engrais, etc.

Il est vrai que les enjeux, au-delà de la stricte connaissance scientifique, sont multiples. L'agronomie et la sylviculture pour commencer. Si l'arbre produit des fruits, sa production est liée bien sûr directement au taux de transformation des fleurs en fruits, mais aussi au nombre de fleurs produites à un instant donné et donc à sa vitesse de croissance et à sa forme. La possibilité de modéliser, et ainsi de prévoir la croissance d'une plante permet donc d'accéder à sa capacité de production. Nous avons là un outil poten-

composition de végétaux. Dans les deux cas, c'est une exploitation industrielle que l'on peut donc envisager de la modélisation végétale.

#### Une aventure au carrefour de quatre disciplines.

Reste que pour mettre en œuvre toutes ces applications, notre modèle et le logiciel graphique qui l'accompagne doivent présenter des caractéristiques particulières. AMAP est le tout premier logiciel graphique, dans un domaine de l'activité scientifique en plein essor — la modélisa-

qui ont travaillé ensemble en 1977 au Tropical Garden de Miami, se fondent bien sur une observation préliminaire du végétal. Mais ils sont très incomplets : on ne retient en effet que quelques caractères jugés essentiels, comme le volume global, la densité de la ramification, les angles que font les branches avec le tronc ou les flux de sève. Bien qu'encore loin de la réalité botanique, c'est ce type de modèles qui a conduit à faire les premières simulations de la morphogenèse des plantes — c'est-à-dire le développement de leurs formes et de leurs structures —, ou à simuler les productions végétales.

Les modèles mathématiques et informatiques, d'autre part, peuvent, pour certains d'entre eux, mimer superbement la réalité, mais n'ont aucun sens botaniquement parlant. Ils s'appuient sur des règles arbitraires, se contentant de manipuler des objets mathématiques comme par exemple les fractales, ces équations qui décrivent des objets présentant des structures similaires lorsqu'on les observe à des échelles différentes. D'autres modèles utilisent la notion d'arbre binaire — les arbres « poussent » en produisant, à chaque « nœud », deux branches. Ou encore ils exploitent les griffes, un ensemble de règles mathématiques invariables qui permettent de générer un arbre. Il existe encore des méthodes combinatoires. Des images remarquables ont ainsi été produites ces dernières années, notamment par les Américains J. Oppenheimer et A. R. Smith de la firme Pixar, ou les Japonais M. Aono et T.L. Kunii. Qu'ils soient botaniques ou mathématiques, ces modèles, on le voit, ne sont pas entièrement satisfaisants si on veut les exploiter à des fins scientifiques, voire industrielles.

Ce n'est qu'au travers d'une approche pluridisciplinaire que nous avons pu modéliser de façon conforme à la réalité, à un certain degré de précision. Nos travaux, qui remontent à quinze ans, se situent en effet au carrefour de quatre disciplines : la botanique, l'agronomie, les mathématiques et l'informatique. C'est cette histoire, cette aventure même, dirions-nous, que nous allons maintenant raconter.

#### Au cœur du problème : les modèles architecturaux.

Ce sont deux approches parallèles — botanique et mathématique —, qui se sont finalement rejointes. D'un côté, il y eut les travaux, au début des années 1970, des botanistes français F. Hallé, de l'université de Montpellier, et hollandais R.A.A. Oldeman, de l'université de Wageningen, qui ont défini le concept clé de *modèle architectural*, que nous allons exposer plus loin. Il ont démontré que tous les arbres existant pouvaient être classés selon un certain nombre de modèles ; une approche strictement botanique, donc. L'un d'entre nous, le botaniste Claude Edelin, a alors affiné ce concept, en l'en-

**Philippe de Reffy**, ingénieur agronome, docteur ès sciences, est directeur du laboratoire de modélisation du Cirad, Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement, à Montpellier. **Claude Edelin**, docteur ès sciences, chargé de recherche au CNRS, est détaché au laboratoire de botanique tropicale de Montpellier II. **Marc Jaeger**, docteur ès sciences, est chercheur au laboratoire de modélisation du Cirad.

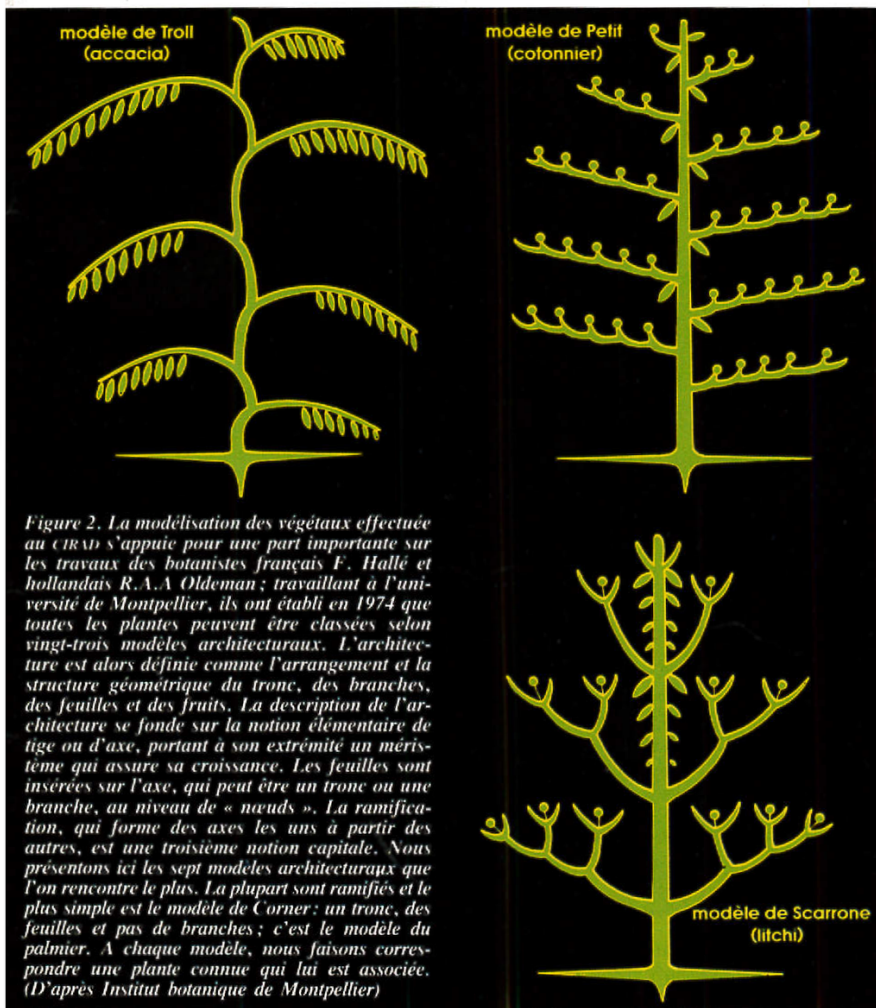


Figure 2. La modélisation des végétaux effectuée au CIRAD s'appuie pour une part importante sur les travaux des botanistes français F. Hallé et hollandais R.A.A. Oldeman ; travaillant à l'université de Montpellier, ils ont établi en 1974 que toutes les plantes peuvent être classées selon vingt-trois modèles architecturaux. L'architecture est alors définie comme l'arrangement et la structure géométrique du tronc, des branches, des feuilles et des fruits. La description de l'architecture se fonde sur la notion élémentaire de tige ou d'axe, portant à son extrémité un méristème qui assure sa croissance. Les feuilles sont insérées sur l'axe, qui peut être un tronc ou une branche, au niveau de « nœuds ». La ramification, qui forme des axes les uns à partir des autres, est une troisième notion capitale. Nous présentons ici les sept modèles architecturaux que l'on rencontre le plus. La plupart sont ramifiés et le plus simple est le modèle de Corner : un tronc, des feuilles et pas de branches ; c'est le modèle du palmier. A chaque modèle, nous faisons correspondre une plante connue qui lui est associée. (D'après Institut botanique de Montpellier)

tiel pour définir *a priori* des critères de sélection pour le rendement.

L'architecture et le paysagisme ensuite. La modélisation de la croissance des plantes telle que nous l'avons décrite peut aboutir à la production d'images de synthèse de qualité qui restituent des plantes en rapport direct avec la réalité botanique. Les applications sont alors particulièrement intéressantes aux yeux des paysagistes et des urbanistes : ceux-ci peuvent simuler de façon réaliste l'environnement végétal des bâtiments ou prédire l'espace occupé par telle ou telle

tion de végétaux —, à fournir des représentations réalistes. En effet, nombreuses sont aujourd'hui les modélisations végétales, et leurs représentations obtenues par infographie, c'est-à-dire à l'aide d'images de synthèse. Mais aucune n'est véritablement réaliste, au sens où elle n'est pas effectuée selon des concepts biologiques. Ces modélisations, ou ces modèles, peuvent être regroupées en deux catégories. Les modèles dits à « tendances » botaniques d'une part, tels ceux de l'Américain J.F. Fisher et du Japonais H. Honda, tous deux botanistes,



**Une notion capitale :  
l'entrecœud.**

richissant d'observations supplémentaires. Philippe de Reffye l'agronome de notre équipe, quant à lui, a établi un modèle strictement mathématique de la croissance des arbres et des plantes, montrant que cette dernière suivait des lois probabilistes. Il s'est ensuite inspiré, joignant dans une deuxième étape les deux approches, des travaux de F. Hallé et R.A.A. Oldeman pour établir quantitativement, sur le terrain, ces lois de probabilité. Puis il a réalisé la toute première version du logiciel AMAP; une affaire d'informatique cette fois. Enfin, Marc Jaeger, informaticien justement, a développé ce logiciel, et a travaillé à la visuali-

compte la structure du corps même de la plante, mais ont préféré s'intéresser à des ensembles d'organes *a priori* mieux circonscrits et stéréotypés, comme les fleurs. En d'autres termes, les critères de classification des végétaux étaient, il y a encore vingt ans, principalement rattachés à la description des organes reproducteurs, des fleurs en particulier. Cette approche s'est développée depuis le XVIII<sup>e</sup> siècle, avec Linné et la classification par espèces, et il a fallu attendre le début des années 1970 pour voir surgir une autre démarche complètement différente, qui aboutit à la classification par architecture. Ce sont les travaux de F. Hallé et du botaniste hol-

Son principe consiste « simplement » à décrire les rapports entre les différents organes et parties du végétal au cours de sa vie. La structure élémentaire utilisée pour décrire l'architecture d'une plante est la tige, encore appelée axe feuillé, car portant des feuilles. Cet axe est globalement cylindrique, possède à son extrémité un méristème, que l'on dit terminal — ou encore méristème apical — formé de tissus embryonnaires et qui assure la croissance — il s'agit de tissus indifférenciés, dont on ne sait pas s'ils vont donner naissance à des feuilles ou à des fleurs par exemple. Le méristème, en phase de repos hivernal, peut se présenter sous



sation en images de synthèse pour en faire un logiciel de conception assistée par ordinateur, ou encore CAO.

Entrons dans le détail. D'un côté, donc, la modélisation purement botanique, qui permet de classer les végétaux en fonction de leur architecture. On définit ici l'architecture comme l'arrangement et la structure géométrique des branches, des feuilles et des fruits, ce que nous avons déjà dit, mais aussi comme le résultat, à un instant donné, de la croissance. La complexité et la variété apparentes de la structure spatiale des plantes, notamment des branches pour les arbres, ont dérouté semble-t-il les botanistes eux-mêmes. Pour classer les végétaux, ils n'ont en effet jamais pris en

landais R.A.A. Oldeman, menés à l'institut botanique de Montpellier, sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Notons au passage que cette étude n'aurait pas été possible sans la richesse de la forêt tropicale, car tous les modèles s'y trouvent, à la différence de l'Europe ou des zones tempérées.

Contrairement aux apparences, les architectures végétales sont peu variées dans leurs grandes lignes. Plus précisément, on ne rencontre dans la nature qu'une vingtaine d'architectures réellement différentes pour l'ensemble des plantes connues. C'est chacune d'elle que l'on appelle modèle architectural. Décrivons tout d'abord les concepts qui président à cette approche architecturale.

forme d'un bourgeon. Lors de son développement, un axe s'allonge et s'épaissit. La croissance en longueur est alors assurée par un double processus de production et d'élongation cellulaire; la partie qui s'allonge s'appelle unité de croissance. C'est ainsi que poussera un tronc par exemple, ou n'importe quelle branche. Ce phénomène de croissance est, la plupart du temps, marqué par une alternance de phases d'activité et de repos qui se traduisent par des périodes d'allongement et d'absence d'allongement. Les botanistes parlent alors de croissance rythmique. Celle-ci nous est familière en pays tempéré où l'on constate bien que les végétaux ne se développent que durant une partie de l'année. Les feuilles



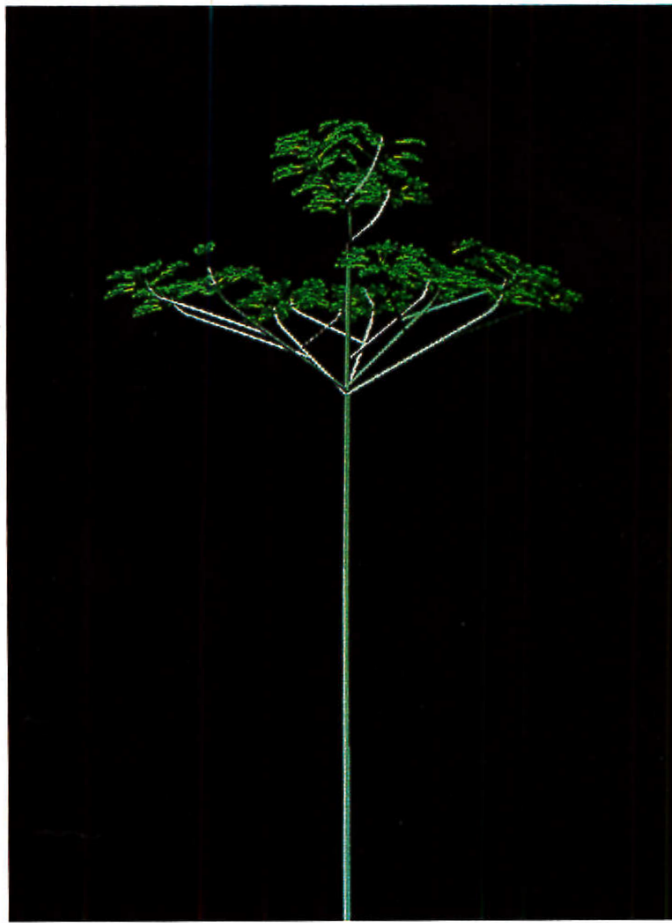
sont insérées sur l'axe au niveau de ce que l'on appelle des « nœuds »; elles sont produites latéralement par le méristème « apical », plusieurs feuilles pouvant appartenir au même nœud. La portion de tige, ou d'axe, comprise entre deux nœuds successifs, c'est-à-dire entre deux ensembles successifs de feuilles, est nommée entrenœud. Cette notion est capitale, car elle permet de définir une tige comme un ensemble linéaire d'entrenœuds, véritable unité de base de la croissance en longueur. L'unité de croissance, la « brique élémentaire » que nous avons définie plus haut, correspond ainsi à l'allongement d'un ou plusieurs entrenœuds

de former un axe latéral, la ramification sera continue sur l'ensemble de la tige, et produira un système abondamment ramifié. Si en revanche quelques bourgeons seulement, régulièrement espacés le long de la tige, entrent en activité, la ramification deviendra spatialement rythmique et les branches se trouveront regroupées en étages nettement individualisés.

Un autre paramètre entre en jeu dans la structure tridimensionnelle d'un système ramifié: la durée de vie relative des différents axes. Ainsi la mort de l'axe principal peut entraîner l'apparition d'axes latéraux; c'est ce que les botanistes appellent la ramification *sympo-*

noter chez le sapin la différence existant entre la direction de croissance verticale du tronc (orthotropie), et celle horizontale des branches (plagiotropie).

Tous ces critères que nous venons de citer: modes de croissance, de ramification, durée de vie des axes, orientation, se combinent au sein du végétal pour lui conférer son architecture. En théorie, chaque combinaison entre critères correspond à un modèle architectural. Et ce nombre de combinaisons devrait être important. Mais l'étude menée sur le terrain par l'équipe franco-hollandaise évoquée plus haut, rejointe par la suite par l'Américain P.B. Tomlinson a permis, en 1978,



préexistants — on dit aussi pré-formés — dans le méristème terminal.

Poursuivons notre description botanique. Que dire de la ramification, autre élément essentiel de la structure spatiale d'une plante? La plupart des plantes sont en effet des organismes ramifiés, donc formés d'axes comme ceux que nous venons de décrire, mais dérivés les uns des autres: les méristèmes terminaux fabriquent des méristèmes latéraux, dits axillaires, qui donnent naissance à des axes latéraux, des branches partant du tronc ou d'autres branches, et ce dans les trois dimensions bien sûr. La croissance de la plante dépend alors évidemment de l'activité de chacun de ces bourgeons latéraux. Si par exemple ils sont tous capables

*diale*, et dans ce cas, les axes latéraux font office de relais de croissance. La plante, alors privée d'un axe dominant, peut élaborer un véritable tronc par constructions successives d'axes sympodiaux. C'est le cas des platanes par exemple. Dans la situation inverse, lorsque l'axe principal est capable de se ramifier tout en conservant son méristème terminal, c'est-à-dire sa capacité de se développer, on parle de ramification *monopodiale*. De tels organismes peuvent construire un tronc très élevé et atteindre sans difficulté des hauteurs « forestières »; c'est le cas des sapins. Enfin, un dernier paramètre est nécessaire pour caractériser un système ramifié: l'orientation des axes les uns par rapport aux autres. On peut par exemple

*Figure 3. Parallèlement à l'approche botanique qui a abouti à la notion de modèle architectural, nous nous sommes attachés à modéliser de façon strictement mathématique la croissance d'une plante. Les deux voies se sont rejointes lorsqu'il s'est agi de déterminer quantitativement les lois qui régissaient ce modèle pour telle ou telle plante. Bien que strictement mathématique, la modélisation s'appuie tout d'abord sur les notions botaniques de croissance, de ramification et de mortalité. Les observations sur le terrain ont ensuite montré qu'il fallait, pour mettre en œuvre cette modélisation, recourir aux probabilités: il est absolument impossible, en effet, de déterminer a priori, parmi un lot de méristèmes, ceux qui vont s'allonger, se ramifier ou mourir. Cela est parfaitement illustré sur ces quatre vues, qui sont des simulations de constitution d'un cécropia, résultat de la création aléatoire de branches telle qu'on peut l'observer dans la réalité. (Cliché CIRAD)*



**Vingt-trois « modèles architecturaux »  
seulement pour l'ensemble de la flore.**

de ne retenir que vingt-trois modèles architecturaux pour l'ensemble de la flore. Ces modèles simples, sont l'expression visible du « programme » qui régit le développement de l'organisme, c'est-à-dire de l'interaction entre la génétique des arbres et leur environnement, et détermine la manière dont il occupe l'espace.

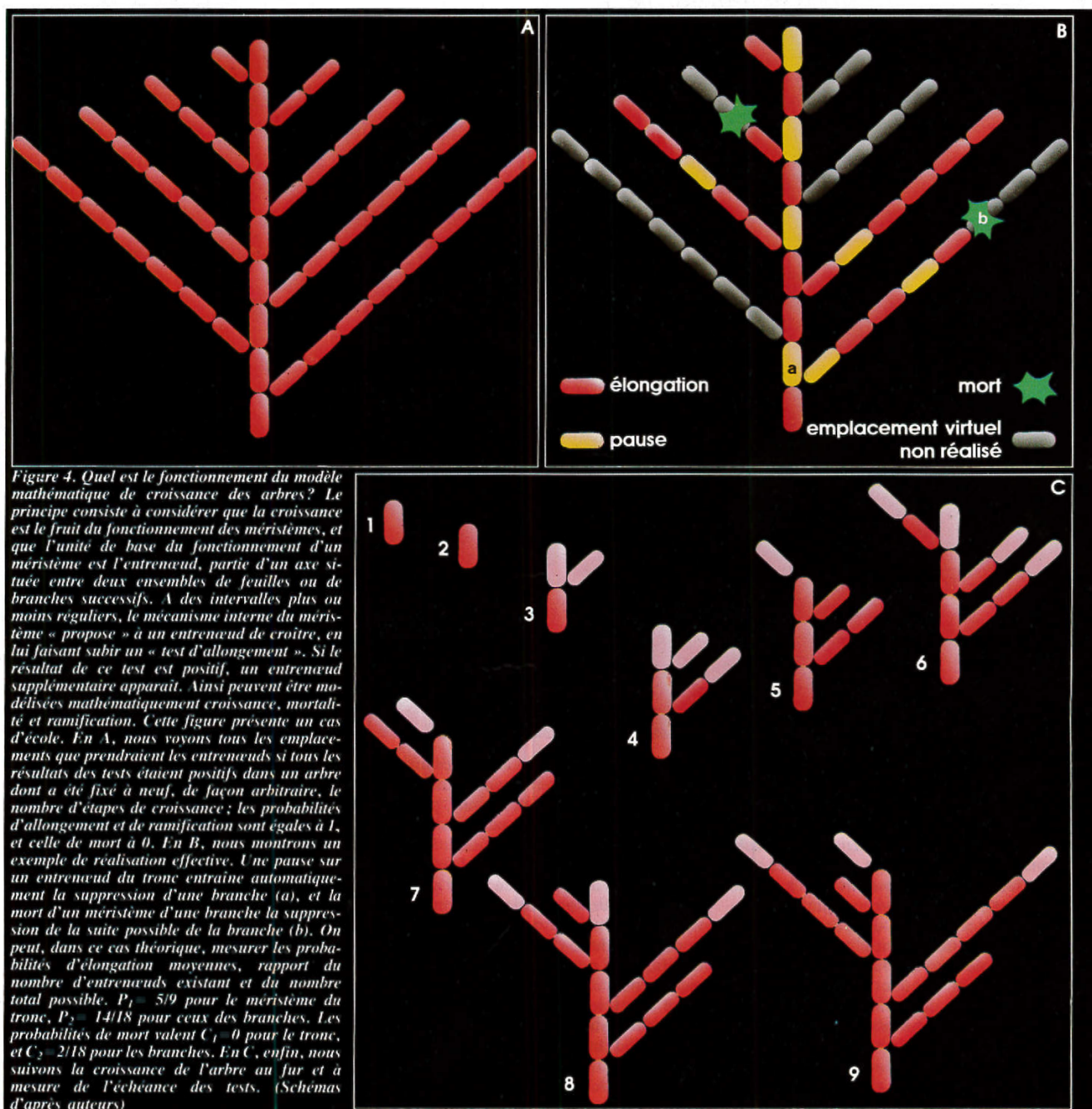
**Une réalité un peu plus complexe.**

Pour désigner leurs vingt-trois modèles architecturaux, les trois botanistes ont utilisé les noms d'autres botanistes. Sans trop entrer dans le détail, citons deux

exemples de modèles afin de comprendre à quoi ils correspondent concrètement. Parmi toutes les architectures connues, la plus simple correspond au modèle dit de E.J.H. Corner, chercheur anglais de l'université de Cambridge (fig. 2). Il regroupe les plantes qui possèdent une seule tige, c'est-à-dire qui sont sans ramification, et portent des inflorescences — une fleur ou un groupe de fleurs — à l'aisselle des feuilles, portion de tissu de la tige abritée par la feuille. L'exemple le plus connu est celui des palmiers. Les autres modèles décrivent des plantes ramifiées. Celui de Leeuwenberg, un chercheur hollandais de l'université de Wage-

ningen par exemple (fig. 2), est largement représenté dans le monde entier: laurier rose, frangipanier, manioc, etc. Ce modèle correspond à des plantes entièrement sympodiales. Chaque axe constituant l'organisme est vertical, on dit encore orthotrope car il pousse avec une tendance à se redresser pour déjouer la pesanteur, et toutes les ramifications sont identiques entre elles. La figure 2 montre les principaux modèles architecturaux: le modèle de Rauh, par exemple, chercheur allemand de Heidelberg, comprend les pins, le peuplier; celui de Massart, botaniste de Bruxelles, les sapins.

On le voit, la notion de modèle archi-





tektural est pratique pour la description d'une plante. Elle est en fait un peu plus complexe que ce rapide survol ne le laisse entendre. C'est ce qu'a montré Claude Edelin, le botaniste de notre équipe. Tout d'abord, ces vingt-trois modèles ne constituent pas des entités que l'on ne peut transgresser: chez certains végétaux par exemple, comme l'agathis, on constate que les individus changent de modèle à un moment précis de leur vie. Chez d'autres, comme le cécropia, l'architecture paraît intermédiaire entre celles de plusieurs modèles. En somme, ce qu'il faut retenir, c'est que les modèles correspondent à des formes très caracté-

ristiques et extrêmes. Par ailleurs, il n'est pas toujours possible de rendre totalement compte de l'architecture des végétaux, du moins des arbres, en ne considérant que le seul modèle architectural tel qu'il vient d'être exposé. Car à partir d'un certain stade de leur développement, leur structure se complique considérablement. C'est le fait du processus de répétition ou réitération.

Il est en effet fréquent d'observer qu'en réalité, la cime de certains arbres, comme le peuplier, n'est que la réplique en plusieurs exemplaires de ce que fut l'arbre à un stade plus jeune. Autrement dit, la structure des nouvelles ramifications ré-

pète totalement ou en partie l'architecture de la plante au moment où elle n'avait pas encore ces ramifications. D'un individu unique au départ de sa croissance, l'arbre adulte devient une véritable « colonie ». Ce processus intervient soit à l'occasion de traumatismes, comme des coupes, soit durant le développement normal. Dans ce dernier cas, il apparaît automatiquement lorsque l'organisme dépasse une taille critique. La réitération apparaît, pour l'organisme considéré, comme un moyen d'accroître sa ramification et donc sa capacité de capter la lumière. Voilà donc, d'un côté, pour la modélisation botanique.

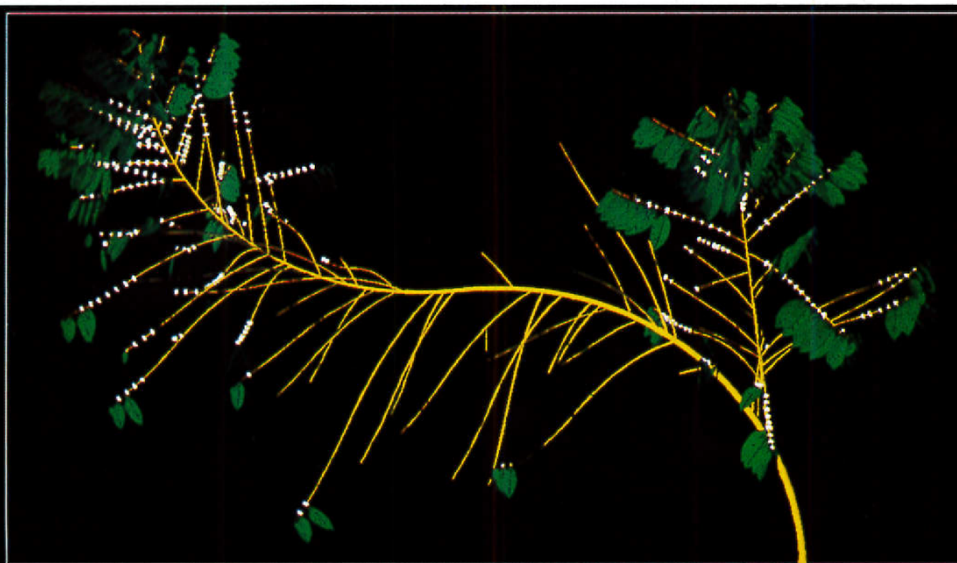


Figure 5. Un des premiers arbres dont nous avons simulé la croissance à l'aide de notre modèle est le caféier. Nous voyons ici une image de synthèse produite avec notre logiciel, réalisée récemment. Celle-ci met en évidence une notion botanique importante, que le modèle prend en compte: la réitération. En effet, parfois, de nouvelles ramifications peuvent apparaître, à l'occasion d'un traumatisme ou dans le développement normal, qui répliquent totalement ou en partie l'architecture initiale de la plante. Ici, sur ce vieux caféier Robusta, nous voyons surgir sur la droite une telle réitération. (Cliché CIRAD)

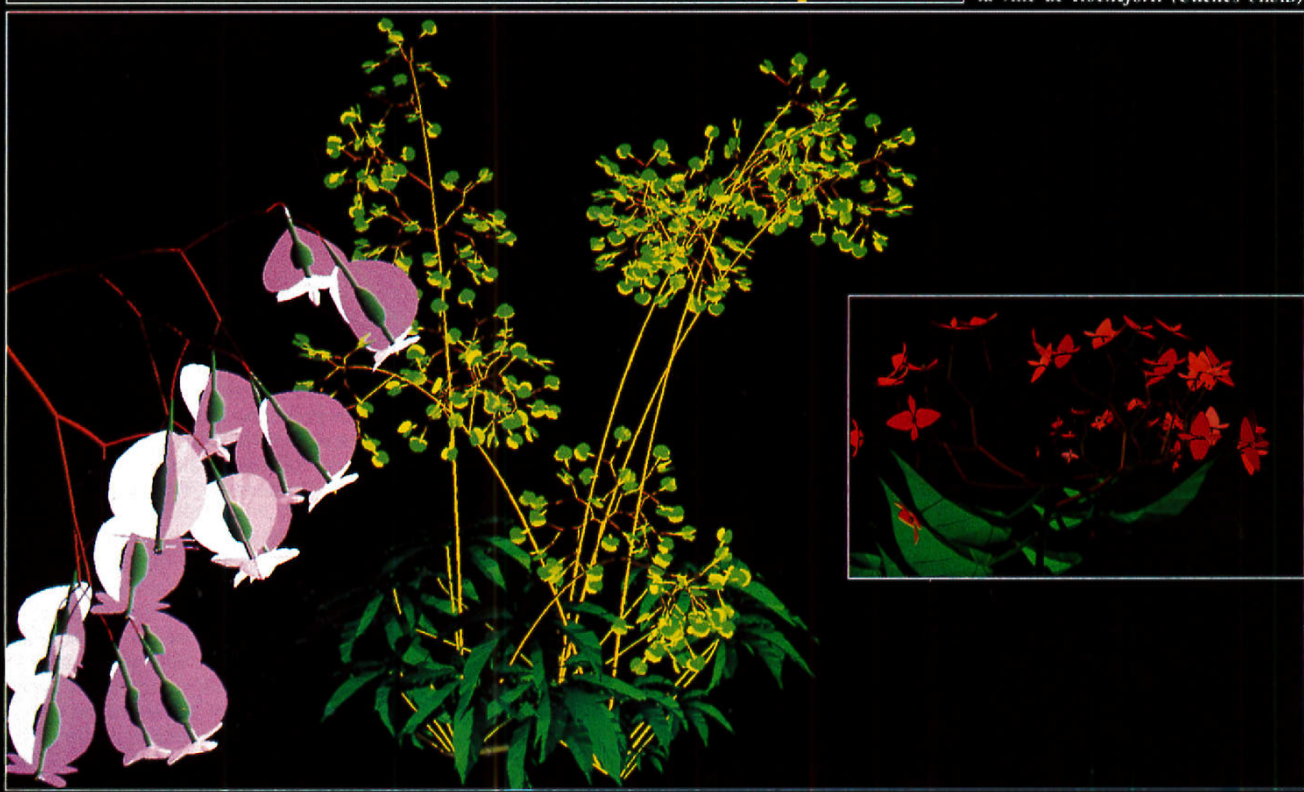


Figure 6. Le modèle que nous avons mis au point permet de simuler sur le même principe que pour les arbres la croissance de massifs floraux. Nous voyons ci-dessous la simulation de bégonias, réalisée tout récemment pour la ville de Rochefort. (Clichés CIRAD)



**La rencontre  
des mathématiques appliquées et  
du caféier.**

Poursuivons notre histoire. De façon tout à fait indépendante des modèles architecturaux, nous l'avons dit, nous avons développé un modèle mathématique de la croissance des arbres. Historiquement, l'approche a été lancée dans un but agronomique. Nous l'avons évoqué dès le début de cet article, chez certains arbres, le caféier Robusta tout particulièrement. La production des graines, de café en l'occurrence, dépend de la croissance et de l'architecture. C'est ce qui a amené Philippe de Reffye, qui travaillait au milieu des années 1970 sur le caféier, en Côte d'Ivoire, à en étudier de près l'architecture. Quelle est cette approche, mathématique cette fois ? Il s'agit de décrire, en termes mathématiques bien sûr, le fonctionnement des méristèmes d'un arbre. En effet, une plante est le résultat de la croissance, et donc de l'activité des méristèmes. Il est alors logique, pour modéliser la croissance, de modéliser l'activité des méristèmes terminaux et latéraux.

Cette approche, indépendante des modèles architecturaux répétons-le, s'appuie cependant sur la notion botanique d'allongement, déjà introduite, qui veut que la croissance corresponde à l'allongement d'un ou plusieurs entrenœuds ; mais aussi sur celle de ramification et de mortalité du méristème (fig. 3). Pour mettre en œuvre, dans un deuxième temps, ce modèle mathématique, on doit alors recourir aux probabilités. En effet, nos observations nous ont prouvé le caractère aléatoire de la croissance : il est impossible, parmi un lot de méristèmes identiques, de déterminer *a priori* ceux qui vont s'allonger, se ramifier ou mourir.

Comment fonctionne ce modèle, tout d'abord ? Les trois facteurs précédents : allongement, ramification, mortalité, dépendent eux-mêmes d'un autre facteur, le temps. Cependant, comme l'unité de base dans le fonctionnement du méristème est l'entrenœud, l'unité de temps, pour un méristème donné, sera la durée nécessaire pour former un entrenœud supplémentaire.

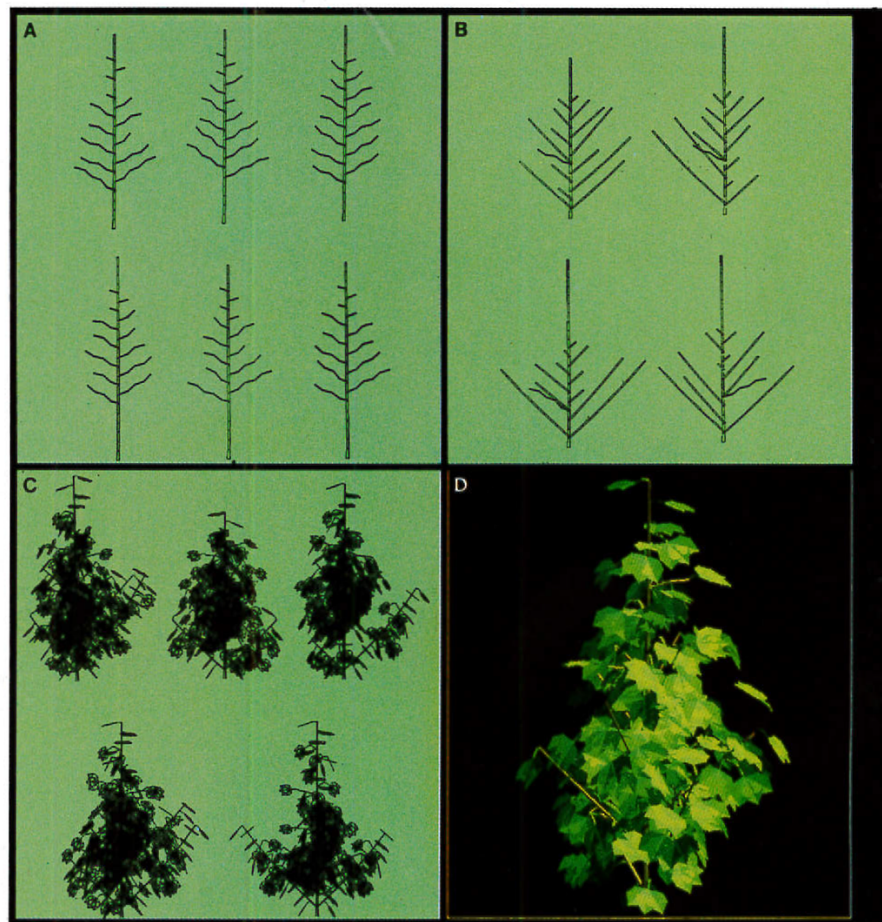
Ainsi on peut considérer que chaque méristème est doté en quelque sorte d'une horloge interne : la plante fabrique des entrenœuds dans ses méristèmes ; cette véritable « usine » à entrenœuds produit à des intervalles plus ou moins réguliers, qui peuvent dépendre des saisons par exemple. L'horloge, à chacun de ces « tops », fait alors subir ce que l'on appelle un test d'allongement à un entrenœud : l'usine lui propose de croître. Si le résultat de ce test est négatif, il n'y a pas d'entrenœud supplémentaire. S'il est positif, en revanche, un entrenœud supplémentaire apparaît. Avec cette notion, on peut modéliser mathématiquement les trois processus de croissance, mortalité et ramification, et donc le développement

d'un arbre : on détermine la probabilité de croissance, de ramification ou de mortalité d'un méristème à chaque « top ». Le résultat prendra les valeurs 0 ou 1 (par exemple, soit le bourgeon meurt, soit il reste en vie) en proportion de la loi de probabilité caractéristique du méristème que l'on détermine dans un deuxième temps.

La figure 4 montre, au travers d'un cas théorique, le fonctionnement du modèle. Le schéma A montre tous les emplacements possibles que peuvent prendre les entrenœuds, dans un arbre dont on a fixé arbitrairement à neuf le nombre d'étapes de croissance, si tous les résultats des tests

« de ces arbres, à partir d'une population de plantes de même âge, donne les lois de probabilités du fonctionnement des méristèmes, et donc quantifie le modèle mathématique.

On en vient à la deuxième étape nécessaire à la constitution du modèle mathématique : sa validation. En effet, on l'a vu, le modèle précédent ne décrit pas la croissance d'un arbre précis : il est général. Il faut alors effectuer des mesures sur des arbres réels, afin de rendre le modèle général, capable de simuler un arbre particulier. Nous exploitons ici les modèles architecturaux de Hallé et Oldeman. En effet, dans un modèle architectural, on



sont positifs, c'est-à-dire si tous les méristèmes fonctionnent continuellement : les probabilités d'élongation et de ramification sont égales à 1, et celle de mort à 0. Le schéma B met en évidence une réalisation effective de tests, pour un arbre possible. Une pause sur un entrenœud du tronc entraîne automatiquement la suppression d'une branche (a) et la mort d'un méristème la suppression de la suite possible de la branche (b), et ainsi de suite. Nous pouvons dans ce cas d'école, mesurer les probabilités d'élongation moyennes (voir la légende). On conçoit que, selon les résultats de ces tests, on obtiendra des arbres différents, avec une combinatoire très importante. L'analyse d'un « mé-

distingue des hiérarchies entre les différents axes présents : l'axe dit 1 correspond à l'axe principal (le tronc) et aux répétitions de cet axe ; ceux dits 2, 3, etc., sont ceux qui viennent se brancher sur les précédents.

En règle générale, tous les axes de la même catégorie ont un fonctionnement propre. Les mesures sur le terrain doivent donc se faire sur des axes « équivalents », pour qu'elles aient un sens. Grâce aux modèles architecturaux tels que nous les avons présentés, nous savons quel type d'axe nous mesurons. Nous créons donc bien un modèle conforme à la réalité. Ce même principe aboutit à des modèles d'arbres, mais aussi de fleurs (fig. 5) !



### Un arbre branché.

Entrons donc dans le détail de ces mesures, pour l'exemple du caféier (fig. 6). Nous sélectionnons cent tiges équivalentes d'un clone de caféier, correspondant au modèle architectural de Roux dont il fait partie. Ces cent tiges, vu leur accroissement aléatoire, n'ont pas la même longueur en nombre d'entrenœuds. Nous mesurons alors le nombre d'entrenœuds par tige, et observons une distribution statistique caractéristique, qui est la conséquence directe de la loi de probabilité du fonctionnement en élongation du méristème terminal — à partir de

tion entre l'arbre et son environnement. C'est donc en effectuant de grandes quantités de mesures, dans des conditions différentes, que nous déterminons ces paramètres; et nous pouvons alors modéliser la croissance de l'arbre en fonction de critères comme la nature et la quantité de l'engrais utilisé, l'ensoleillement, etc.

Nous avons ainsi pu montrer que pendant sa phase de croissance linéaire — la plante croît de façon continue et uniforme —, le caféier a une architecture relativement simple. Le méristème du tronc a une activité constante. La durée de vie des feuilles est de huit à dix mois. Les fleurs et les fruits peuvent apparaître

diées. Le litchi tout d'abord, du modèle de Scarrone (un botaniste français de l'université d'Antananarivo): la probabilité d'allongement de ses méristèmes est constante (la loi statistique est une binomiale); les probabilités de ramification et de mort sont aussi constantes, et les lois statistiques sont des exponentielles. Le nombre d'entrenœuds par unité de croissance suit une loi de Poisson. Enfin, le bambou, du modèle de Mac Lure: toutes les probabilités sont constantes, les lois statistiques sont des binomiales.

Comme nous venons de le voir, le modèle mathématique de fonctionnement de l'ensemble des méristèmes est susceptible

Figure 7. Le logiciel graphique AMAP (atelier de modélisation de l'architecture des plantes) qui s'appuie sur la modélisation que nous avons mise au point, permet de représenter une plante réaliste, en une série d'étapes. Sur cet exemple de cotonnier, nous avons tout d'abord la création du tronc et des branches en technique dite « fil de fer » et en deux dimensions (A); puis l'apparition de répétitions, encore en fil de fer à deux dimensions (B); ensuite la mise en forme en trois dimensions, toujours en fil de fer (C); et enfin la construction de surfaces (D), à partir de polygones piochés dans une bibliothèque de formes. (Clichés CIRAD)



Figure 8. Le logiciel graphique AMAP offre des images esthétiques et spectaculaires, dont les débouchés pourraient être aussi bien l'audiovisuel, que l'urbanisme et l'enseignement assisté par ordinateur. Ici, un exemple de réalisation possible: un paysage composite, constitué d'un champ de cotonniers, et de palmiers roñier et albizia, au réalisme assez saisissant. (Cliché CIRAD)

la distribution en effet, un calcul mathématique classique que nous n'exposerons pas ici permet de « remonter » à la loi de probabilité. Nous procédons de même pour la ramification et la mort. Ainsi la loi statistique en élongation d'un méristème de caféier est une loi binomiale, et la probabilité d'élongation est constante. Pareillement, nous avons démontré que la loi de probabilité de ramification est constante; les lois statistiques et probabilistes concernant la mortalité sont, elles, très complexes, et nous n'entrerons pas dans leur détail. Précisons enfin, et c'est tout à fait crucial, que ces lois de probabilité dégagées sont elles-mêmes fonction de paramètres, dépendant de l'interac-

tion entre quatre et dix-neuf mois selon le nombre de bourgeons floraux et les pluies.

Nous avons pu, en déterminant les paramètres qui entrent dans les lois de probabilité précédentes, relier exactement le rendement de l'arbre à son architecture et mesurer l'influence de l'engrais sur la production. Le modèle a été appliqué également à l'étude de la verse — quand l'arbre ploie-t-il? — et il est ainsi possible de prévoir à quel âge un arbre va verser pour une croissance et une production données. Une foule de résultats directement exploitables par des agronomes.

Citons, pour finir sur la modélisation, quelques autres exemples de plantes étu-

diées. Le litchi tout d'abord, du modèle de Scarrone (un botaniste français de l'université d'Antananarivo): la probabilité d'allongement de ses méristèmes est constante (la loi statistique est une binomiale); les probabilités de ramification et de mort sont aussi constantes, et les lois statistiques sont des exponentielles. Le nombre d'entrenœuds par unité de croissance suit une loi de Poisson. Enfin, le bambou, du modèle de Mac Lure: toutes les probabilités sont constantes, les lois statistiques sont des binomiales.

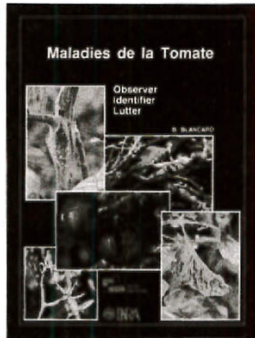
Comme nous venons de le voir, le modèle mathématique de fonctionnement de l'ensemble des méristèmes est susceptible de représenter l'architecture d'une plante à n'importe quel stade de son développement, dans la mesure où les valeurs caractérisant « l'état » de ses méristèmes sont connues. Dans le modèle, on l'a vu également, le fonctionnement d'un méristème est totalement déterminé, et sa valeur est de 0 ou 1.

La représentation graphique du modèle est donc réalisable si l'on écrit un logiciel, un programme informatique, qui retranscrit le modèle, comme cela se fait dans de nombreux domaines de la simulation. C'est ce que nous avons fait pour AMAP. Le premier programme réalisé au CIRAD a attiré l'attention du professeur d'informatique J. Françon, de l'université





Vient de paraître



**Maladies de la tomate**  
Observer - Identifier - Lutter  
Coed. INRA-SEDA  
D. BLANCARD  
1988, 212 p., 295 F  
Cet ouvrage permet de diagnostiquer selon une méthode née de l'étude des **systèmes experts**, les maladies (parasitaires et non parasitaires) de la tomate et d'informer sur les méthodes de lutte pour les combattre.

MIEUX COMPRENDRE

**Dossier : les biotechnologies au service de la production végétale**  
1988, 74 p., 110 F  
**Dossier accompagné d'une vidéocassette 384 F**  
**Éléments de virologie végétale**  
P. CORNUET  
1987, 206 p., 170 F

TECHNIQUE ET PRATIQUE

**Techniques for the Brucellosis laboratory**  
G.G. ALTON, L.M. JONES, R.D. ANGUS, J.-M. VERGER  
1988, 192 p., 195 F  
**Combattre les ravageurs des cultures. Enjeux et perspectives**  
G. RIBA, C. SILVY  
1988, 184 p., sous presse.

DU LABO AU TERRAIN

**Reproduction des volailles et production d'œufs**  
B. SAUVEUR  
1988, 450 p., 190 F  
**Alimentation des bovins, ovins caprins**  
R. JARRIGE, ed.  
1988, 456 p., 150 F

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE  
SERVICE DES PUBLICATIONS  
Rte de St-Cyr, F-78026 Versailles Cedex (France)

de Strasbourg, en 1984, qui s'intéressait lui-même à la simulation des arbres. L'un d'entre nous, Marc Jaeger, alors son élève, a rejoint notre équipe en 1985 et a réussi une nette amélioration du programme de base, en le tournant vers l'image de synthèse.

Le logiciel est basé sur un « moteur de croissance » : il s'agit d'un algorithme permettant simplement la construction de systèmes ramifiés. Indépendant de la réalité botanique, il se contente de gérer la création de « nœuds », correspondant aux méristèmes, qui apparaissent ou disparaissent (selon la valeur 1 ou 0 du signal qu'envoie l'ordinateur). Mais dans notre cas, ces événements se produisent en suivant les lois de probabilité du modèle mathématique de l'arbre considéré. Le logiciel fabrique donc des entrenœuds selon les lois de probabilité du modèle. Le logiciel ne fait que ce que lui commande le modèle, que le lecteur connaît bien à présent : il donne naissance de façon réaliste, à des entrenœuds. Pour simuler graphiquement l'arbre, il faut le placer dans le cadre d'un modèle architectural : nous déterminons ainsi par avance la nature monopodiale ou sympodiale du tronc et des branches, leur mode de ramification, la position latérale ou terminale de la floraison. AMAP est donc capable de dessiner un arbre de n'importe quel modèle architectural, à n'importe quel moment de sa croissance.

Sur le strict plan graphique, l'arbre est construit selon des techniques typiques de la CAO, conception assistée par ordinateur, utilisée par exemple en mécanique. On dessine tout d'abord un squelette en représentation « fil de fer », qui est la structure de l'arbre calculée comme nous venons de l'indiquer. On assemble ensuite sur ce squelette des objets graphiques, qui sont piochés dans des « banques » d'entrenœuds, de feuilles, de fleurs et de fruits pré-dessinés. Nous donnons un exemple avec le cotonnier (fig. 7).

Les plantes ainsi construites sont définies par un ensemble de coordonnées. On peut alors les visualiser en trois dimensions, sous n'importe quel point de vue. Des polygones, que l'on peut colorier, sont utilisés pour réaliser les surfaces. L'éclairage permet ensuite de réaliser l'ombrage et un meilleur réalisme. Aujourd'hui, le logiciel est écrit en langage informatique C et tourne au CIRAD sur gros ordinateur Data General, avec sortie graphique Silicon Graphics, outil maintenant courant en synthèse d'images. Il fonctionne au Cnusc (Centre national universitaire sud de calcul) sur IBM 3090, pilotant une sortie graphique Aciena.

Quel avenir?

On le voit, ce ne sont pas les caractéristiques informatiques et graphiques qui font l'originalité d'AMAP. De nombreuses solutions techniques mises en œuvre sont déjà utilisées dans le domaine de la syn-

thèse d'images. L'originalité, c'est bien dans la modélisation mathématique qu'il faut la voir. Cette modélisation de l'architecture végétale permet de calculer et de représenter les différents stades de la croissance d'une plante, de façon réaliste, et de simuler son devenir dans les conditions les plus diverses. Les domaines multiples s'offrent à ce logiciel. Outre l'agronomie, dont nous parlions au début de l'article, l'enseignement assisté par ordinateur (EAO), par exemple, pourrait en tirer profit. Et, bien sûr, l'audiovisuel ou la publicité (fig. 8). Enfin y a-t-il plus grande satisfaction que celle de tenter de comprendre la nature dans son comportement, de pouvoir le représenter, le prévoir, et ainsi de mieux le respecter? ■

Pour en savoir plus

En botanique :

- F. Hallé et R.A.A. Oldeman. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*, Masson, 1970.
- F. Hallé, R.A.A. Oldeman, P.B. Tomlinson. *Tropical tree and forests. An architectural analysis*, Springer Verlag, 1974.
- C. Edelin. « L'architecte monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale », Thèse de doctorat, Université Montpellier II, 1984.

En modélisation :

- P. de Reffye. « Modélisation de l'architecture des arbres par des processus stochastiques. Simulation spatiale des modèles tropicaux sous l'effet de la pesanteur ». Thèse doctorat d'Etat, Université d'Orsay, 1979.
- E. Costes. « Analyse architecturale et modélisation du litchi. Contribution à l'étude de son irrégularité de production à l'île de la Réunion ». Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, 1988.

En informatique :

- J.B. Fisher et H. Honda. *Bot. Caz.*, 138, 337, 1984.
- A.R. Smith. *Computer Graphics*, 18 (3), 1, 1984.
- M. Jaeger. « Représentation et simulation de croissance des végétaux ». Thèse de doctorat, Université de Strasbourg, 1987.
- E. Oppenheimer. *Computers graphics*, 20 (4), 55, 1986.
- M. Aono, T.L. Kunii. *IEEE comp. graph. and appl.*, 5, 10, 1984.
- G. Eyrolles. « Synthèse d'images figuratives d'arbres par des méthodes combinatoires ». Thèse de doctorat, Université de Bordeaux, 1986.
- H. Honda, P.B. Tomlinson, J.B. Fisher. *Ann. Bot.*, 49, 1, 1982.
- P. de Reffye et al., « Plant models faithful to botanical structure and development ». *Proceed. SIGGRAPH 1988*, Atlanta.
- P. de Reffye et al., « Simulation de l'architecture des végétaux ». Colloque international « L'arbre », Montpellier, septembre 1985. *Naturalia Monspelitensia*, p. 223, 1986.
- Pour une bibliographie plus complète voir page 291.