

Progresser dans la simulation mathématique des performances des mélanges de variétés fourragères pour composer et améliorer les prairies

J.-L. Durand¹, B. Andrieu², R. Barillot², P. Barre¹, D. Combes¹, J. Enjalbert³, A. Escobar-Gutiérrez¹, L. Faverjon¹, C. Lecarpentier³, I. Litrico¹, G. Louarn¹, V. Migault¹, L. Sanchez⁴

Il existe maintenant des modèles qui permettent de simuler l'état et la croissance des talles et des ramifications individuelles pour la plupart des types de graminées et de légumineuses fourragères. Ces modèles "individu-centrés" permettent de simuler la production de fourrage au cours de l'exploitation de la prairie, en prenant en compte le microclimat local (température, eau, rayonnement...).

RÉSUMÉ

Le modèle Virtual Grassland associe plusieurs espèces composant une prairie semée multispécifique et permettra de prendre en compte la variabilité intraspécifique. Au-delà des cycles successifs de production végétative, et sur la base de modèles pour céréales, ces nouveaux modèles simulent aussi la production individuelle de graines des plantes. Le couplage avec des approches de génétique quantitative, appliquées aux caractères fonctionnels des plantes, permet de relier le fonctionnement écophysio-physiologique du peuplement à la composition génétique de la génération suivante. Ces progrès ouvrent des perspectives d'applications en sélection et dans la rationalisation des mélanges variétaux préconisés pour les prairies semées adaptées au changement climatique.

SUMMARY

Designing and improving mixed grasslands: advances made in modelling forage variety performance

Thanks to advances in modelling, it is possible to simulate changes in the productivity of multispecies grasslands over time based on the individual responses of plant varieties to variables such as light, water availability, and temperature. Individual-based models now exist for the most common grass and legume species. Virtual Grassland is one such tool in which several species can be combined to form a complex grassland; it also takes intraspecific variability into account. Using grain-crop models, it is possible to model the seed production of individual plants as well as successive cycles of vegetative production. Quantitative genetics have helped characterise functional traits, thus establishing a link between crop ecophysiology and the genetic composition of subsequent generations. These advances have paved the way for improvements in plant breeding programmes and have clarified grassland composition "rules", which will allow mixed grassland systems to better confront climate change.

1. Modéliser les multiples fonctions des prairies semées multispécifiques sous un climat changeant

Un des objectifs à moyen terme de la simulation numérique de la production des prairies semées est de

fournir des outils aux éleveurs, aux conseillers et aux améliorateurs pour contribuer à mieux maîtriser l'alimentation du troupeau. Comme il s'agit aussi de maintenir le couvert végétal pour retourner moins fréquemment les prairies, il faut mieux intégrer dans ces modèles la dynamique et la compétition entre les espèces. Un autre objectif agronomique en matière de gestion de la prairie

AUTEURS

1 : INRA, UR P3F, Le Chêne - BP 6, F-86600 Lusignan ; jean-louis.durand@lusignan.inra.fr

2 : AgroParisTech, UMR1402 ECOSYS, F-78850 Thiverval-Grignon

3 : INRA, UMR 0320 / UMR 8120 Génétique Quantitative et Évolution, Le Moulon, F-91190 Gif- sur-Yvette

4 : INRA, Unité Amélioration, Génétique et Physiologie Forestière, F-45166 Olivet

MOTS CLÉS : Croissance végétale, gazon, graminée, légumineuse, mélange fourrager, modèle de croissance, modélisation, prairie, production de semences, rythme de coupe, sécheresse, sélection variétale, simulation, système racinaire, variabilité intraspécifique.

KEY-WORDS : Cultivar breeding, cutting rate, drought, forage mixture, grass, grassland, growth model, intraspecific variability, legume, modelling, plant growth, root system, seed production, simulation, turf grasses.

RÉFÉRENCE DE L'ARTICLE : Durand J.L., Andrieu B., Barillot R., Barre P., Combes D., Enjalbert J., Escobar-Gutiérrez A., Faverjon L., Lecarpentier C., Litrico I., Louarn G., Migault V., Sanchez L. (2016) : "Progresser dans la simulation mathématique des performances des mélanges de variétés fourragères pour composer et améliorer les prairies", *Fourrages*, 225, 21-28.

consistera à adapter les prairies aux exigences de l'environnement et donc améliorer la fixation durable du carbone dans le sol, réduire les pertes en azote et limiter la consommation de l'eau. Les modèles de simulation, qui auront un rôle à jouer dans ce domaine des impacts environnementaux (négatifs et positifs), doivent donc toujours mieux **prendre en compte les fonctions physiologiques à la base des échanges de masse et d'énergie entre le couvert et l'environnement**. Plusieurs types de modèles, correspondant à divers objectifs, doivent progresser pour prendre ces questions en charge à diverses échelles.

Les modèles numériques de production sont rentrés dans la réalité de l'élevage depuis longtemps, par exemple pour calculer les pertes de rendement de fourrage en situation de calamités agricoles (RUGET *et al.*, 2001 et 2006). Plus récemment, ils ont contribué à éclairer les impacts attendus de certains scénari climatiques (DURAND *et al.*, 2010 ; RUGET *et al.*, 2013). Ils sont à la base d'outils d'aide à la décision de plus en plus employés (MARTIN *et al.*, 2011). Mais ces modèles prennent à peine en compte la diversité inter- et en aucun cas intraspécifique, ce qui sera pourtant nécessaire pour simuler les évolutions des équilibres entre espèces au cours de l'exploitation de la prairie semée (*cf.* par ex. PRIETO *et al.*, 2015). A côté de ces modèles, d'autres fondés sur l'intégration du fonctionnement explicite des individus végétatifs constituant le peuplement ont été proposés. Cette modélisation, en se centrant sur le développement de chaque individu et de ses interactions avec son environnement, redonne une place aux individus et aux organes, et donc à leur variabilité plutôt que de se centrer sur une moyenne d'individus. Dans cette ligne et plus avancés en termes de compétition pour l'eau et l'azote, les modèles SisTal et SisFrt (LAFARGE *et al.*, 2005 ; LAFARGE et DURAND, 2010) et Gemini (SOUSSANA *et al.*, 2012 ; MAIRE *et al.*, 2013) ont permis d'intégrer une grande diversité d'espèces, de prendre en compte la plasticité des plantes, sans toutefois intégrer explicitement la variabilité intraspécifique liée à l'hétérogénéité génétique de la morphogénèse.

2. Les modèles « individu-centrés architecturés »

Dans le cadre du projet CLIMAGIE du programme Adaptation au Changement Climatique de l'Agriculture et des Forêts, de l'INRA, un autre type de modèle a été développé. Il s'agit ici de l'approche initialement élaborée par LINDENMAYER (1968) sur les files de cellules puis adaptée aux plantes supérieures par PRUZINKIEWICZ (1999) et désignée par L-systems. Cette approche **décrit la plante comme un ensemble de modules élémentaires, chaque module étant analogue à un phytomère**. Les phytomères sont produits par un méristème apical (apex), situé au sommet de chaque axe. Chaque phytomère est composé de différents éléments qui sont un entre-nœud, une racine (ou plusieurs selon l'espèce), un bourgeon et une feuille. Les modules se transforment selon des règles appliquées à chaque pas de temps. Les bourgeons eux-mêmes portent un méristème apical qui va créer un axe

similaire à celui qui porte le bourgeon. La répétition de ce processus produit les structures ramifiées qui constituent la topologie des plantes. Les règles de transformation de chaque module peuvent dépendre de l'état des modules adjacents ou bien de l'état du milieu environnant la plante. Chaque élément de chaque module est ainsi représenté et porteur de propriétés telles que la longueur de la feuille, la masse linéique de l'entre-nœud, le contenu en azote... Ces qualités sont mises à jour à chaque pas de temps. En outre, un programme additionnel à celui qui gère les règles de production et met à jour les caractéristiques des éléments, fait une interprétation graphique (topographique) des modules et permet de décrire l'individu simulé dans les trois dimensions de l'espace. On peut ainsi reconstituer une maquette dynamique du peuplement. On peut aussi calculer exactement l'énergie solaire effectivement absorbée par chaque individu, c'est-à-dire la variable la plus importante pour le potentiel de production et de reproduction des individus. Ce type de modèle a été **appliqué également au système racinaire**. Les mesures permettant de valider ces modèles s'appuient sur la numérisation de vraies plantes *in situ* (en aérien et souterrain). De récents progrès ont été enregistrés dans l'intégration des modèles à l'échelle de la plante entière, à l'échelle du peuplement et enfin dans la production de gamètes et de graines pour prévoir la valeur génétique de la génération suivante issue de la reproduction sexuée.

■ Le modèle de graminée fourragère standard L-grass

Dans L-grass (VERDENAL *et al.*, 2008 ; MIGAULT, 2015 ; MIGAULT *et al.*, 2015), **l'événement clé** rythmant le développement de la plante virtuelle est **l'émergence des pointes des feuilles** (figure 1). Cet événement est défini comme le moment où la pointe de la feuille émerge hors des gaines des feuilles précédentes. C'est donc aussi le moment où la feuille peut commencer à intercepter le rayonnement solaire incident. Dans cette approche, la croissance foliaire qui déploie et rythme la dynamique de la plante a un rôle central. Elle est représentée par l'allongement de la feuille, laquelle dépend notamment d'un paramètre dont la variation peut simuler la variation de forme de l'espèce et peut, par exemple chez le ray-grass anglais, faire passer d'un type gazon à un type fourrage. Les paramètres de L-grass ont ainsi été plus particulièrement identifiés pour le ray-grass anglais, mais de petites variations touchant l'architecture et l'exécution des règles **permettent en principe de représenter quasiment toutes les espèces de poacées** (y compris stolonifères ou rhizomateuses). Dans L-grass, l'émergence à la lumière de la pointe de la feuille du phytomère de rang n entraîne une cascade de signaux aboutissant à la mise en place d'organes :

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

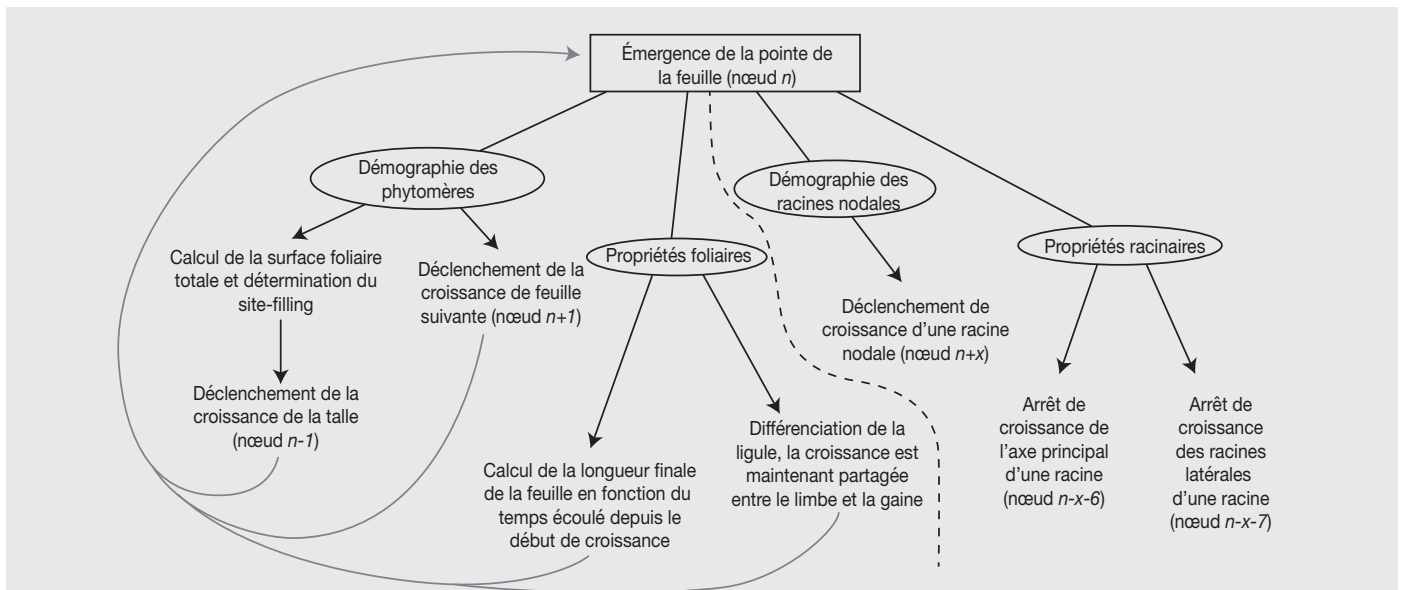


FIGURE 1 : Règles itératives de production des modules d'une talle de graminée (fourragère ou de céréale ; n : numéro d'ordre de référence d'une feuille en croissance de la talle).

FIGURE 1 : Iterative rules governing different components of tiller development in a grass or legume species (n =ordered reference number for one of the tiller's developing leaves).

la pointe d'une feuille déclenche le début de croissance de la feuille suivante.

- Possibilité de différenciation en méristème du bourgeon axillaire du phytomère de rang $n-1$ en fonction de la probabilité de déclenchement de nouvelles talles, elle-même dépendant de l'auto-ombrage de la plante caractérisé par la surface foliaire de la plante. Cette différenciation déclenche la possibilité de création d'une nouvelle talle.

- Déclenchement de la croissance d'une racine au niveau du nœud du phytomère de rang $n-x$ de la talle.

La variable x représente le délai, exprimé en phyllochrones, entre l'émergence de la feuille et la création d'une racine tel que classiquement observé. Après l'émission d'une racine au niveau d'un nœud, son développement (notamment les règles d'allongement et de ramification) est défini comme dans Archisimple, le modèle écrit par PAGÈS *et al.* (2014) et dans lequel l'allongement potentiel au niveau de chaque pointe racinaire est estimé en fonction de son diamètre apical. La demande en croissance du système racinaire est ainsi définie comme la somme des allongements potentiels de chaque pointe racinaire. L'allongement effectif des racines dépend ensuite directement de la quantité de carbone disponible et qui reste à la plante une fois satisfaite la demande des feuilles. Ce modèle de morphogenèse permet à chaque pas de temps de produire une représentation 3D de l'architecture de la plante entière. La prise en compte de l'environnement lumineux dans le modèle consiste à calculer l'ombrage et la quantité de rayonnement absorbé par la plante. Ce calcul est issu du couplage du modèle de morphogenèse L-grass avec un modèle de rayonnement lumineux disponible sur la plate-forme OpenAlea (CHELLE et ANDRIEU, 1998). La photosynthèse P_n nette réalisée sur chacune des surfaces aériennes (subdivisées en

triangles définis par le modèle L-grass) est déterminée en fonction du rayonnement intercepté. **Le module plante du modèle L-grass comporte 18 paramètres empiriques** qu'il convient d'estimer. Une première analyse qualitative de la sensibilité du modèle aux paramètres a permis de mettre en évidence le rôle d'un paramètre empirique intervenant dans la vitesse de croissance des feuilles, prépondérant dans la simulation de la variabilité génétique de la forme des graminées.

■ Application aux associations et aux mélanges d'espèces

Les rares exemples de prise en compte des interactions entre plantes dans les modèles de production de prairies concernent à ce jour les associations à base de trèfle blanc et de graminées pour lesquelles les approches de modélisations « individu-centrées » ont montré de bons résultats et ont permis d'améliorer la compréhension des conditions de coexistence entre graminées et légumineuses (SCHWINNING et PARSONS, 1996 ; SOUSSANA et OLIVEIRA MACHADO, 2000). Cependant, ces modèles ne prennent pas en compte les effets de la contrainte hydrique sur les communautés prairiales. En outre, le trèfle blanc, qui dispose d'une stratégie de colonisation et de survie atypique au sein des légumineuses fourragères (forte capacité de persistance au travers de la reproduction végétative, forte tolérance à la défoliation), pourrait ne pas être représentatif de la majorité des espèces utilisées (LOUARN *et al.*, 2015a). Pour répondre à ces limitations, le **modèle Virtual grassland** (<http://openalea.gforge.inria.fr/wiki/doku.php?id=packages:ecophysio:grassland>) a été développé sur la plate-forme de modélisation OpenAlea (PRADAL *et al.*, 2009) afin de simuler l'architecture d'une grande diversité d'espèces de graminées et de légumineuses et pour prédire

les effets des interactions plante - plante et plante - milieu abiotique sur la dynamique et les performances agronomiques des communautés prairiales (LOUARN *et al.*, 2010 et 2015b).

Le modèle Virtual grassland se compose de :

- Deux modules différents pour des plantes génériques simulant respectivement la morphogenèse des graminées (L-grass, VERDENAL *et al.*, 2008) et des légumineuses (L-egume). Ces modèles simulent le fonctionnement et l'architecture 3D du couvert (parties aériennes et racines) de l'échelle de l'organe à celle de la communauté.

- Deux autres modules simulant l'interaction du couvert végétal avec son environnement aérien d'une part (transfert de rayonnement, RATP, SINOQUET *et al.*, 2001) et souterrain d'autre part (modèle de sol adapté du modèle de culture STICS, BRISSON *et al.*, 2008). Dans Virtual grassland, chaque module est situé et orienté dans l'espace à trois dimensions afin de prendre en compte les interactions entre les éléments du peuplement.

- Une interface graphique permettant de gérer les paramètres d'entrée du modèle et de visualiser les résultats de simulation.

Dans le cas des graminées, le modèle auto-régulé de croissance des feuilles L-grass pilote le développement et permet de rendre compte du comportement de morphotypes contrastés allant des types génétiques « fourrages » (feuilles longues, faible tallage, faible nombre de racines nodales) aux types « gazons » (feuilles courtes, fort tallage, grand nombre de racines nodales). Dans le cas des légumineuses, différentes stratégies de morphogenèse sont aussi considérées (taille des organes, croissance érigée / prostrée, ramification, capacité à développer des racines nodales...). Le modèle permet de rendre compte à la fois des espèces / génotypes développant une pérennité basée sur un pivot unique (par ex. luzerne, trèfle violet, lotier...), sur un système rhizomateux (luzerne rampante) ou sur la propagation clonale à base de stolons enracinés à la surface du sol (trèfle blanc). Les sorties du modèle

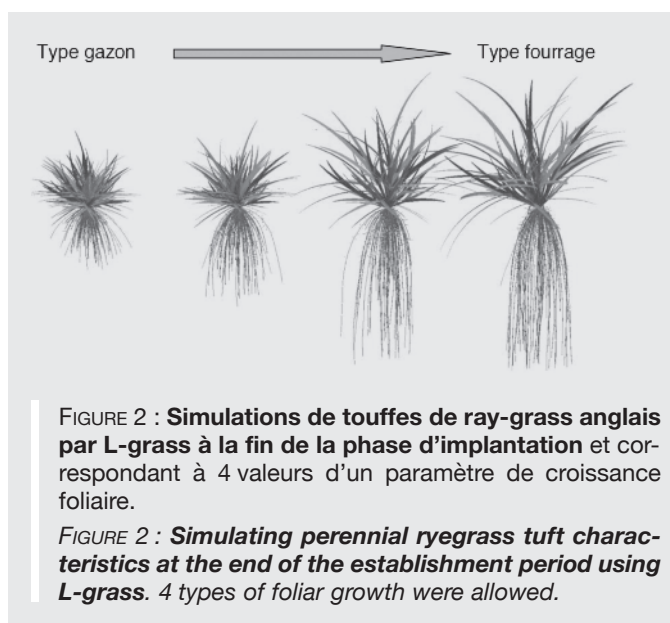
concernent l'accumulation de matière sèche, la composition biochimique (N) de chacun des constituants du mélange et les flux d'eau et d'azote dans le système sol - plantes - atmosphère.

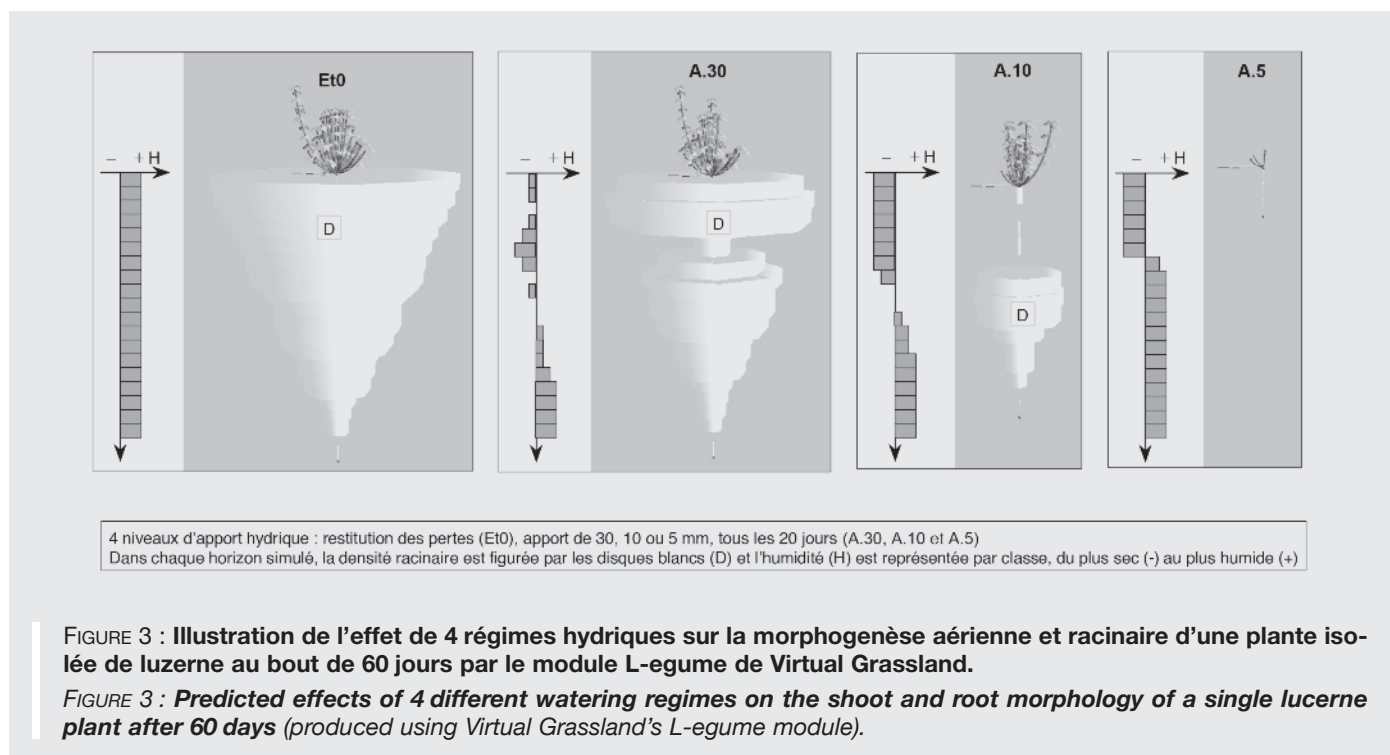
Le modèle est en cours d'évaluation à la fois pour des réponses qualitatives (par ex. réponses de plantes isolées et de couverts monospécifiques aux gradients de rayonnement, eau et N, figure 2) **et pour des réponses quantitatives de populations de plantes en associations bispécifiques** (luzerne - fétuque élevée, trèfle blanc - ray-grass anglais...). Les réponses au rayonnement, au rythme de défoliation et à l'humidité du sol sont qualitativement cohérentes pour les deux modules de plante (légumineuses et graminées). Ainsi, les simulations rendent compte correctement de ce qui est attendu d'une compétition accrue pour la lumière : une réduction du tallage (BALDISERA *et al.*, 2014), de la vitesse d'allongement et du volume racinaire, et une baisse de la densité racinaire (cm/cm³, MIGAULT, 2015). Une série de relations écophysiologiques sont prises en compte dans les modèles. **L'interaction entre le morphotype aérien** (rampant / érigé) **et la fréquence de défoliation** établie expérimentalement au sein des deux groupes d'espèces, et en particulier les graminées (HAZARD *et al.*, 1996), **est également bien représentée par les simulations**. Les génotypes érigés / à feuilles longues sont favorisés sous défoliations peu fréquentes et, inversement, les génotypes rampants / à feuilles courtes ont de meilleures performances sous coupes fréquentes. **L'effet d'un stress hydrique** se traduit en premier lieu par une modification locale des croissances de racines (réduites dans les horizons les plus secs, figure 3), puis la croissance aérienne dans son ensemble et enfin l'assimilation de C et N. La sensibilité à l'occurrence d'une période de déficit de précipitations apparaît fortement dépendante du stade de développement ; les stades d'implantation (où l'enracinement est peu profond) simulés par L-egume sont ressortis comme particulièrement sensibles.

L'évaluation quantitative du modèle pour des communautés multispécifiques est toujours en cours. Elle implique la comparaison de la productivité, de la structure de taille et de la distribution de l'azote entre les individus / espèces.

3. La formation des graines et le passage à la génération suivante

Au-delà de la production végétative, voire de la démographie des plantes en place, il est important de simuler la production de graines. C'est notamment le cas pour des modèles de production de semence par exemple. **Mais la simulation de la composition génétique de cette production individuelle de graines permet surtout de simuler l'évolution génétique du peuplement et pourrait contribuer à rationaliser des schémas de sélection**. On peut modéliser la variabilité génétique des individus simulés en considérant les paramètres comme des variables génétiques qui varient au sein de chaque population





autour, par exemple, d'une valeur moyenne et avec une distribution suivant une loi normale. On peut ainsi évaluer la part de variabilité génétique dans celle des phénotypes observés au champ.

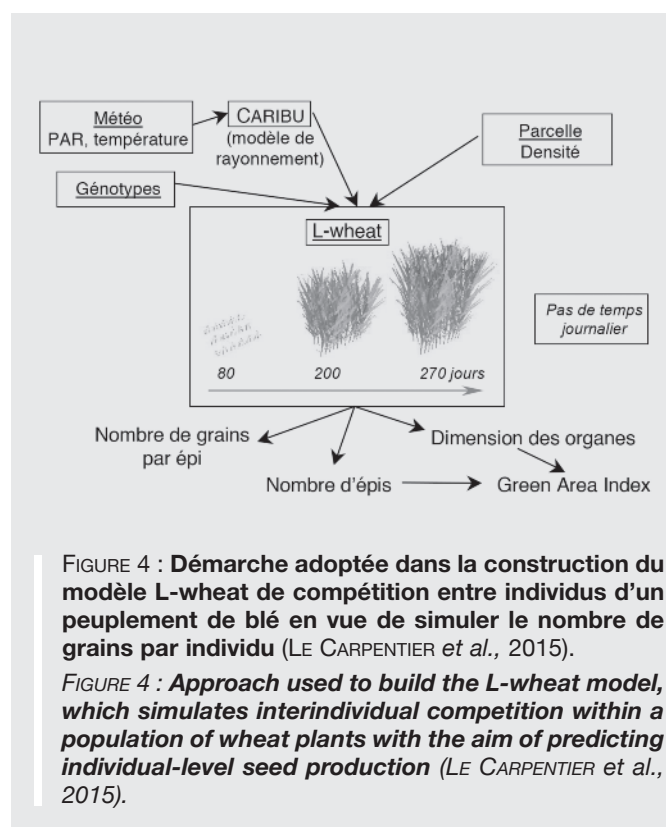
■ Exemple d'une espèce annuelle : le blé

Pour aborder la question de la transmission des caractères avec variation liée à la reproduction sexuée, l'exemple des céréales est une base incontournable. Nous nous sommes appuyés sur un travail de thèse en cours justement dédié à cette question chez le blé (LE CARPENTIER *et al.*, 2015) pour tester la **représentation de la variabilité génétique dans un modèle de simulation de grains** (figure 4). Pour les variétés de blé, le modèle en cours de construction reprend plusieurs aspects du modèle Adelblé (FOURNIER *et al.*, 2003) qui relève de la même logique que le modèle précédent et qui simule la dynamique de l'architecture 3D d'une plante de blé. La date de passage du stade végétatif au stade reproducteur est calculée avec le formalisme de précocité du modèle de production de blé Sirius (JAMIESON *et al.*, 1998 ; *et al.*, 2012). Cette transition est un élément important pour la construction de l'architecture, car elle stoppe la production de nouvelles feuilles, déclenche le début de l'allongement de la tige et intervient donc également dans la dynamique de tallage.

Afin de prendre en compte la compétition entre les individus du peuplement, qu'il soit mono- ou plurivariétal, la formation des épis et des grains doit être simulée en fonction de la compétition pour la lumière entre les talles. Les caractères les plus notablement impactés par la compétition pour la lumière au cours du développement du blé sont i) l'élaboration du nombre final d'épis et ii) la surface des feuilles. Pour simuler l'impact de cette compétition, nous prenons en compte des boucles de

rétroaction dans les règles de développement du modèle, qui conduisent à une plasticité de l'architecture.

La date d'épiaison est calculée en fonction de la date de transition florale et donc du nombre final de feuilles. Chaque épi produit indépendamment des grains jusqu'à la maturité de la plante en fonction du rayonnement intercepté par l'axe qui le porte. Le calcul du nombre de grains par plante est donc une résultante de l'expression de toutes les sources de plasticité au cours de la croissance.



Ce modèle **permet** actuellement **de décrire les effets de compétition entre variétés dans un mélange variétal, et les variations de fréquence de chaque composante** qui en résultent au cours des ressemis, question essentielle pour établir des recommandations d'utilisations pour de telles structures variétales. Le couplage à un modèle génétique, permettant de décrire la ségrégation des gènes responsables de l'architecture et de la phénologie de chaque variété, est en cours.

■ Exemple d'une espèce pérenne : le ray-grass anglais

Une question importante dans la gestion des peuplements hétérogènes, que ce soit dans le cas de prairies ou de mélanges variétaux, est la **compréhension des phénomènes de compétition entre plantes, qui vont affecter le succès de reproduction (*fitness*) de chaque individu, et donc l'évolution de leur composition génétique dans le temps** (après ressemis ou par propagation végétative). La modélisation individu-centré du type de L-grass par exemple permet justement une prise en compte des mécanismes sous-jacents, tout en facilitant une représentation génétique réaliste, *i.e.* basée sur les traits fonctionnels impliqués. Un des usages des modèles individu-centrés concerne aussi les schémas de sélection comportant des étapes de recombinaison. Chez les espèces fourragères, les étapes de recombinaison se font par intercroisements (polycross) d'un nombre plus ou moins important d'individus sélectionnés (de 4 à plusieurs centaines). Dans ces intercroisements on ne connaît pas la contribution exacte de chaque individu à la génération suivante. Il serait très utile de prédire à l'avance le mérite génétique de la population obtenue par le croisement entre tous les individus choisis par le sélectionneur, selon les conditions environnementales dans lequel il a été réalisé. Pour cela, la contribution de chaque individu dans les échanges de gamètes se produisant au moment de la reproduction doit être prise en compte. A cette fin, la variabilité génétique va être modélisée en construisant chaque individu avec différents allèles ayant différents effets sur les *loci* expliquant la variabilité des caractères étudiés. Les modèles précédemment décrits peuvent ainsi simuler l'effet des conditions de milieu sur la production de graines de chaque individu. En conséquence, si l'on distribue les allèles attachés à chaque caractère selon les lois de la recombinaison, on peut prévoir la composition génétique du nuage pollinique d'une part et de la population de fleurs fécondables d'autre part. **La reproduction sexuée peut ainsi être simulée selon la densité en fleurs du peuplement ainsi que la composition génétique du nuage pollinique produit par la population** en cours de reproduction sur le terrain ou de sélection *ex situ*.

L'une des principales pressions de sélection appliquées aux populations de plantes des prairies **est l'intensité de la défoliation** pour laquelle l'architecture de la plante sera une composante clé dans de la réponse de la plante. Sous de fortes pressions sélectives, la diversité

génétique de la population de plantes peut diminuer sous l'effet de la sélection. De façon simultanée, l'action de **la plasticité phénotypique** qui peut engendrer des modifications phénotypiques pour un génotype donné, **peut contrebalancer la diminution de la diversité génétique** des traits soumis à sélection (CHEETHAM *et al.*, 1995).

Une expérimentation conduite à Lusignan (GRENIER, 2006) offre un ensemble de données permettant de tester la valeur de telles approches théoriques. Afin de contribuer à la définition des déterminants écophysologiques impliqués dans l'évolution génétique d'une population de plantes, deux générations successives (G0 et G1) d'une population de plantes de ray-grass pérenne ont été analysées (GRENIER, 2006 ; COMBES *et al.*, 2015).

Parallèlement, le modèle L-grass a été couplé à un module de génétique des populations dans lequel les caractères simulés par le modèle L-grass sont supposés avoir un déterminisme génétique relativement simple (COMBES *et al.*, 2015). Les résultats de simulations de ce **modèle écophysio-génétique** ont été comparés aux distributions observées des caractères mesurés sur l'expérimentation. La production grainière des plantes simulée à partir du modèle L-grass, qui donnera lieu à la génération G1, est obtenue en utilisant le principe de l'indice de récolte qui détermine à l'échelle de la plante le poids de graines par plante individuelle à partir de la biomasse totale de cette plante, et dont on déduit le nombre de graines en appliquant le poids de mille grains observé chez cette espèce. La relation empirique a été paramétrée à l'aide des données expérimentales. Le génotype de chaque plante mère et la contribution pollinique aléatoire de chaque individu de la population permettent de définir le génotype des graines produites. Le phénotype de chaque plante de cette génération G1 est déterminé sous

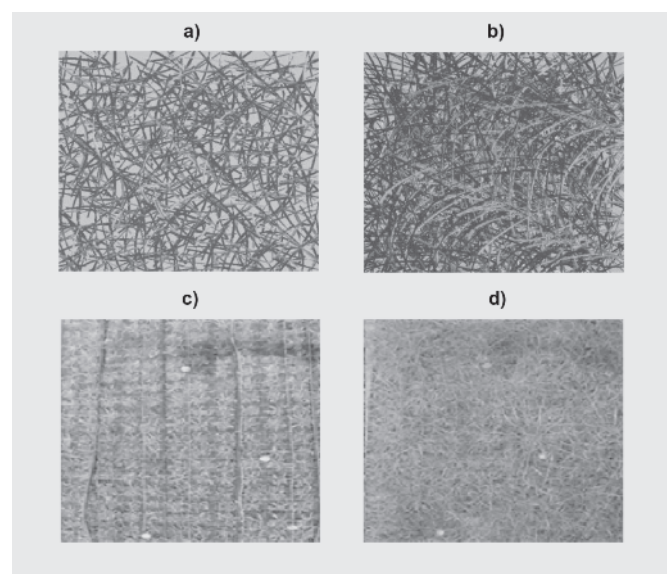


FIGURE 5 : Images des populations de plantes virtuelles (a et b) comparées aux couverts réels (c et d) en fin de repousse (coupes fréquentes (a et c) et peu fréquentes (b et d)).

FIGURE 5 : Images of virtual (a, b) and actual (c, d) plant populations at the end of the regrowth period (following frequent (a, c) and (b, d) infrequent cutting).

l'hypothèse d'un déterminisme génétique simple (effet de quatre *loci* à effet additif des allèles) du paramètre de L-grass qui permet de contrôler les divers traits morphologiques associés aux types génétiques fourrage ou gazon chez le ray-grass anglais (VERDENAL *et al.*, 2008). La morphogenèse de chaque plante mère est modélisée à partir de son génotype défini par les allèles aux 4 *loci* impliqués dans ce trait de la morphogenèse et des conditions de micro-environnement dans lesquels elle pousse. Le modèle calcule, prenant ainsi en compte l'interaction génotype x environnement, la contribution de chaque individu à la production de graines et ainsi la constitution génétique de la nouvelle génération avec la nouvelle combinaison allélique qui résulte de la recombinaison, de la production de gamètes mâles (pollen) et femelles (ovules) et des fécondations croisées entre individus.

Une première série de simulations avec le modèle L-grass couplé au modèle de génétique de population montre un comportement similaire aux observations en termes de dynamique du nombre de talles (figure 5), de production de graines et d'évolution d'une génération à l'autre. En particulier, la forte stabilité de la distribution allélique dans les deux modes de défoliation, liée à la forte plasticité de l'espèce, s'est bien retrouvée dans la très faible variation d'une génération à l'autre de la courbe de distribution des valeurs individuelles du paramètre qui intervient dans la croissance foliaire et l'auto-organisation de la talle qui en résulte.

Conclusions

Les modèles en cours de développement ouvrent des perspectives nouvelles dans deux secteurs essentiels pour améliorer plus efficacement la conception et la diffusion de pratiques adaptées aux conditions futures. Tout d'abord, ils permettent d'explorer les effets de la biodiversité semée sans coût expérimental supplémentaire dans des situations pédoclimatiques extrêmement diverses. Sur les années d'exploitation de l'herbe, on peut simuler les impacts sur la composition de la prairie semée, sa production, la qualité du fourrage produit (tant au pâturage qu'en fauche) et les échanges avec l'environnement physique. Ensuite, ils deviennent un outil puissant pour prédire le résultat génétique des croisements que les obtenteurs de variétés fourragères sont amenés à utiliser dans le cadre de leurs schémas de sélection. Ils permettent ainsi de mieux trier *a priori* parmi les innombrables combinaisons qui doivent être étudiées en croisements dans le cadre de la sélection variétale pour les mélanges et qu'il est évidemment impossible de tester en parcelle expérimentale. Ces modèles seront donc de puissants auxiliaires de la recherche dans les années qui viennent. A ce jour, ils restent encore à valider dans diverses situations bien typées.

Pour l'avenir, deux types de conditions qui ne sont pas spécifiquement prises en compte actuellement, seront encore à explorer. En premier lieu, pour définir les idéotypes à la base des variétés qui seront semées dans 30 ans, il faudra beaucoup mieux intégrer les variations

de la teneur atmosphérique en CO₂ dont on sait qu'elle est cruciale pour le fonctionnement des végétaux et d'autre part qu'elle pourrait facilement doubler d'ici la fin du siècle. La plupart des lois de réponse de la plante à la température et au déficit hydrique sont à reprendre en fonction de la teneur en gaz carbonique de l'air. En second lieu, les variables biotiques ne sont pas à ce jour explicitement prises en compte. Or, on sait que les résistances aux agresseurs sont une composante importante de l'amélioration des plantes. En outre, l'interaction des populations d'agresseurs avec les cultures reste encore peu connue et son impact est peu évalué dans les modèles de production.

Pour finir, il faudra que les efforts de simulations très avancés sur les graminées soient accrus sur les légumineuses dont il est attendu que leur contribution à la production fourragère soit renforcée dans les années qui viennent du fait i) de l'urgente nécessité d'une autonomie protéique des pays d'élevage, ainsi que ii) de leur contribution très efficace à la lutte contre la production de gaz à effet de serre par l'agriculture.

Accepté pour publication,
le 25 mars 2016

Remerciements : Ce travail a bénéficié de l'aide du projet CLIMAGIE du métaprogramme Adaptation au Changement Climatique de l'Agriculture et de la Forêt (ACCAF) de l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BALDISERA T., FRAK E., CARVALO P., LOUARN G. (2014) : "Plant development controls leaf area expansion in alfalfa plants competing for light", *Annals of Botany*, 113 (1), 145-157.
- BRISSON N., LAUNAY M., MARY B., BEAUDOIN N. (2008) : *Conceptual basis, formalisations and parameterization of the STICS crop model*, Quae éd., 297 p.
- CHEETHAM A.H., JACKSON J.B.C., HAYEK L.A.C. (1995) : "Quantitative genetics of bryozoan phenotypic evolution. III. Phenotypic plasticity and the maintenance of genetic variation", *Evolution*, 49 (2), 290-296.
- CHELLE M., ANDRIEU B. (1998) : "The nested radiosity model for the distribution of light within plant canopies", *Ecol. Modelling*, 111, 75-91.
- COMBES D., LITRICO I., BARRE P., ESCOBAR-GUTIÉRREZ A., SANCHEZ L., LOUARN G. (2015) : "Effets de l'intensité de la défoliation sur la composition génétique et phénotypique d'une population virtuelle de ray-grass", J.L. Durand *et al.* éd., *Adaptation des Prairies semées au changement climatique*, INRA, Poitiers, 16-17 novembre 2015, 149-155.
- DURAND J.L., BERNARD F., LARDY R., GRAUX I. (2010) : "Changement climatique et Prairies: l'essentiel des impacts", Brisson et Levraud éd., *Livre vert du projet CLIMATOR. Changement climatique, agriculture et forêt en France : simulations d'impacts sur les principales espèces*, ADEME et INRA, 181-190.
- FOURNIER C., ANDRIEU B., LJUTOVAC S., SAINT JEAN S. (2003) : "ADEL-wheat: a 3D architectural model of wheat development", *Plant Growth Modeling and Applications*, B.G. Hu, M. Jaeger eds, 54-66.

- GRENIER S. (2006) : *Impact de la plasticité phénotypique et de la sélection sur l'évolution morphologique et génétique des populations : le cas d'une graminée pérenne, Lolium perenne L., sous défoliation*, thèse de l'Université de Poitiers, 258 p.
- HAZARD L., GHESQUIÈRE M., BARRAUX C. (1996) : "Genetic variability for leaf development in perennial ryegrass populations", *Canadian J. Plant Science*, 76 (1), 113-118.
- HE, J., LE GOUIS J., STRATONOVITCH P., ALLARD V., GAJU O., HEUMEZ E., ORFORD S., SEMENOV M.A. (2012) : "Simulation of environmental and genotypic variations of final leaf number and anthesis date for wheat", *Europ. J. Agronomy*, 42, 22-33.
- JAMIESON P.D., SEMENOV M.A., BROOKING I.R., FRANCIS G.S. (1998) : "Sirius: a mechanistic model of wheat response to environmental variation", *Europ. J. Agronomy*, 8, 161 79.
- LAFARGE M., DURAND J.L. (2010) : *Comment l'Herbe Pousse. Structures clonales et spatiales des graminées*, Quae éd., Paris.
- LAFARGE M., MAZEL C., HILL D.R. (2005) : "A modelling of the tillering capable of reproducing the fine-scale horizontal heterogeneity of a pure grass sward and its dynamics", *Ecological Modelling*, 183, 125-141.
- LE CARPENTIER C., BARILLOT R., GOLDRINGE I., ENJALBERT J., ANDRIEU B. (2015) : "Un modèle architecturé 3D pour l'étude de la compétition pour la lumière à l'intérieur des associations variétales de blé", J.L. Durand et al. éd., *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, INRA, Poitiers, 16-17 novembre 2015, 137-148.
- LINDENMAYER A. (1968) : "Mathematical models for cellular interactions in development I. Filaments with one-sided inputs", *J. Theor. Biol.*, 18, 280-299
- LOUARN G., CORRE-HELLOU G., FUSTEC J. et al. (2010) : "Déterminants écologiques et physiologiques de la productivité et de la stabilité des associations graminées-légumineuses", *Innovations Agronomiques*, 11, 79-99.
- LOUARN G., PEREIRA-LOPÈS E., FUSTEC J., MARY B., VOISIN A.S., DE FACCO CARVALHO P.C., GASTAL F. (2015a) : "The amounts and dynamics of nitrogen transfer to grasses differ in alfalfa and white clover-based grass-legume mixtures as a result of rooting strategies and rhizodeposit quality", *Plant and Soil*, 389 (1-2), 289-305.
- LOUARN G., ESCOBAR-GUTIÉRREZ A., MIGAULT V., FAVERJON L., COMBES D. (2015b) : "Virtual grassland : un modèle individu-centré pour simuler la dynamique des communautés prairiales en réponse à la disponibilité en eau en N du sol", J.L. Durand et al. éd., *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, INRA, Poitiers, 16-17 novembre 2015, 132-136.
- MAIRE V., SOUSSANA J.F., GROSS N., BACHELET B., PAGÈS L., MARTIN R., et al., HILL D. (2013) : "Plasticity of plant form and function sustains productivity and dominance along environment and competition gradients. A modeling experiment with Gemini", *Ecological Modelling*, 254, 80-91.
- MARTIN G., FELTEN B., DURU M. (2011) : "Forage rummy: A game to support the participatory design of adapted livestock systems", *Environmental Modelling & Software*, 26 (12), 1442-1453.
- MIGAULT V. (2015) : *Insertion de la morphogenèse racinaire dans L-grass, un modèle structure-fonction de graminées fourragères*, thèse de doctorat de l'Université de Poitiers.
- MIGAULT V., LOUARN G., COMBES D., ESCOBAR-GUTIÉRREZ A. (2015) : "L-grass : un modèle de morphogenèse de la plante entière de ray-grass anglais", J.L. Durand et al. éd., *Adaptation des prairies semées au changement climatique*, INRA, Poitiers, 16-17 novembre 2015, 124-131.
- PAGÈS L., BÉCEL C., BOUKCIM H., MOREAU D., NGUYEN C., VOISIN A.S. (2014) : "Calibration and evaluation of ArchiSimple, a simple model of root system architecture", *Ecological Modelling*, 290, 76-84.
- PRADAL C., BOUDON F., NOUGUIER C., CHOPARD J., GODIN C. (2009) : "PlantGL: a Python-based geometric library for 3D plant modelling at different scales", *Graphical Models*, 71, 1-21.
- PRIETO I., VIOLLE C., BARRE P., DURAND J.L., GHESQUIÈRE M., LITRICO I. (2015) : "Complementary effects of species and genetic diversity on productivity and stability of sown grasslands", *Nature plants*, 1, 4, 1-5.
- PRUSINKIEWICZ P. (1999) : "A look at the visual modeling of plants using L-systems", *Agronomie*, 19 (3-4), 211-224.
- RUGET F., DELECOLLE R., LE BAS C., DURU M., BONNEVIALE N., RABAUD V., DONET I., PERARNAUD V., PANIAGUA S. (2001) : "L'estimation régionale des productions fourragères. Colloque Ager-Mia, 31 août 2000", *Modélisation des agroécosystèmes et aide à la décision*, éd. Cirad-INRA, Montpellier, Collection Repères, Malézieux, Trébuil, Jaeger éd., 263-282.
- RUGET F., NOVAK S., GRANGER S. (2006) : "Du modèle STICS au système ISOP pour estimer la production fourragère. Adaptation à la prairie, application spatialisée", *Fourrages*, 186, 241-256.
- RUGET F., DURAND J.L., RIPOCHE D., GRAUX A.I., BERNARD F., LACROIX B., MOREAU J.C. (2013) : "Impacts des changements climatiques sur les productions de fourrages (prairies, luzerne, maïs) : variabilité selon les régions et les saisons", *Fourrages*, 214, 99-110.
- SCHWINNING S., PARSONS A.J. (1996) : "A spatially explicit population model of stoloniferous N-fixing legumes in mixed pasture with grass", *J. Ecology*, 84, 815-826.
- SINOQUET H., LE ROUX X. et al. (2001) : "RATP: a model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration and photosynthesis within canopies: application to an isolated tree crown", *Plant, Cell & Environment*, 24 (4), 395-406.
- SOUSSANA J.F., OLIVEIRA-MACHADO A. (2000) : "Modelling the dynamics of temperate grasses and legumes in cut mixtures", Lemaire G., Hodgson J., de Moraes A., Nabinger C., de Carvalho P.C. eds, *Grassland ecophysiology and grazing ecology*, CAB International, Wallingford, 169-190.
- SOUSSANA J.F., MAIRE V., GROSS N., BACHELET B., PAGÈS L., MARTIN R. et al., WIRTH C. (2012) : "Gemini: A grassland model simulating the role of plant traits for community dynamics and ecosystem functioning. Parameterization and evaluation", *Ecological Modelling*, 231, 134-145.
- VERDENAL A., COMBES D., ESCOBAR-GUTIÉRREZ A. (2008) : "A study of ryegrass architecture as a self-regulated system, using functional-structural plant modelling", *Functional Plant Biology*, 35, 911-924.



Association Française pour la Production Fourragère

La revue *Fourrages*

est éditée par l'Association Française pour la Production Fourragère

www.afpf-asso.org



AFPF – Centre Inra – Bât 9 – RD 10 – 78026 Versailles Cedex – France

Tél. : +33.01.30.21.99.59 – Fax : +33.01.30.83.34.49 – Mail : afpf.versailles@gmail.com

Association Française pour la Production Fourragère