

# Modélisation de la phénologie reproductive de *Lolium perenne* :

intégration des effets de l'environnement et de la diversité génétique sur les interactions entre morphogénèse végétative et induction florale

**Simon Rouet**

Soutenance de thèse de doctorat  
Poitiers, 19 mai 2021

**Jean-Louis Durand** - Directeur de thèse  
**Romain Barillot** - Co-encadrant

**Delphine Luquet** - Rapporteuse  
**Christophe Godin** - Rapporteur  
**Maryse Laloï** - Examinatrice  
**Iñaki Garcia de Cortazar** - Examineur  
**Rossitza Atanassova** - Examinatrice  
**Bruno Andrieu** - Examineur

# Plan de la présentation

- Introduction
- Objectifs
- Approche expérimentale
- Modèle L-GrassF
- Evaluation de L-GrassF
- Discussion et perspectives

# INTRODUCTION

# Prairies et graminées pérennes dans les prairies

Les prairies forment une communauté majeure

Une grande diversité de formations dans des environnements très contrastés

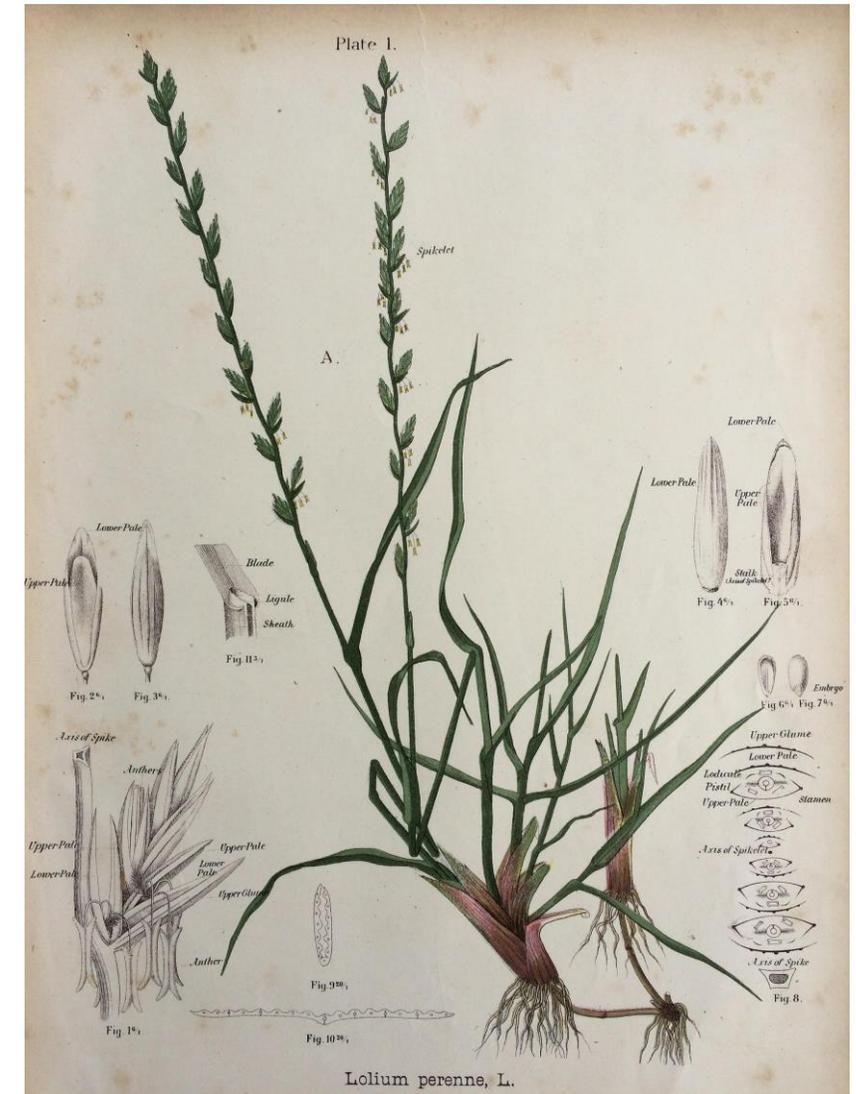
Une importance écologique et agronomique

Les graminées pérennes sont les composantes principales des prairies

## Le ray-grass anglais, *Lolium perenne*

FAO, Martin et al 2020

Simon Rouet - 19 mai 2021



# Le ray-grass anglais

## La talle

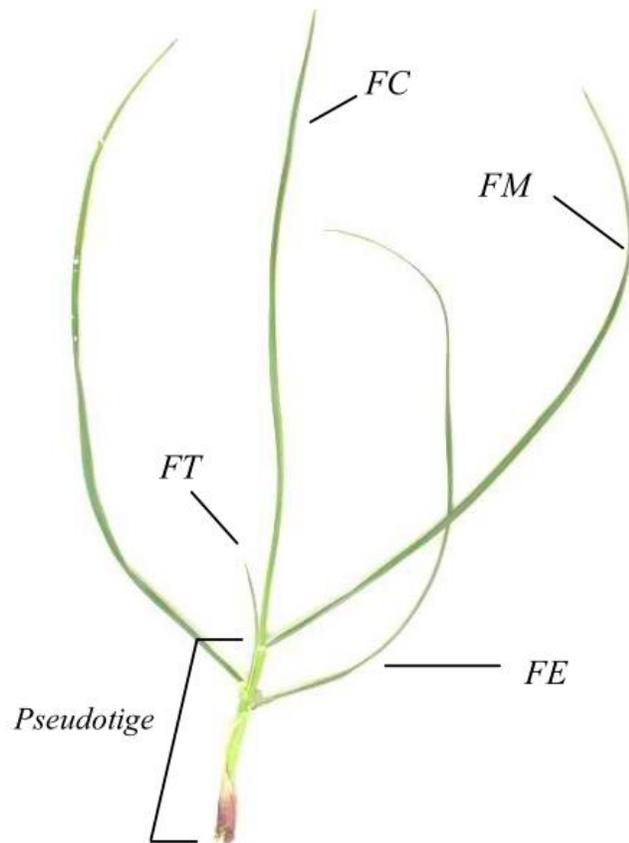


Photo S. Carre/A. Verdenal

Gillet 1980, Verdenal 2008

## L'apex

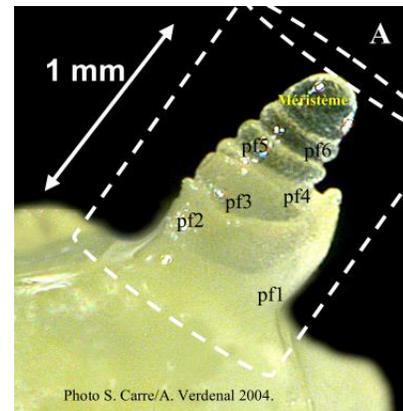


Photo S. Carre/A. Verdenal 2004.

Simon Rouet - 19 mai 2021



Lolium perenne, L.

# La phénologie

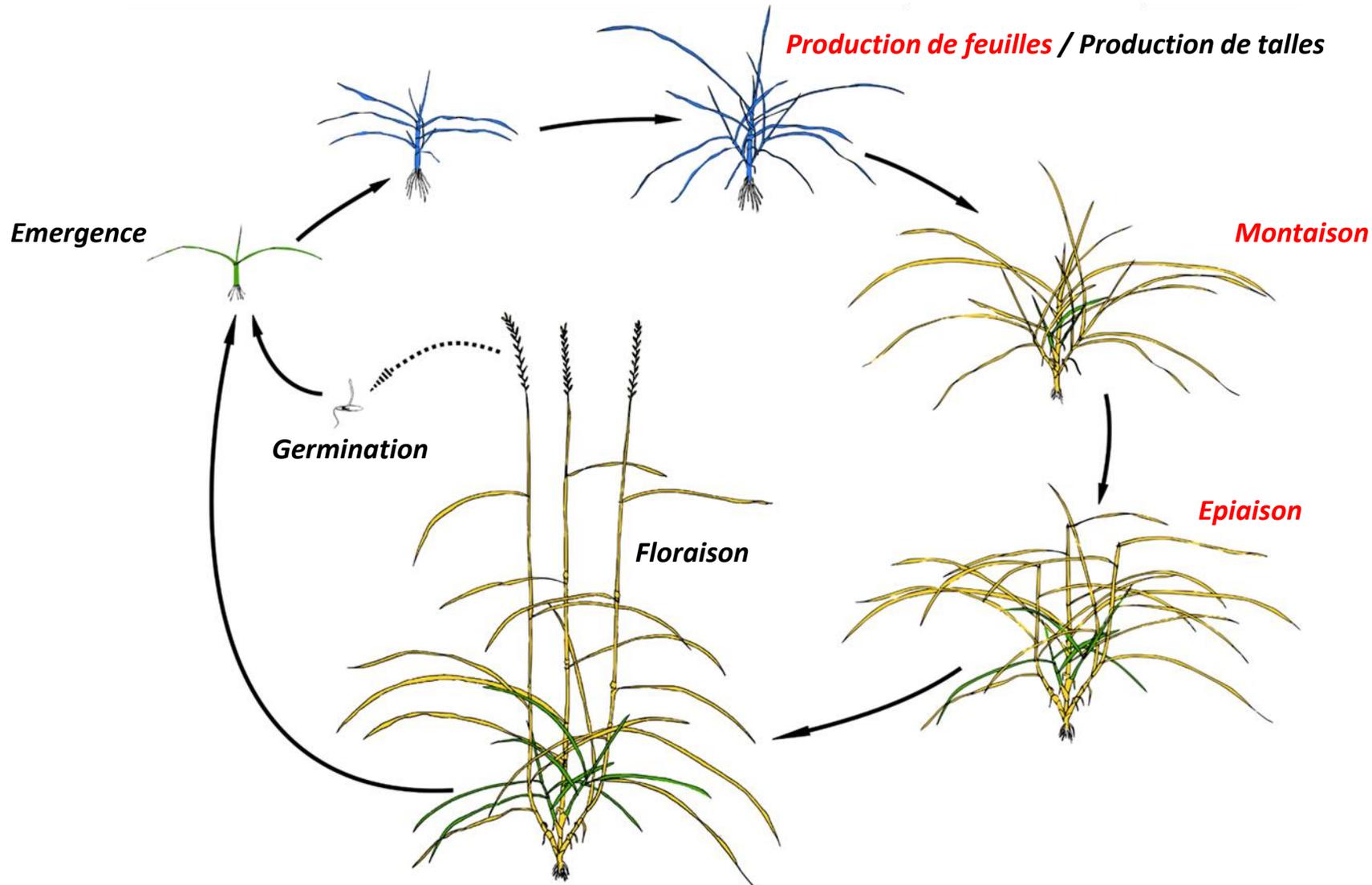
“ La phénologie est l'étude de l'apparition dans le temps d'évènements biologiques, des causes biotiques et abiotiques du moment de ces apparitions et des relations entre différents évènements chez une même espèce ou différentes espèces.

Liethe, 1974

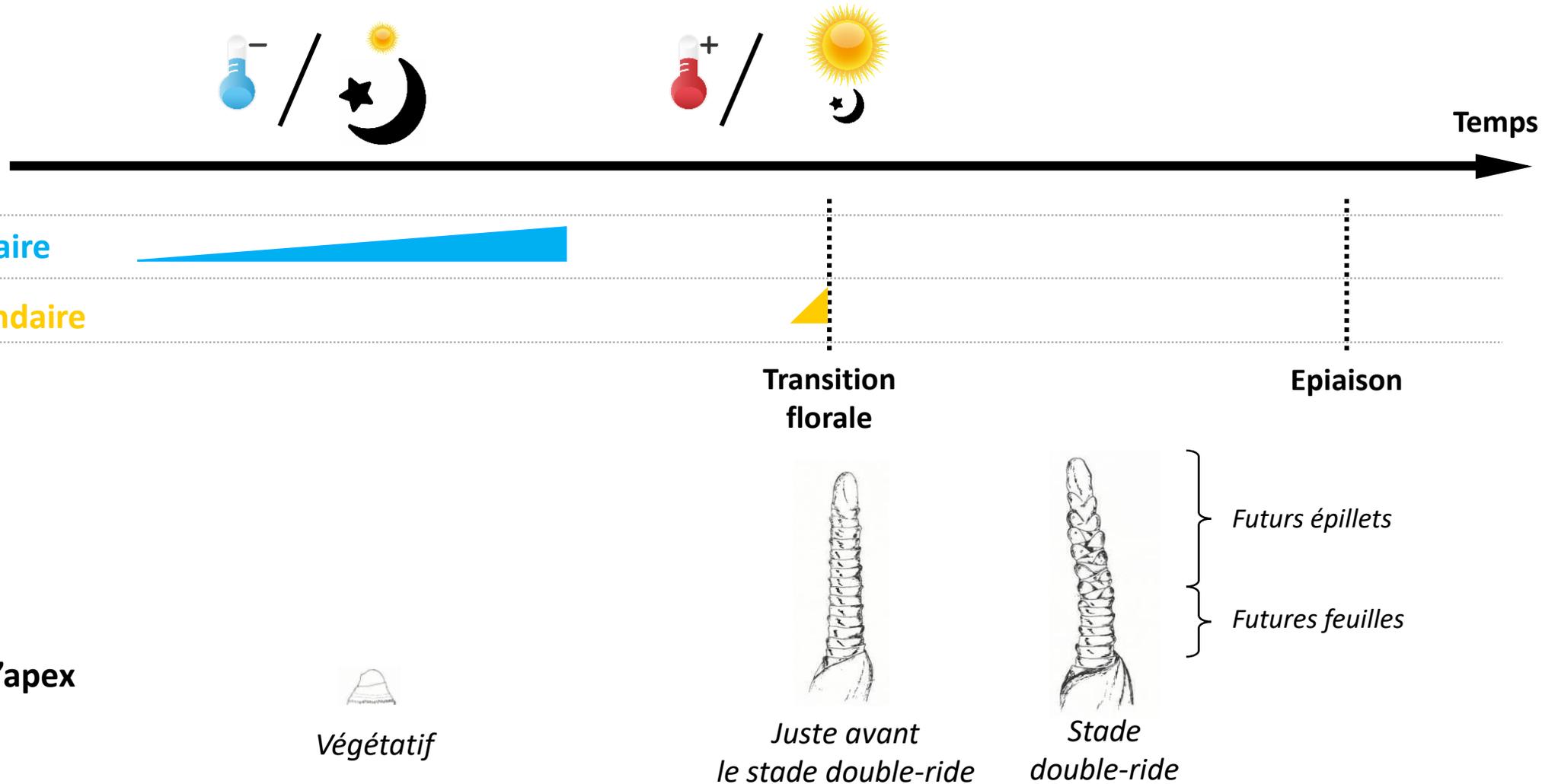
”



# La phénologie reproductive du ray-grass anglais

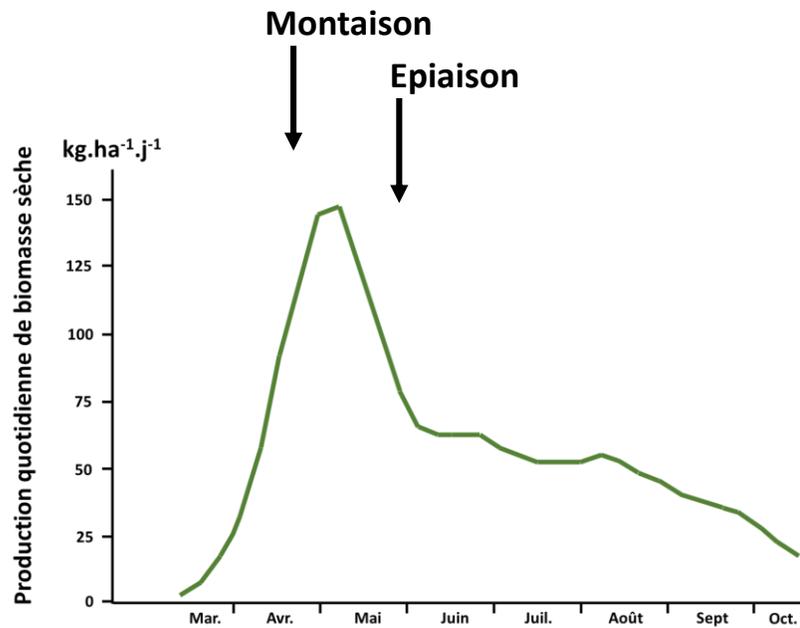


# Induction florale du ray-grass anglais



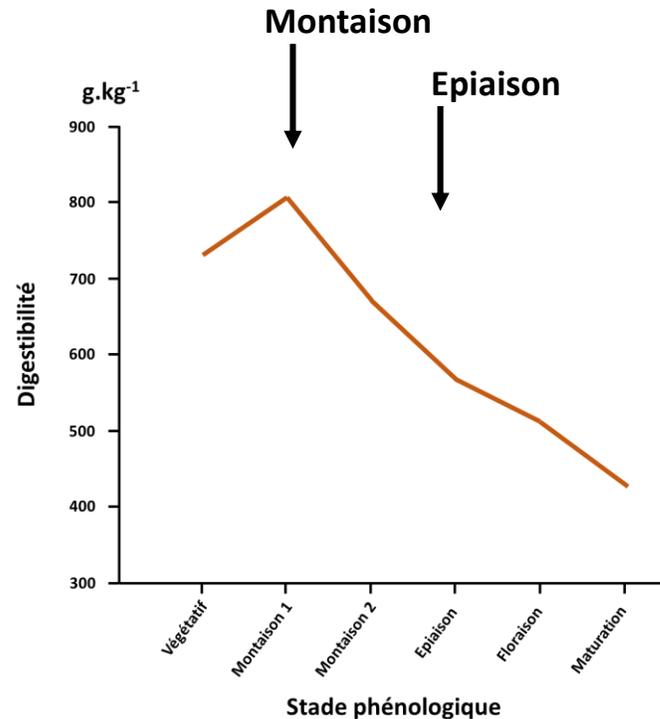
# Conséquences de la phénologie sur la production primaire et la pérennité des prairies

## Productivité



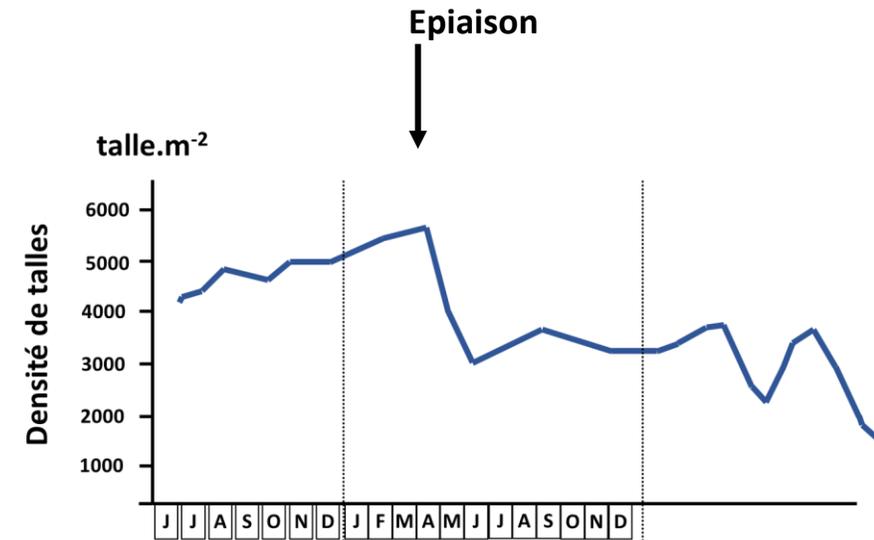
*adapté de Corral & Fenlon 1978*

## Digestibilité



*adapté de Carrère et al. 2010*

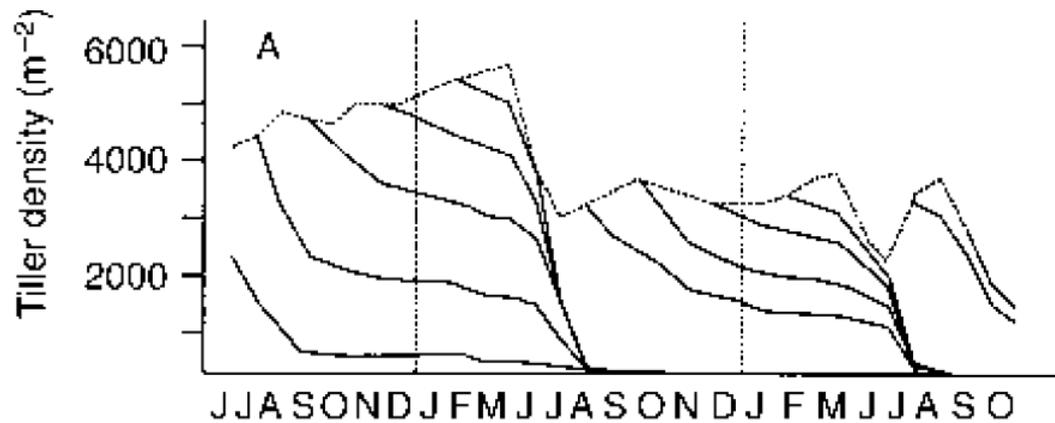
## Densité de talles



*adapté de Matthew et al. 2000*

# Complexité de la phénologie : diversité des histoires des talles

Cohortes de talles sur une parcelle de ray-grass anglais au cours de la saison



*Matthew et al. 2000*



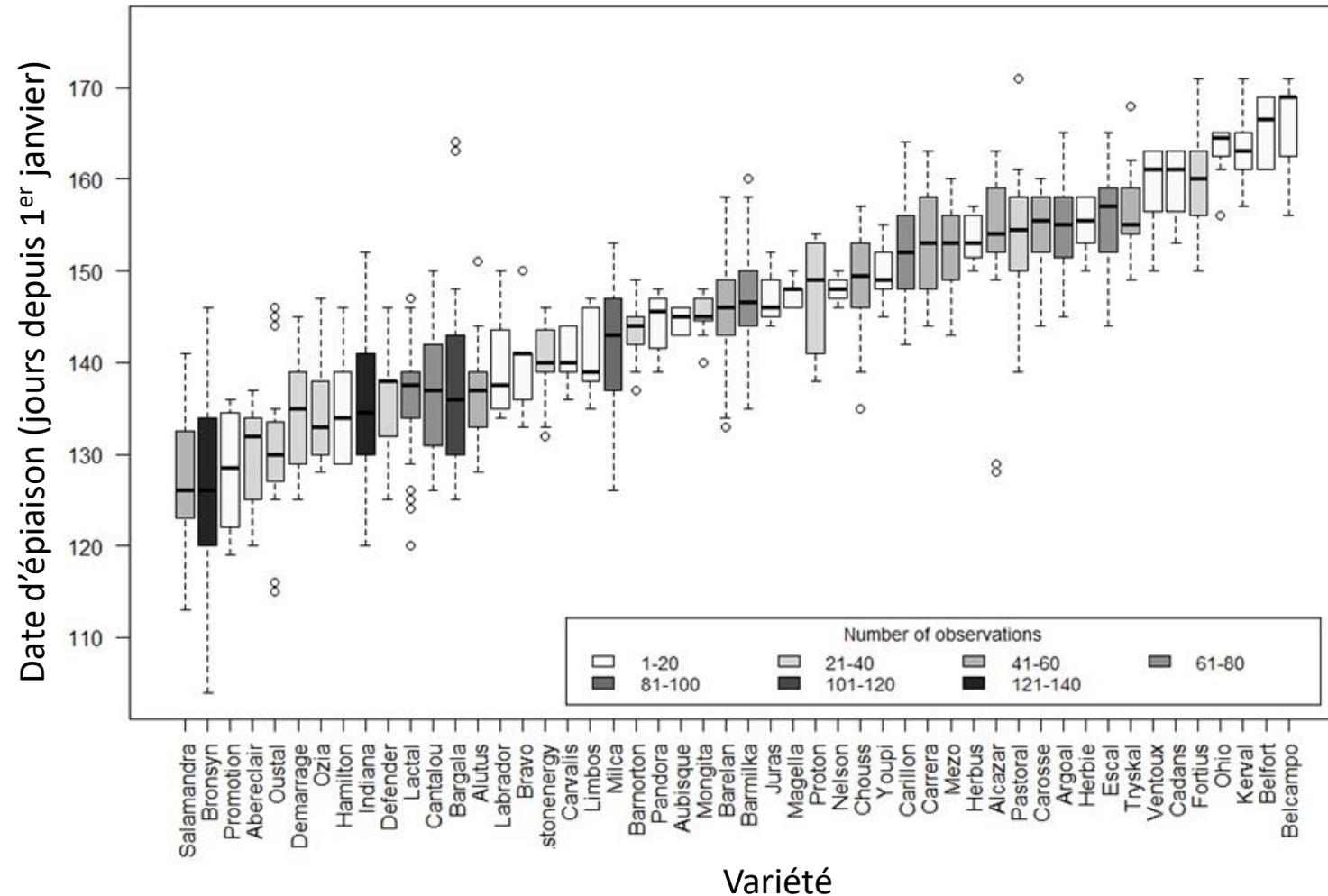
## Graminée pérenne

- Forte diversité des âges des talles
- Des comportements reproducteurs différents

# Complexité de la phénologie : diversité génétique et variabilité environnementale

## Données de précocité GEVES :

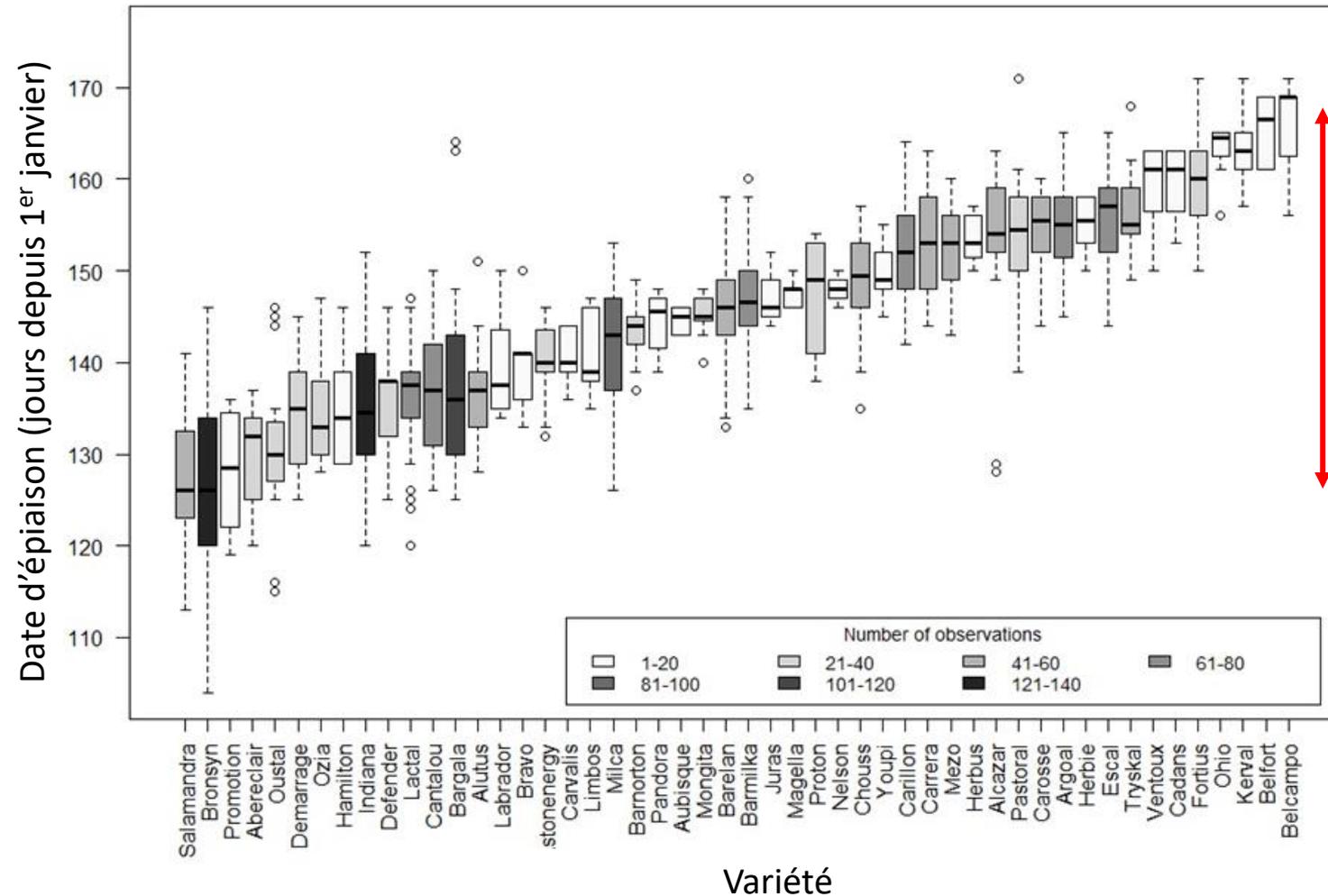
Evaluation des variétés candidates à l'inscription au catalogue



# Complexité de la phénologie : diversité génétique et variabilité environnementale

## Données de précocité GEVES :

Evaluation des variétés candidates à l'inscription au catalogue

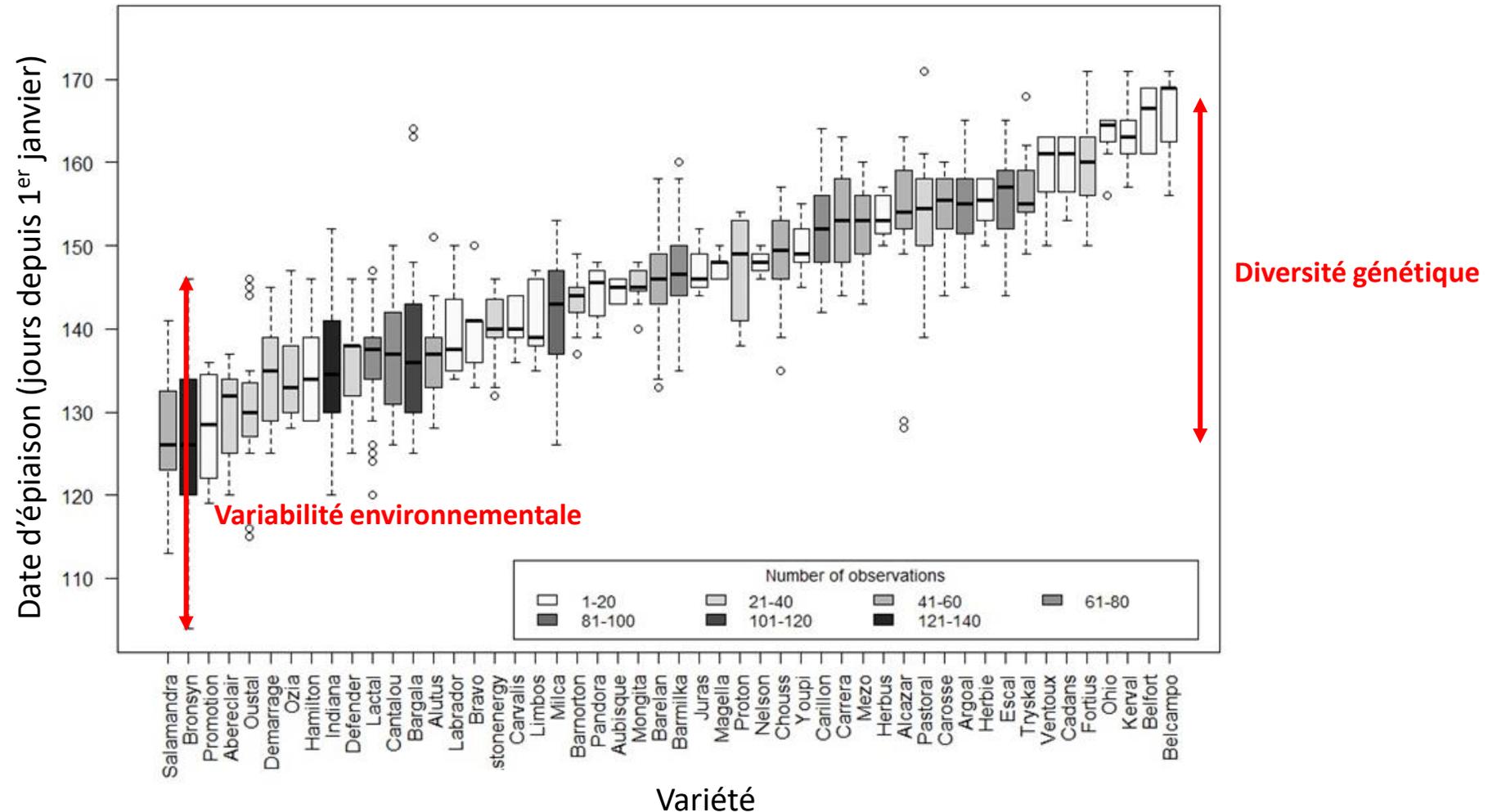


Diversité génétique

# Complexité de la phénologie : diversité génétique et variabilité environnementale

## Données de précocité GEVES :

Evaluation des variétés candidates à l'inscription au catalogue



# Besoins de nouveaux modèles informatiques de la phénologie des graminées pérennes

## Dans les modèles de prairie actuels, la phénologie reproductive est souvent :

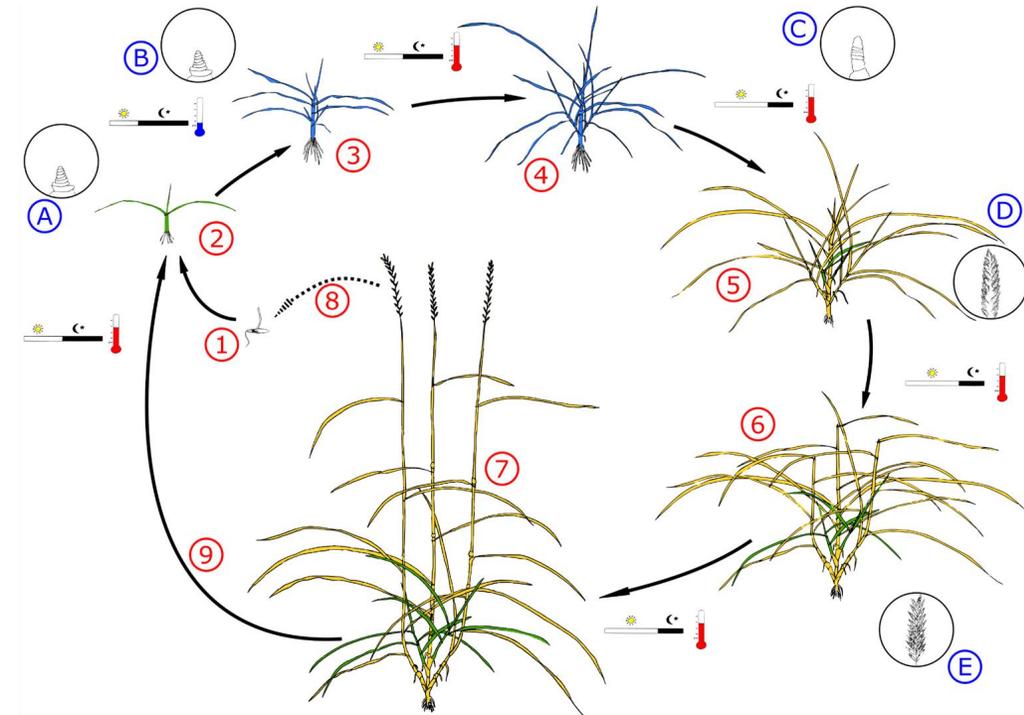
- une variable d'entrée
- peu dépendante des conditions environnementales
- indépendante de la diversité génétique

## Réalisation d'un modèle mécaniste du développement reproducteur du ray-grass anglais pour comprendre la phénologie et mieux la prédire ?

- induction comme un processus continu
- échelle de la talle
- morphogénèse
- démographie des talles

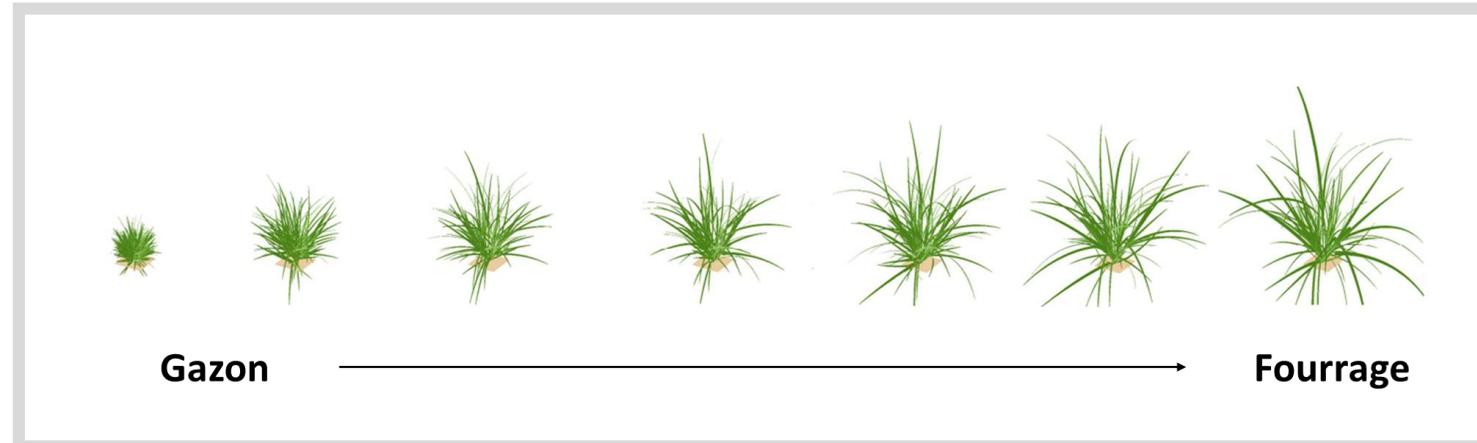
## Pourtant, la phénologie est :

- dépendante des conditions environnementales
- variable génétiquement
- dépendante de l'histoire des talles



# Le modèle L-Grass : un modèle structure-fonction

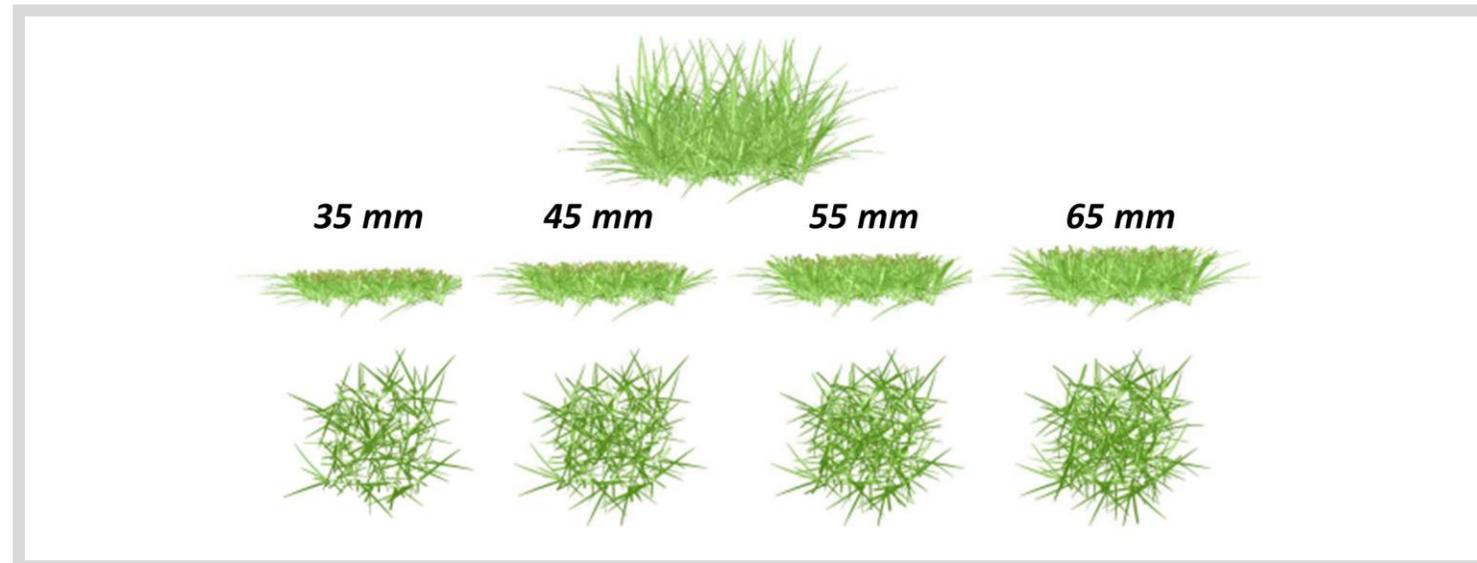
Donne une **représentation 3D explicite** de la structure des organes de la plante et leur associe des **propriétés fonctionnelles**



## Un modèle individu-centré qui simule :

- la croissance foliaire
- le tallage
- la diversité génétique
- la réponse à la coupe

*adapté de Verdenal 2008*



# OBJECTIF

# OBJECTIF ET HYPOTHÈSE

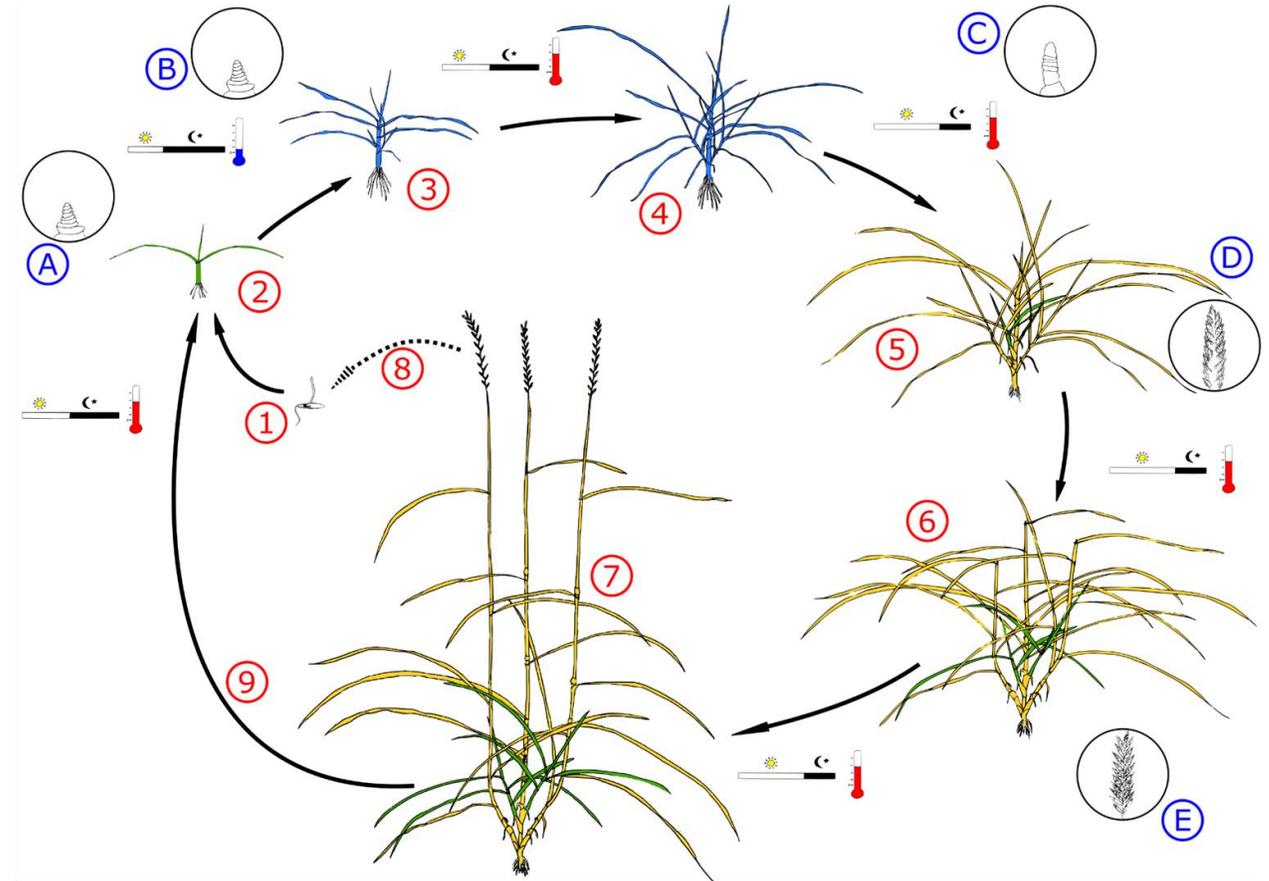
**Objectif** : Simulation des différents stades phénologiques du ray-grass anglais dans des contextes environnementaux contrastés

**Hypothèse**: Représentation explicite des processus *inducteurs* et *morphogénétiques* à l'échelle d'une talle permet d'améliorer la prise en compte de la *diversité génétique* et de la *variabilité environnementale* de la *phénologie reproductive* des graminées pérennes.

# Approche expérimentale : induction florale et morphogénèse

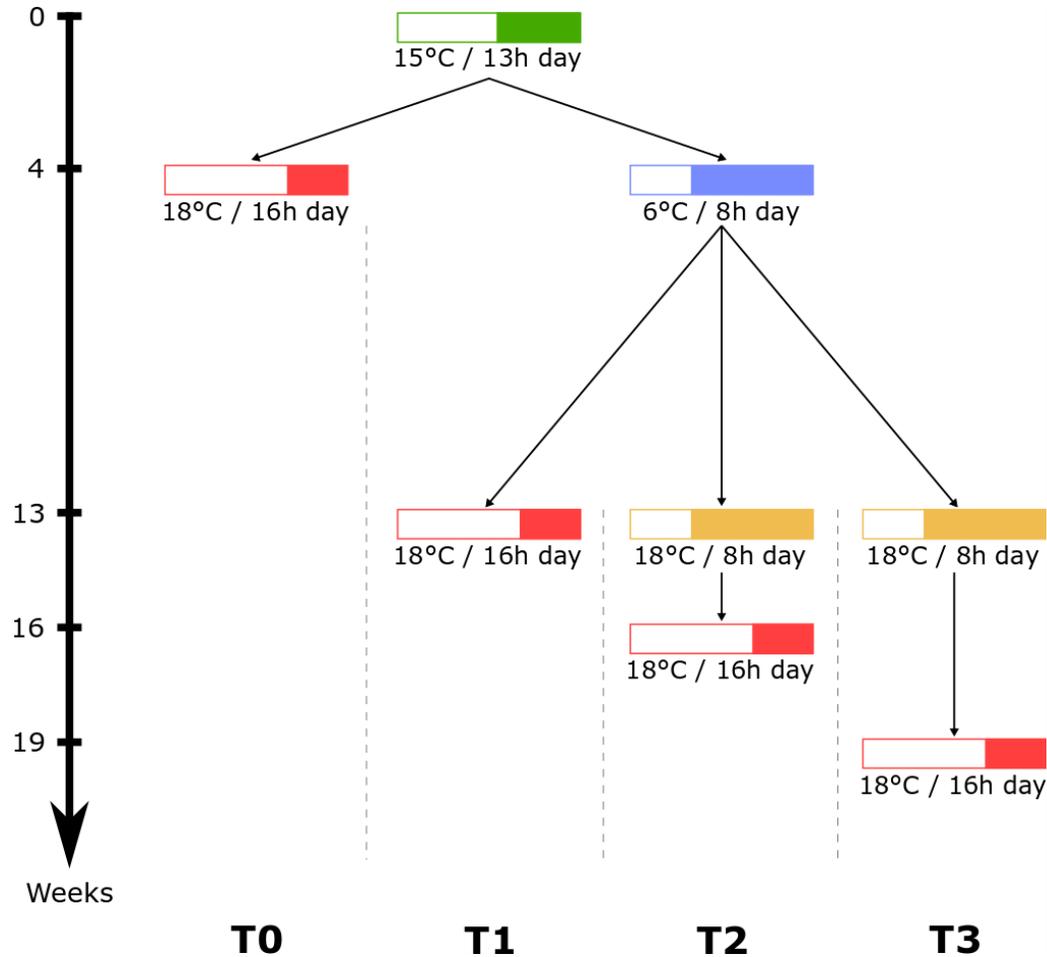
# Objectifs de l'expérimentation

- **Déterminer les effets du calendrier d'induction floral sur :**
  - la date d'épiaison
  - la production d'organes (feuilles et épillets)
  - la croissance foliaire
- **Extraire des hypothèses pour mon modèle**



# Protocole expérimental

## Conditions de température et de photopériode



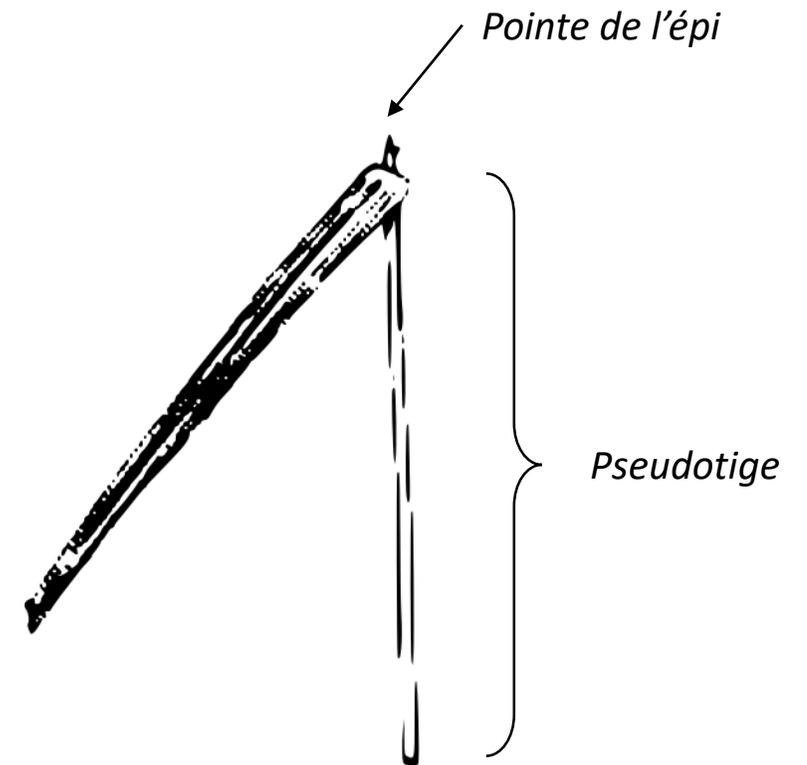
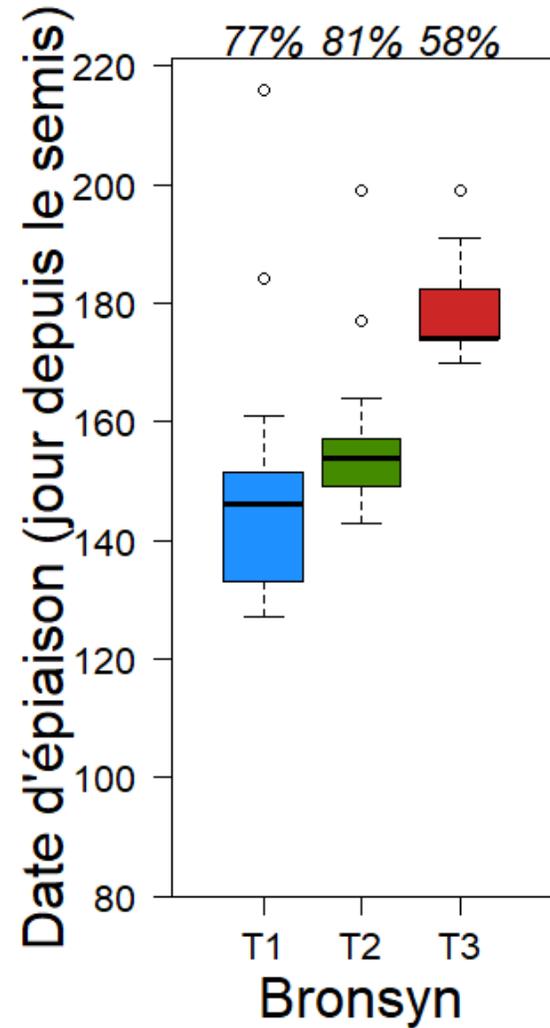
### **3 variétés :**

Bronsyn, Carvalis et Tryskal

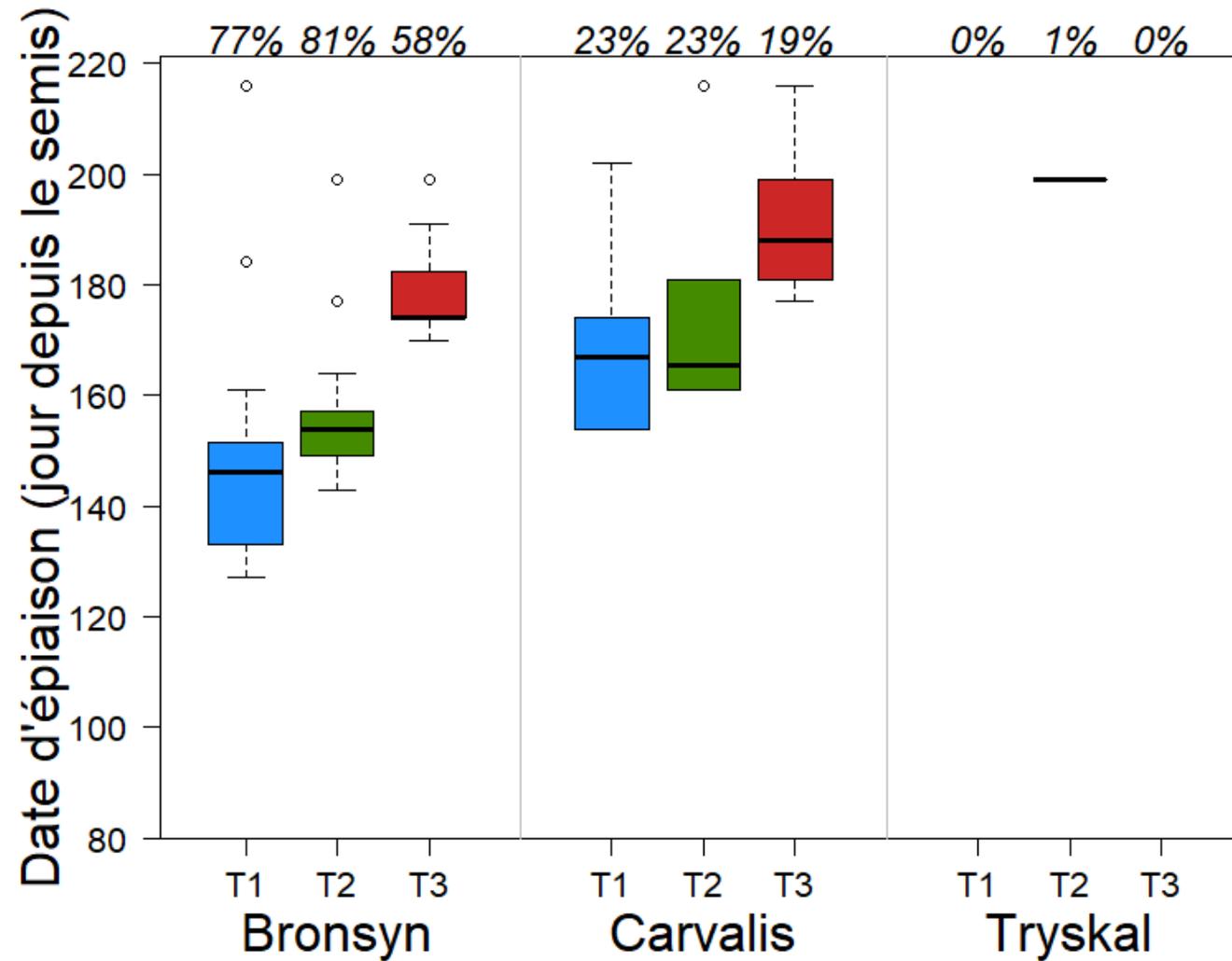
### **Mesures phénologiques et morphologiques :**

- Emergence et ligulation des feuilles
- Allongement des feuilles visibles
- Date d'épiaison

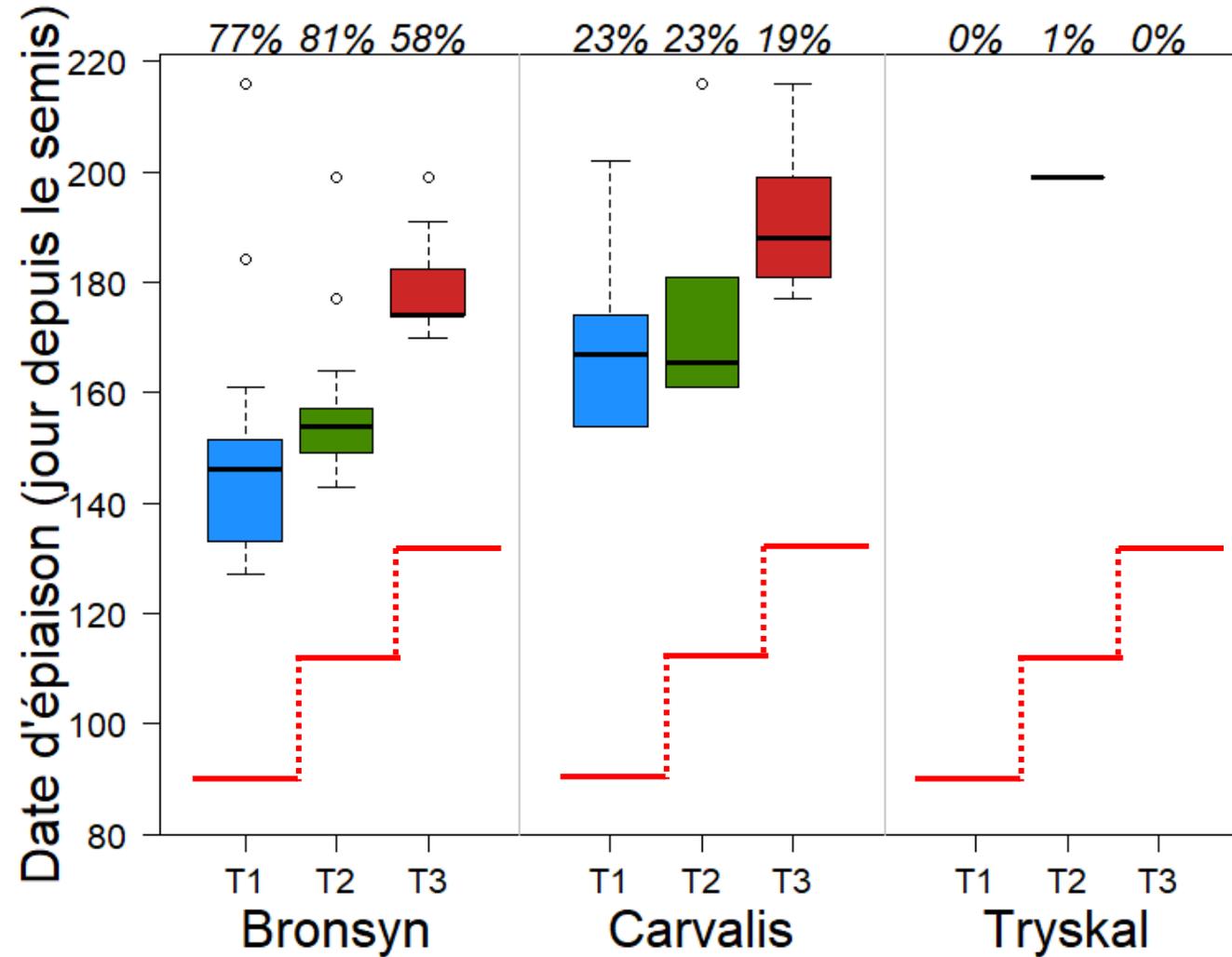
# Date d'épiaison



# Date d'épiaison

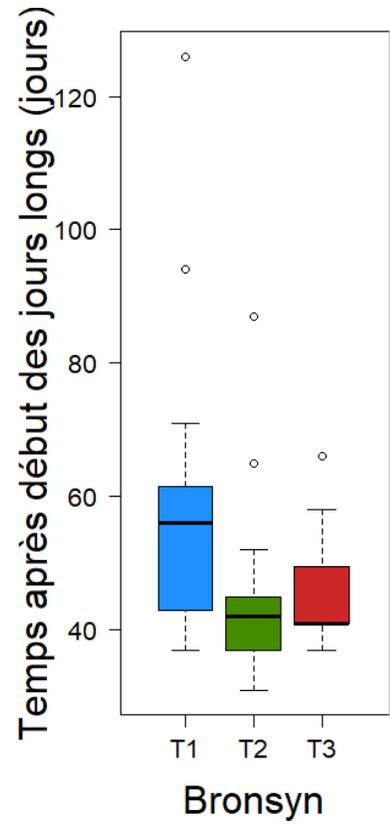


# Date d'épiaison

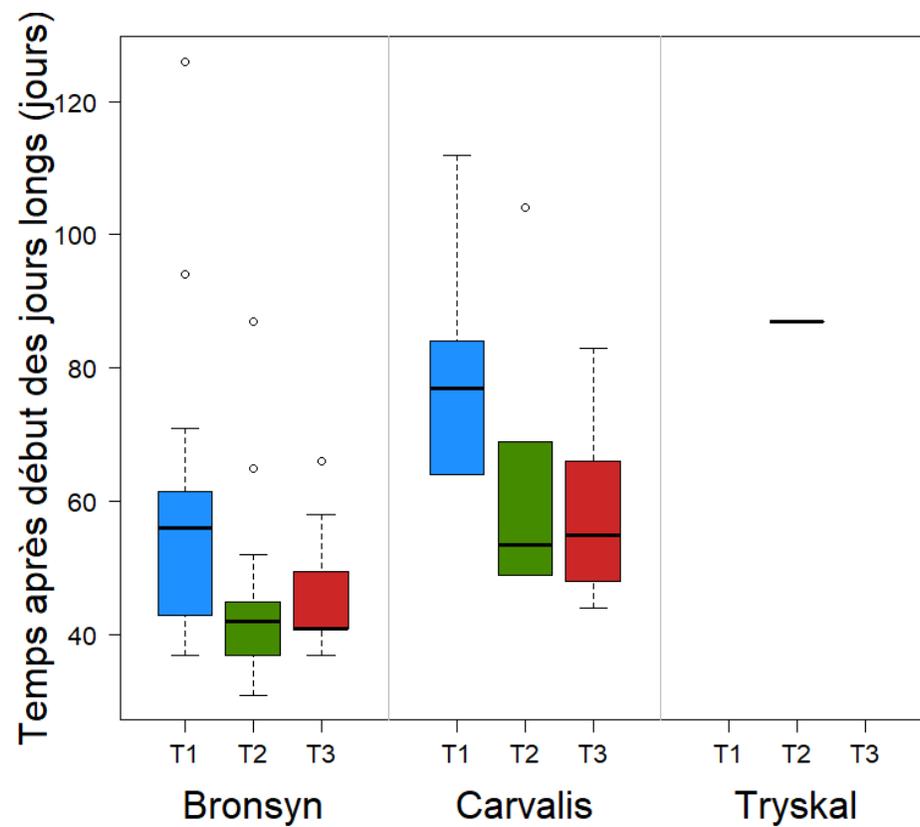


Date d'exposition  
aux jours longs

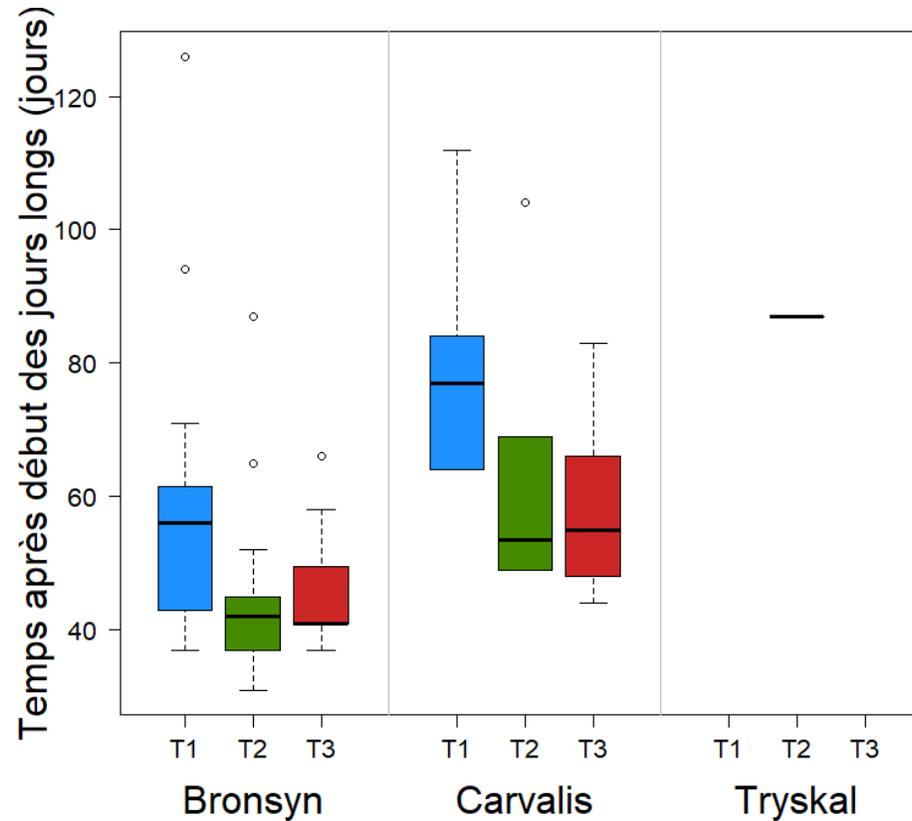
# Date d'épiaison



# Date d'épiaison



# Date d'épiaison



Etat des plantes au passage en jours longs



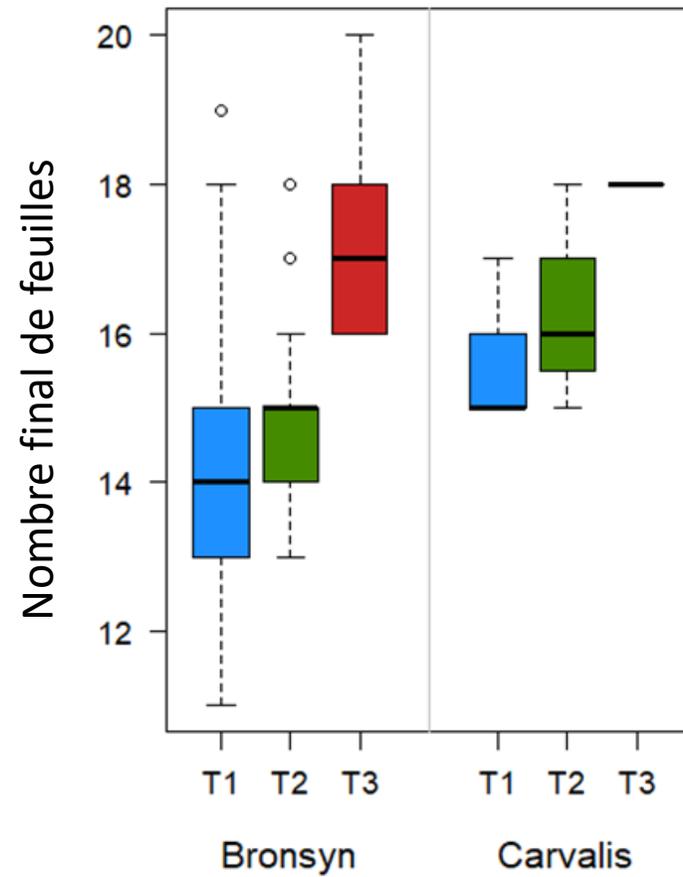
**Or,**

- l'induction primaire seule ne modifie pas les processus morphogénétiques à l'apex
- l'induction secondaire débute dès l'exposition à une photopériode suffisante et prend seulement quelques jours

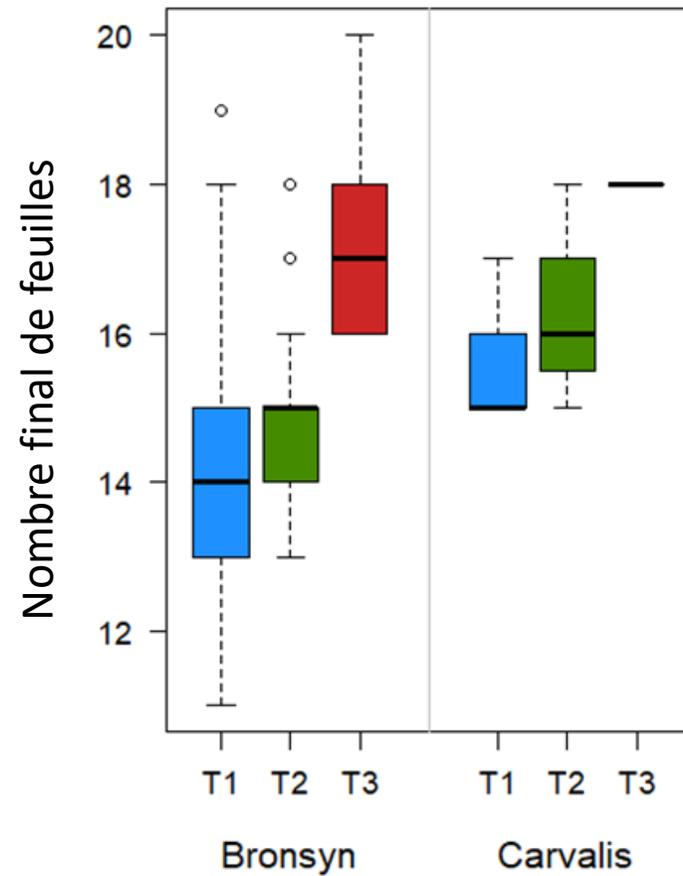
**Hypothèse de modélisation :**

***Il est nécessaire que les talles aient un nombre minimum de feuilles pour que l'induction florale ait une vitesse optimale***

# Nombre de feuilles

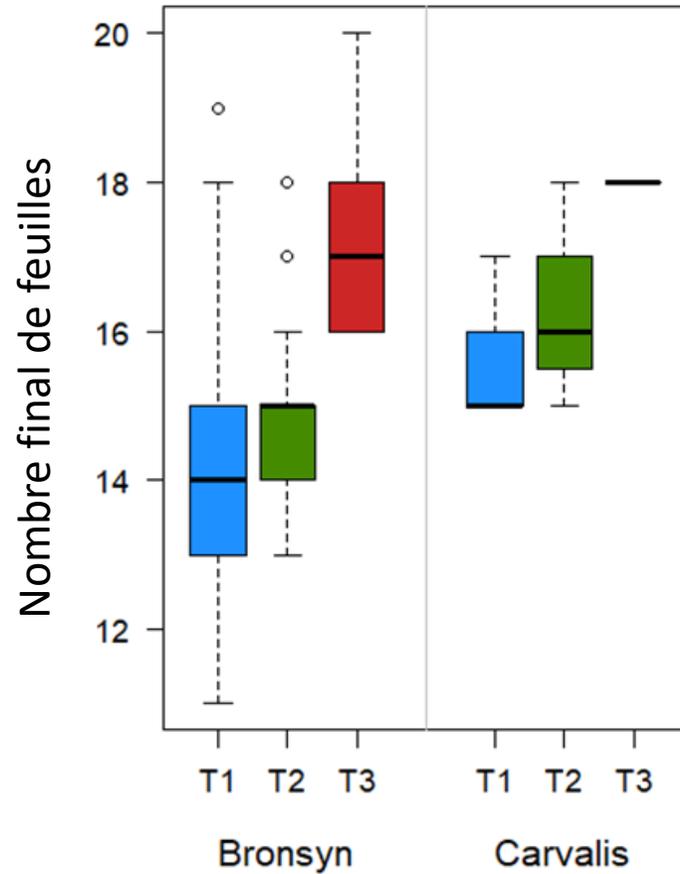


# Nombre de feuilles

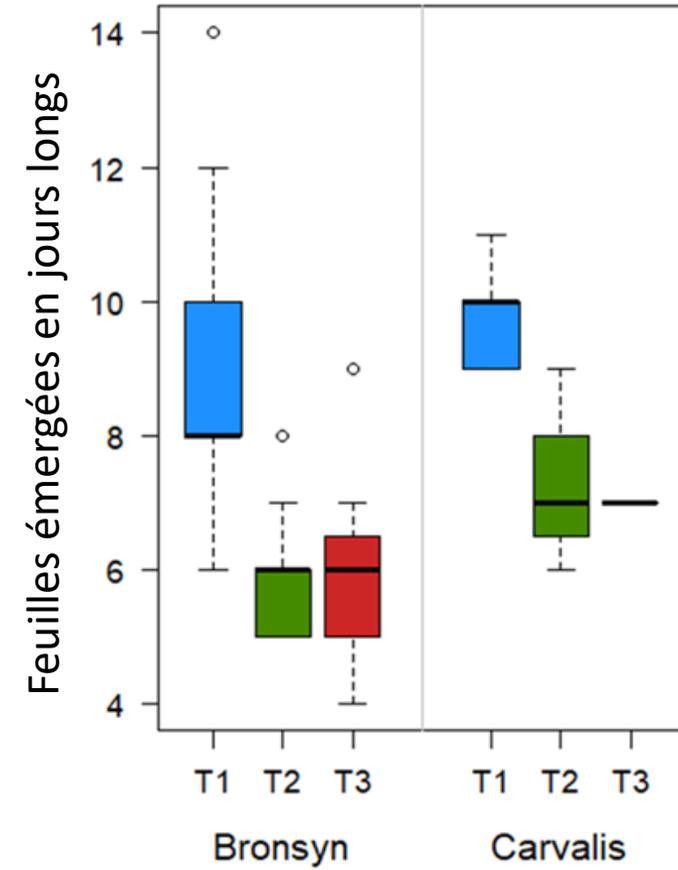


Nombre de feuilles produites  
→  
à partir des jours longs

# Nombre de feuilles



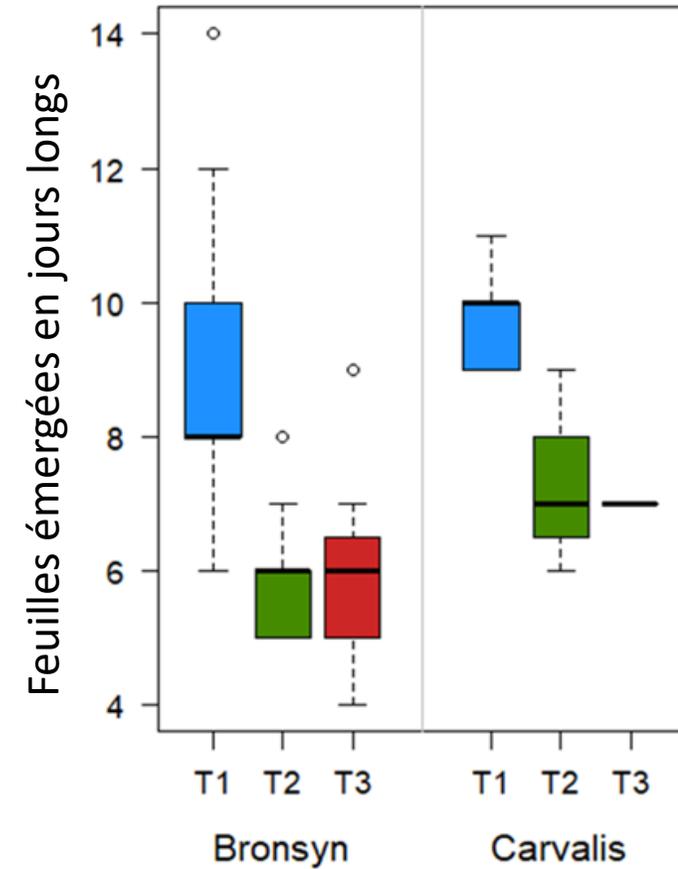
Nombre de feuilles produites  
 →  
 à partir des jours longs



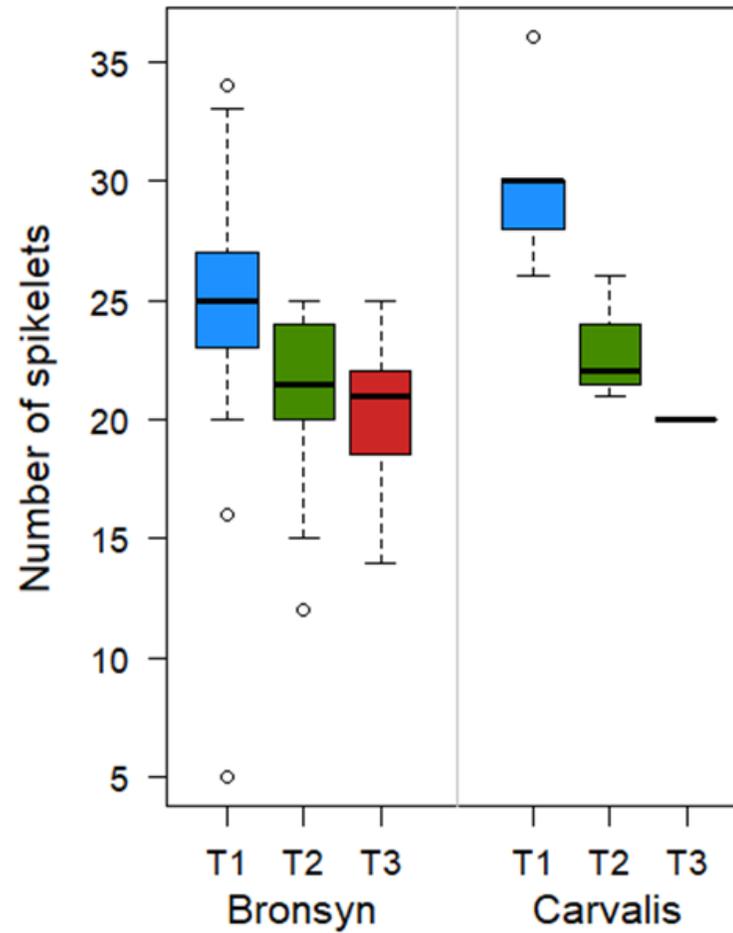
# Nombre de feuilles

## Hypothèse de modélisation :

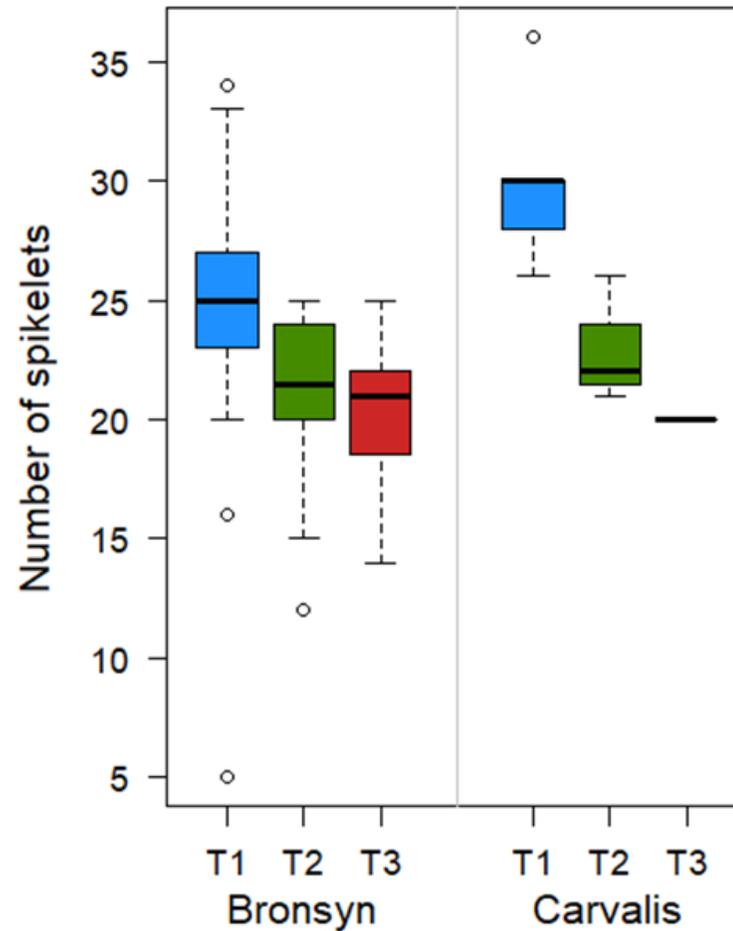
*L'accélération de la production de primordia destinés à devenir feuilles se produit au cours de l'induction secondaire*



# Nombre d'épillets par épi



# Nombre d'épillets par épi

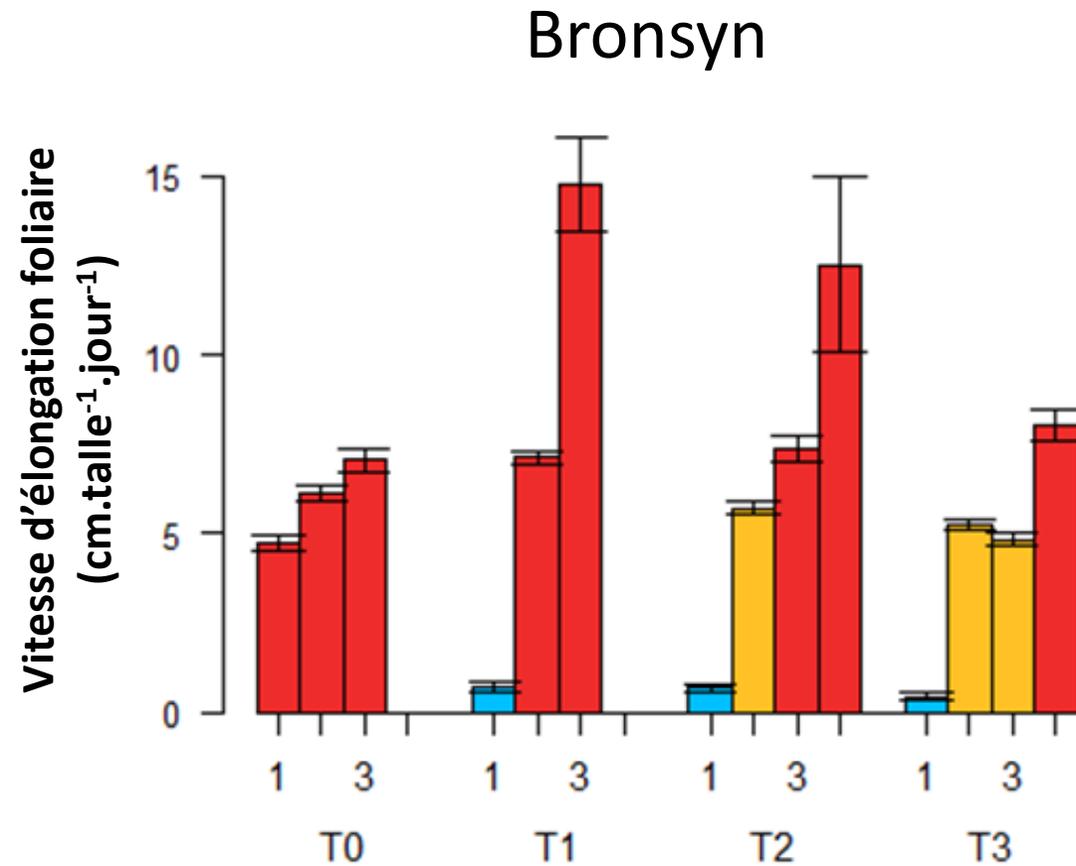


## Hypothèses de modélisation :

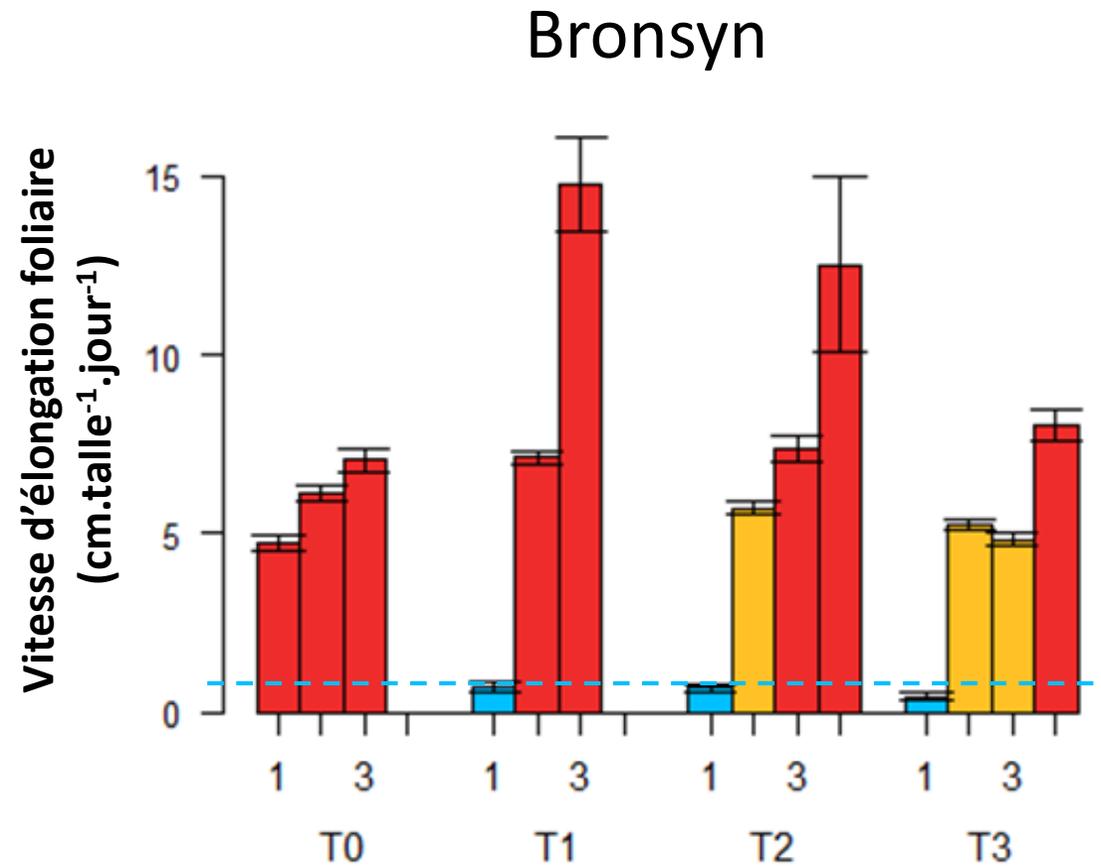
*L'accélération de la production de primordia se poursuit au-delà de l'induction florale pour produire des primordia d'épillets*

*Le nombre d'épillets produit dépend du nombre de feuilles produites après le début de l'induction secondaire*

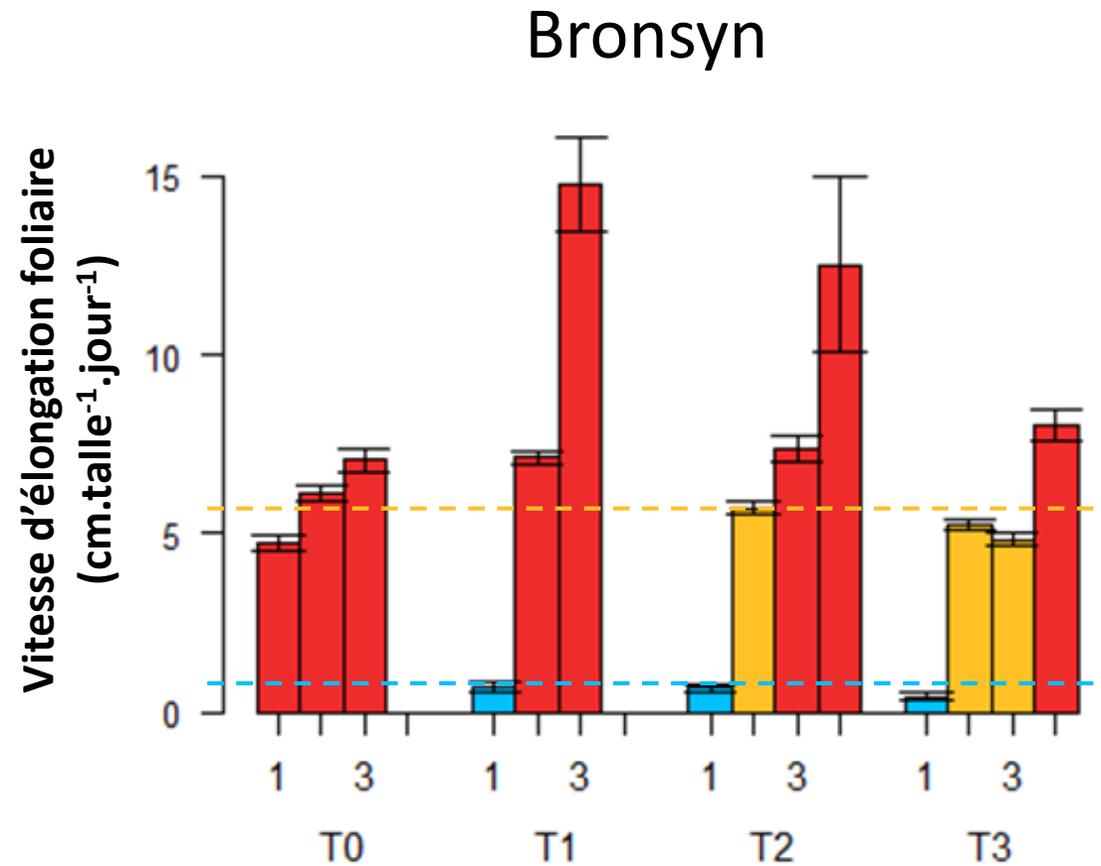
# Causes de l'accélération de la croissance foliaire



# Causes de l'accélération de la croissance foliaire

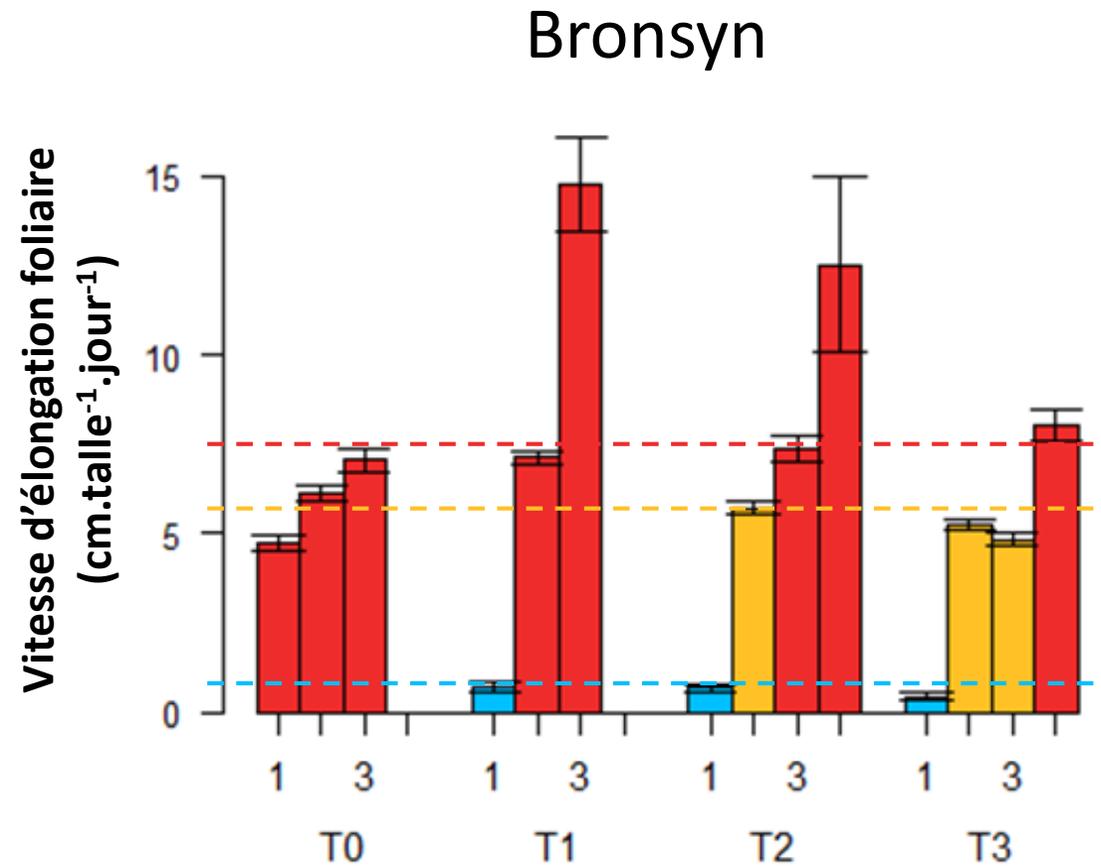


# Causes de l'accélération de la croissance foliaire



① Effet de la température

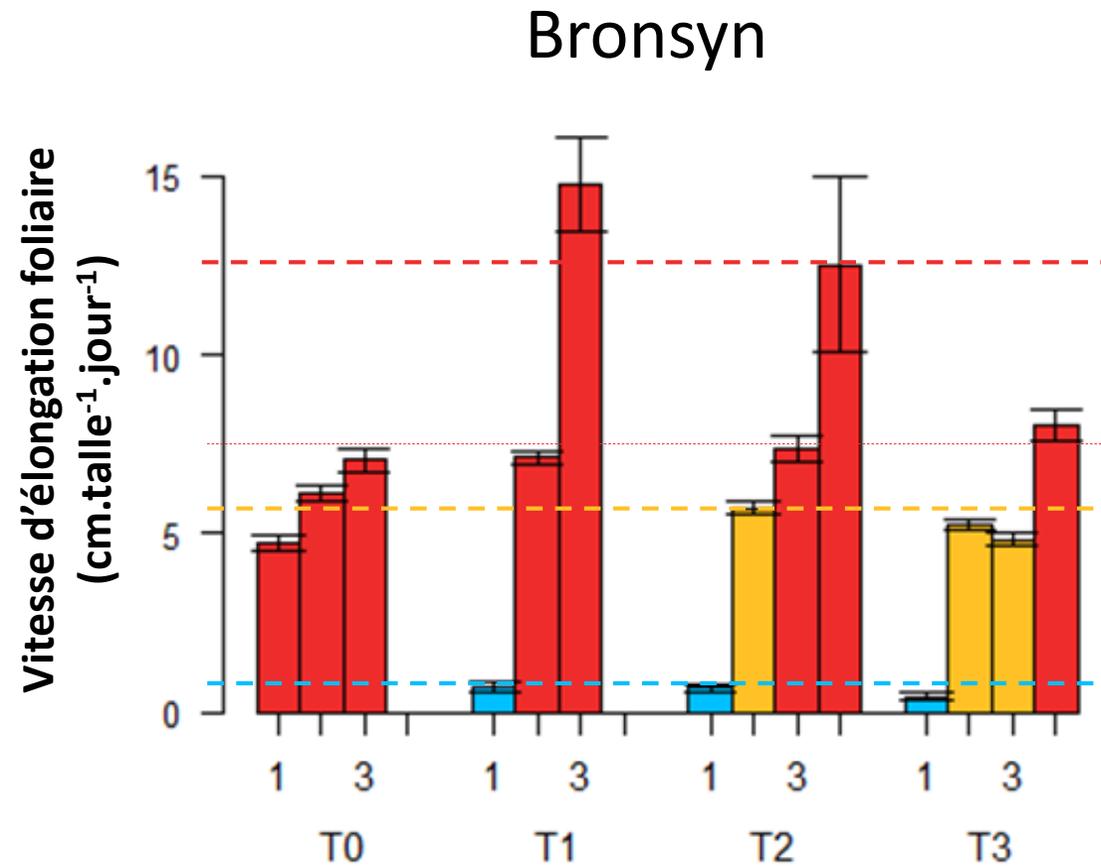
# Causes de l'accélération de la croissance foliaire



① Effet de la température

② Effet progressif de la photopériode

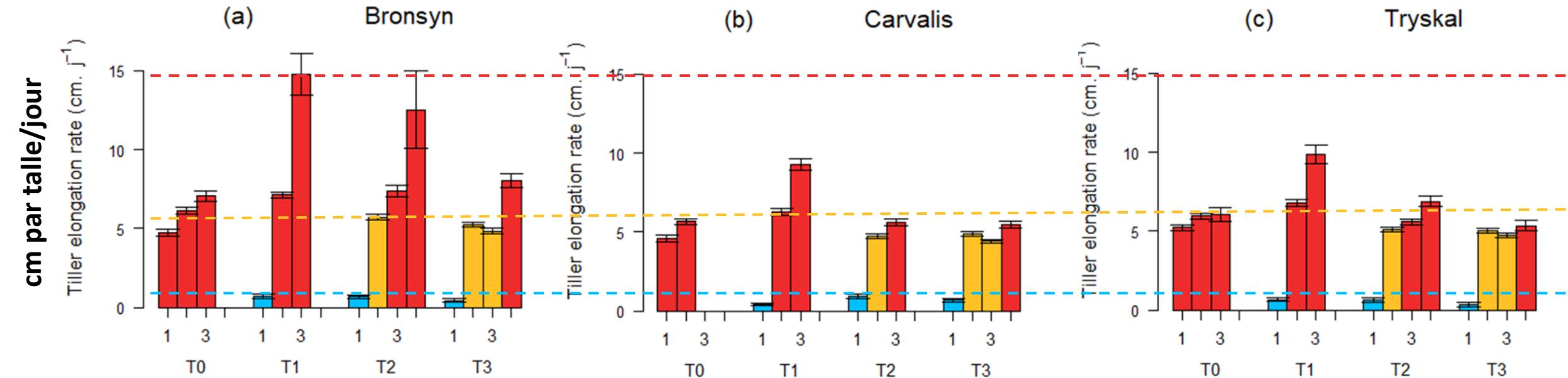
# Causes de l'accélération de la croissance foliaire



① Effet de la température

② Effet progressif de la photopériode

# Causes de l'accélération de la croissance foliaire



- ① Effet de la température
- ② Effet progressif de la photopériode
- ③ Effet additif de la transition florale

# Modèle conceptuel des résultats expérimentaux



Nombre de feuille de  
la talle au début de  
l'induction secondaire

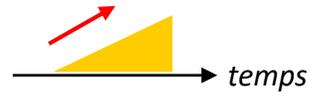
# Modèle conceptuel des résultats expérimentaux



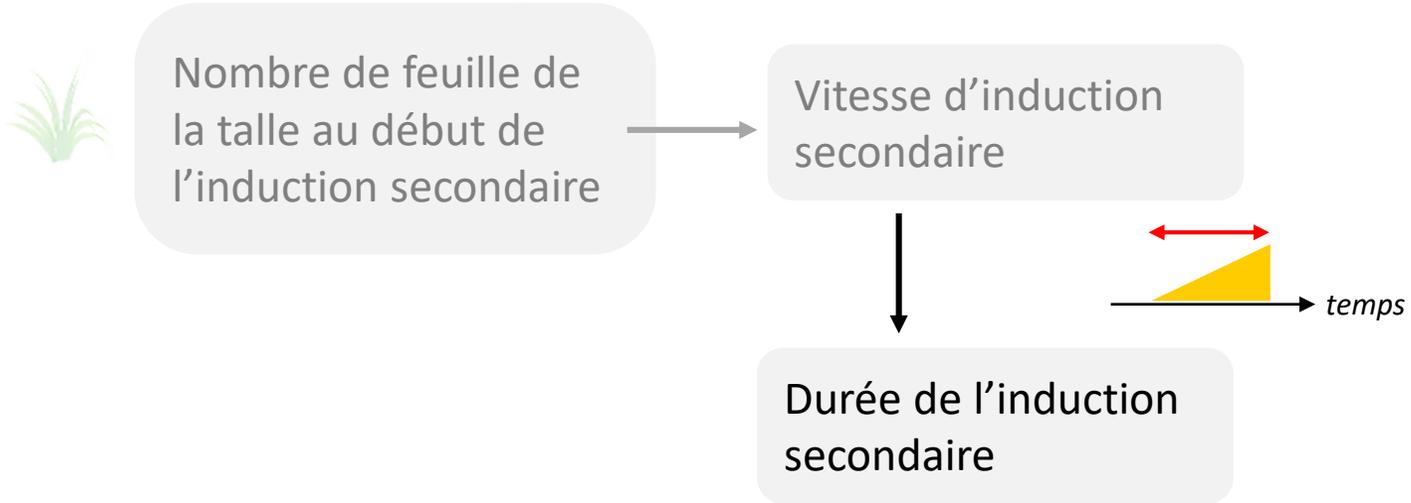
Nombre de feuille de  
la talle au début de  
l'induction secondaire



Vitesse d'induction  
secondaire



# Modèle conceptuel des résultats expérimentaux



# Modèle conceptuel des résultats expérimentaux



Nombre de feuille de la talle au début de l'induction secondaire



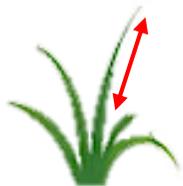
Vitesse d'induction secondaire



Durée de l'induction secondaire

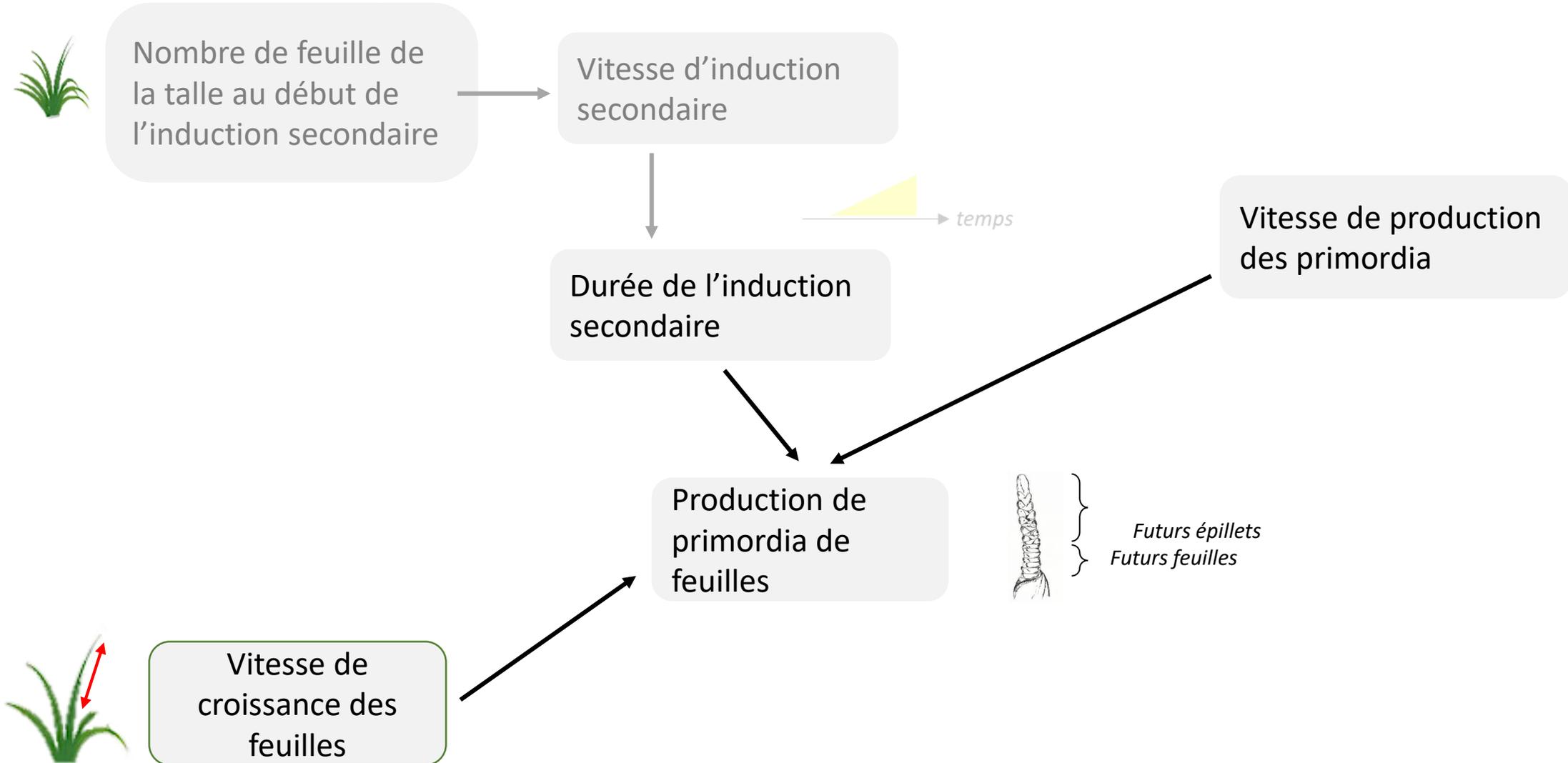


Vitesse de production des primordia

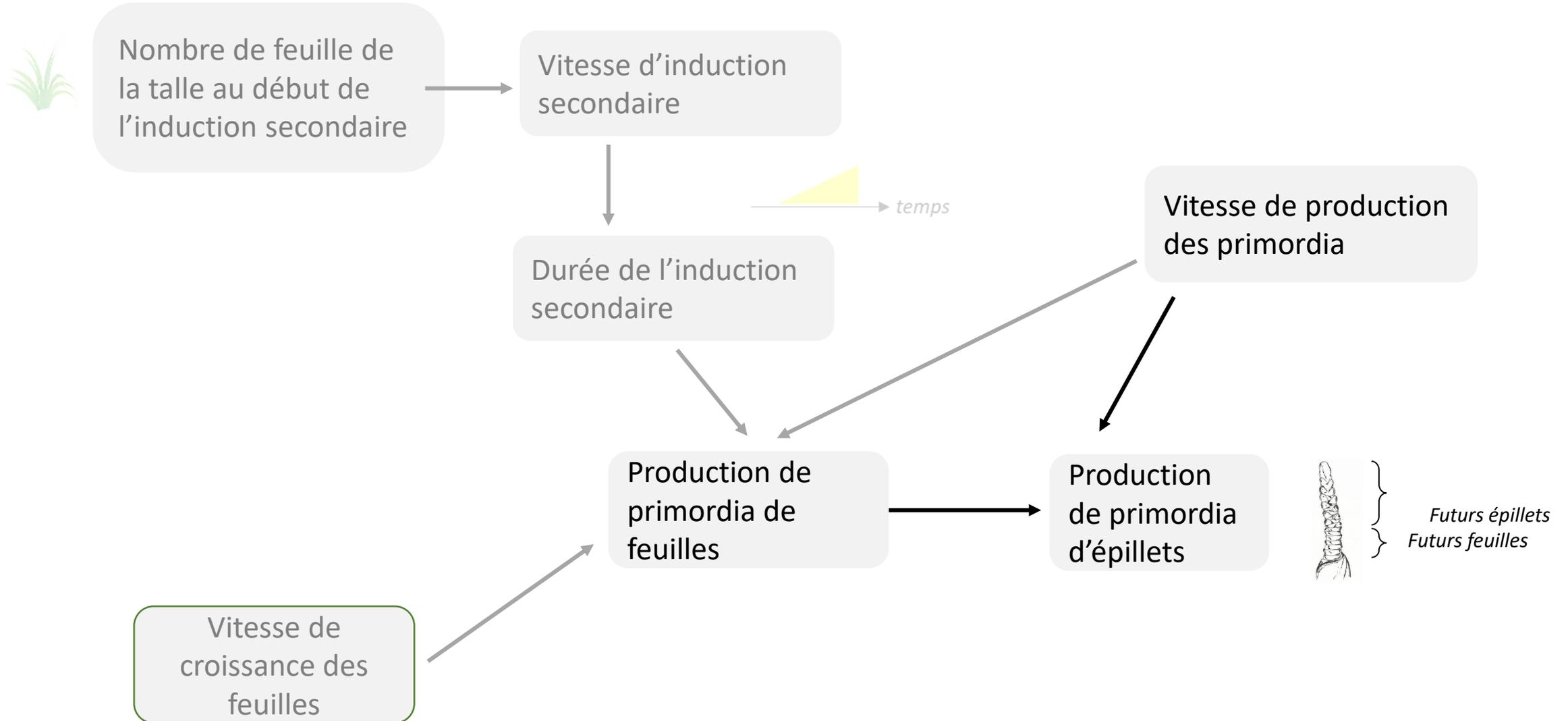


Vitesse de croissance des feuilles

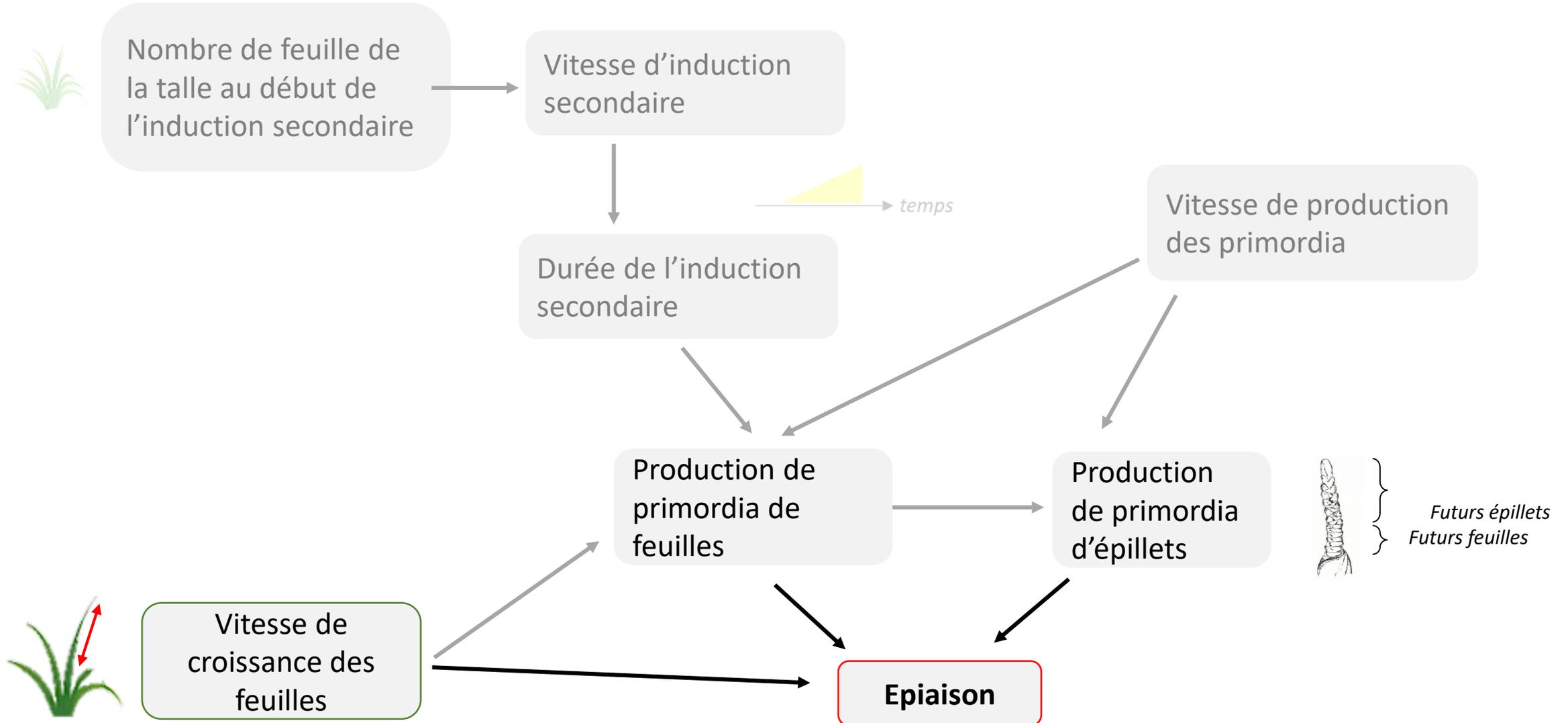
# Modèle conceptuel des résultats expérimentaux



# Modèle conceptuel des résultats expérimentaux



# Modèle conceptuel des résultats expérimentaux



# Description du modèle L-GrassF

# De L-Grass à L-GrassF

## Conditions souhaitées d'utilisation

Conditions de température variables et hors de la gamme de développement linéaire



Durée de croissance importante



Développement reproducteur



## Ce qu'il est nécessaire de changer

Prise en compte de la réponse non linéaire de la croissance foliaire à la température

Croissance foliaire

Modification du modèle d'apex :

- Induction florale
- Nombre de primordia est une propriété de l'apex
- Règle de production d'épillet

# Modélisation structure-fonction : L-system

## L-system

Axiom: **Apex**

Production rules:

- ① **Apex** → [**Bourg**]<sub>En</sub>**Feuil****Apex**
- ② **Bourg** → **Apex**
- ③ **Apex** → **Epi**

## Modules :

### Apex :

- Etat phénologique
- Compteur d'induction primaire
- Compteur d'induction secondaire
- Nombre de feuille produites
- Nombre de primordia
- Type de primordia

### Bourgeon axillaire :

- Etat

### Epi :

- Nombre d'épillets
- Longueur
- Date d'émergence

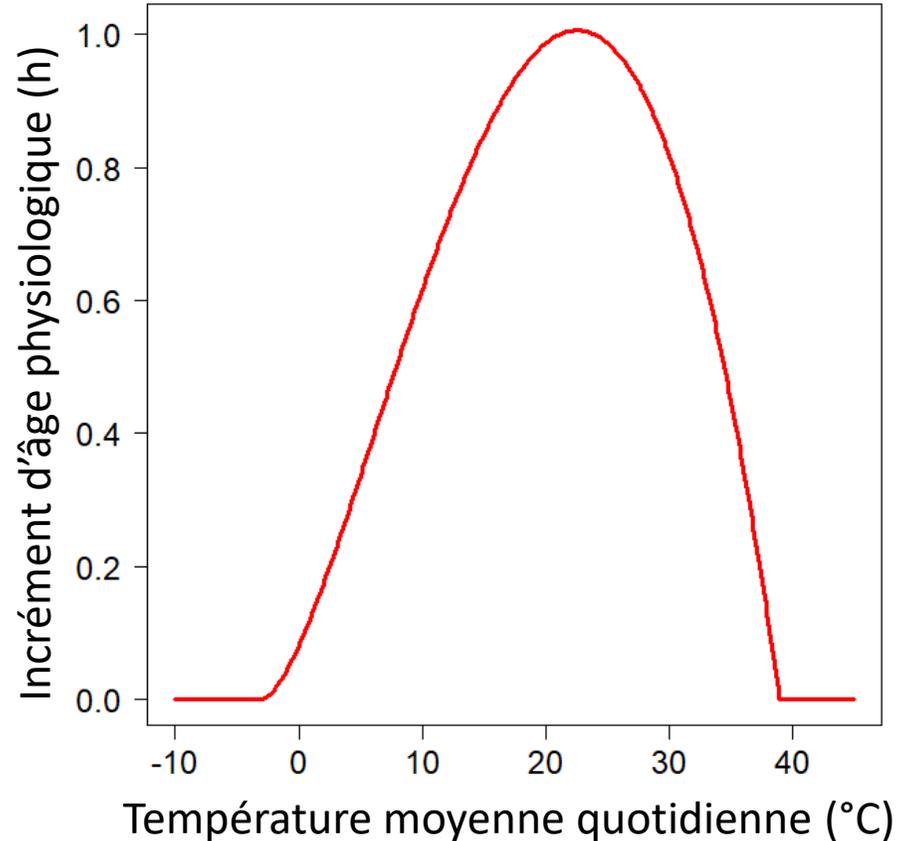
### Entrenœud :

- Longueur

### Feuille :

- Age physiologique
- Date d'émergence
- Longueur finale
- Longueur
- Proportion gaine/limbe

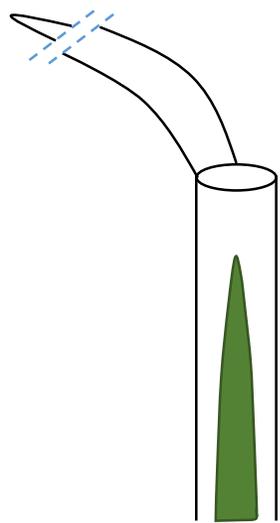
# Temps du modèle et âge physiologique



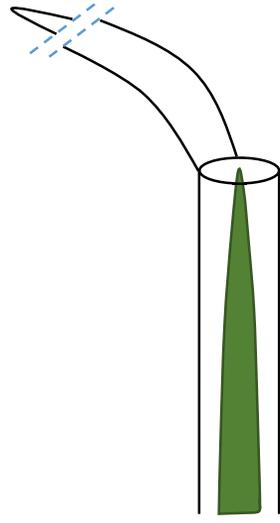
## Lusignan 2017

Date	1 <sup>er</sup> janvier	15 juin
Nombre de pas de temps	24	24
Température	1.2°C	23.5°C
Incrément d'âge physiologique	<b>0.13</b> × 24 = <b>3.12</b>	<b>1.00</b> × 24 = <b>24</b>

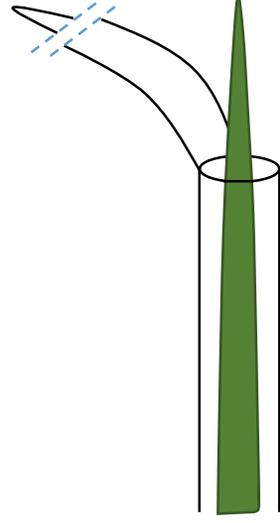
# Développement végétatif : croissance foliaire



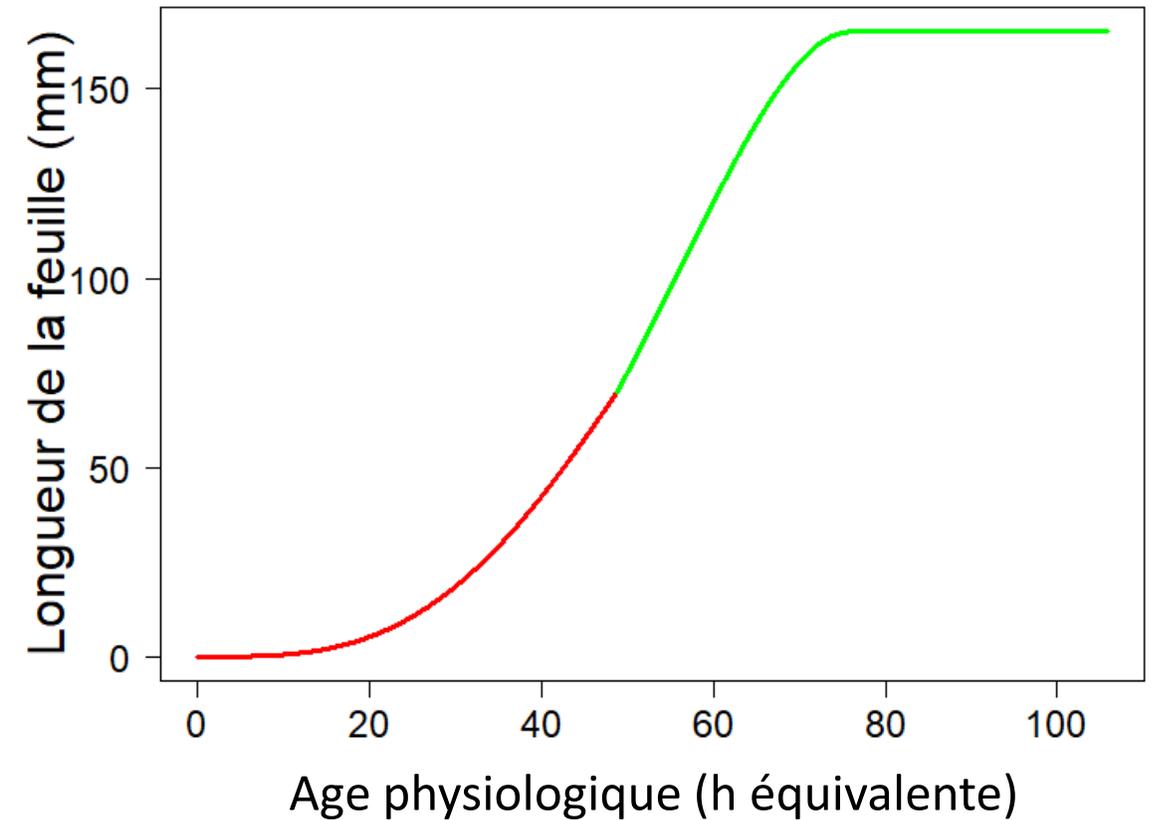
Croissance dans la gaine



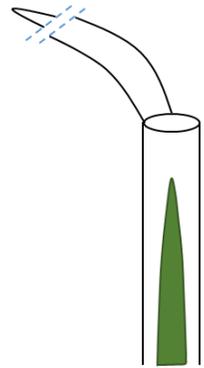
Emergence



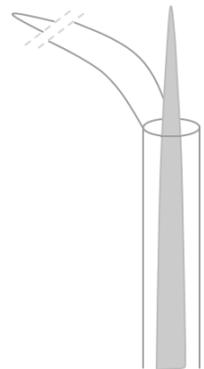
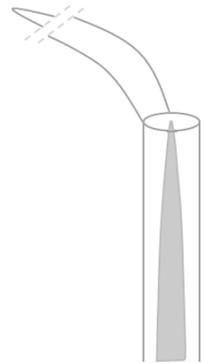
Croissance hors de la gaine



# Développement végétatif : croissance foliaire

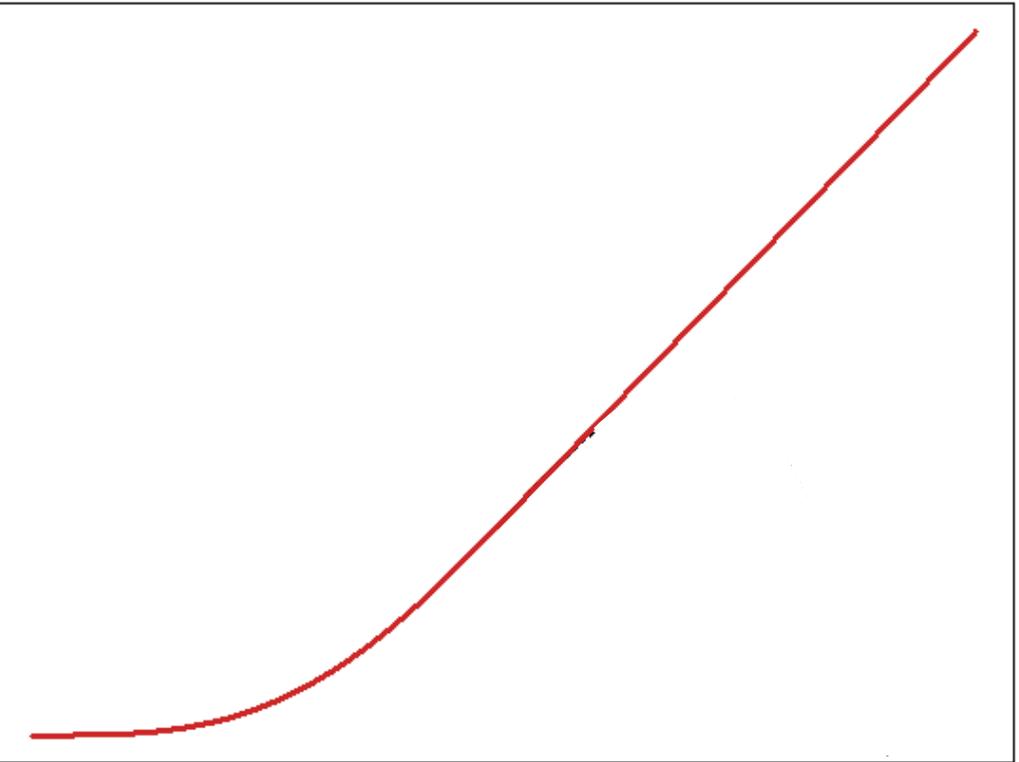


Croissance dans la gaine



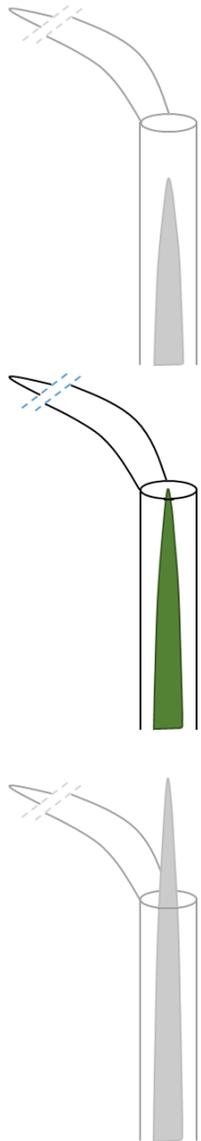
Longueur de la feuille (mm)

$Y_0^m$

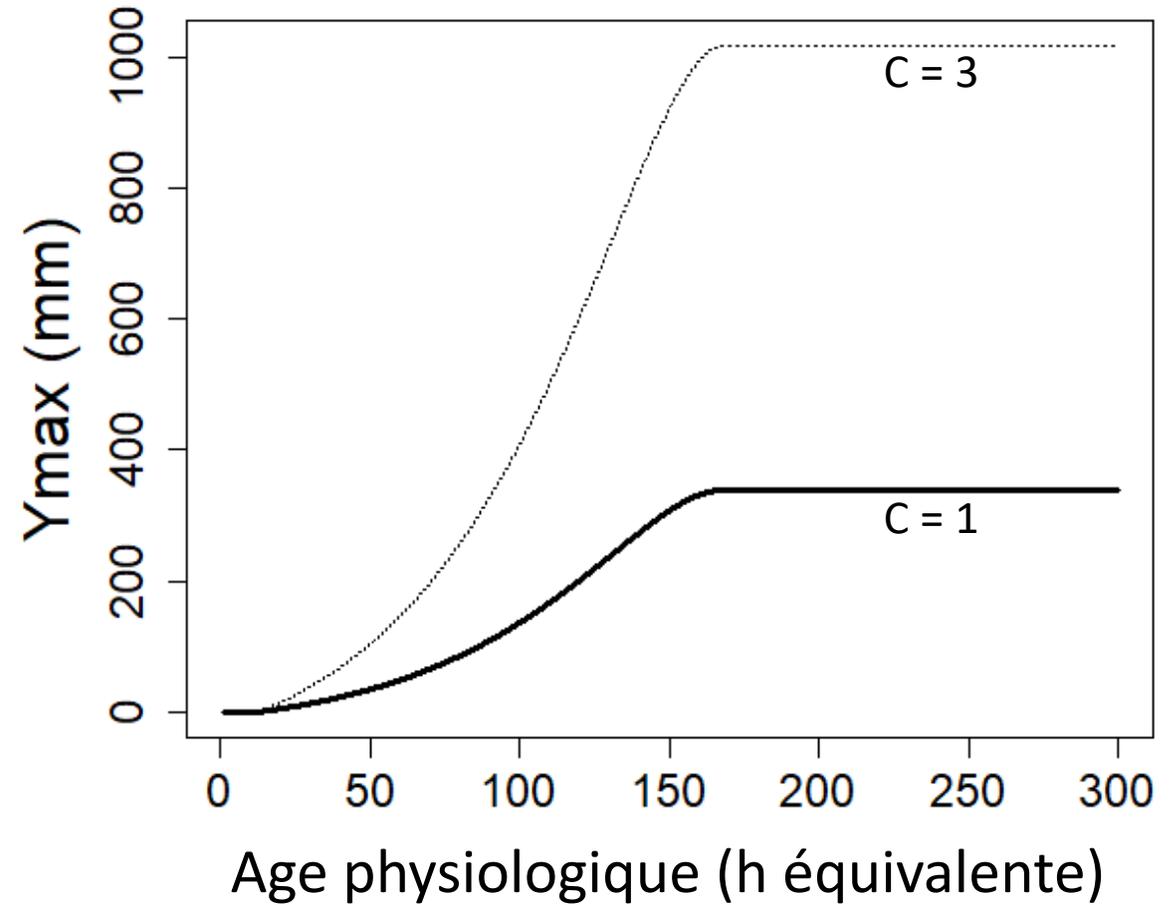


Age physiologique (h équivalente)

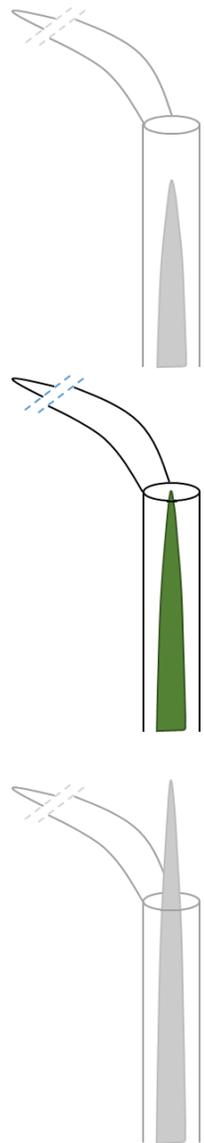
# Développement végétatif : croissance foliaire



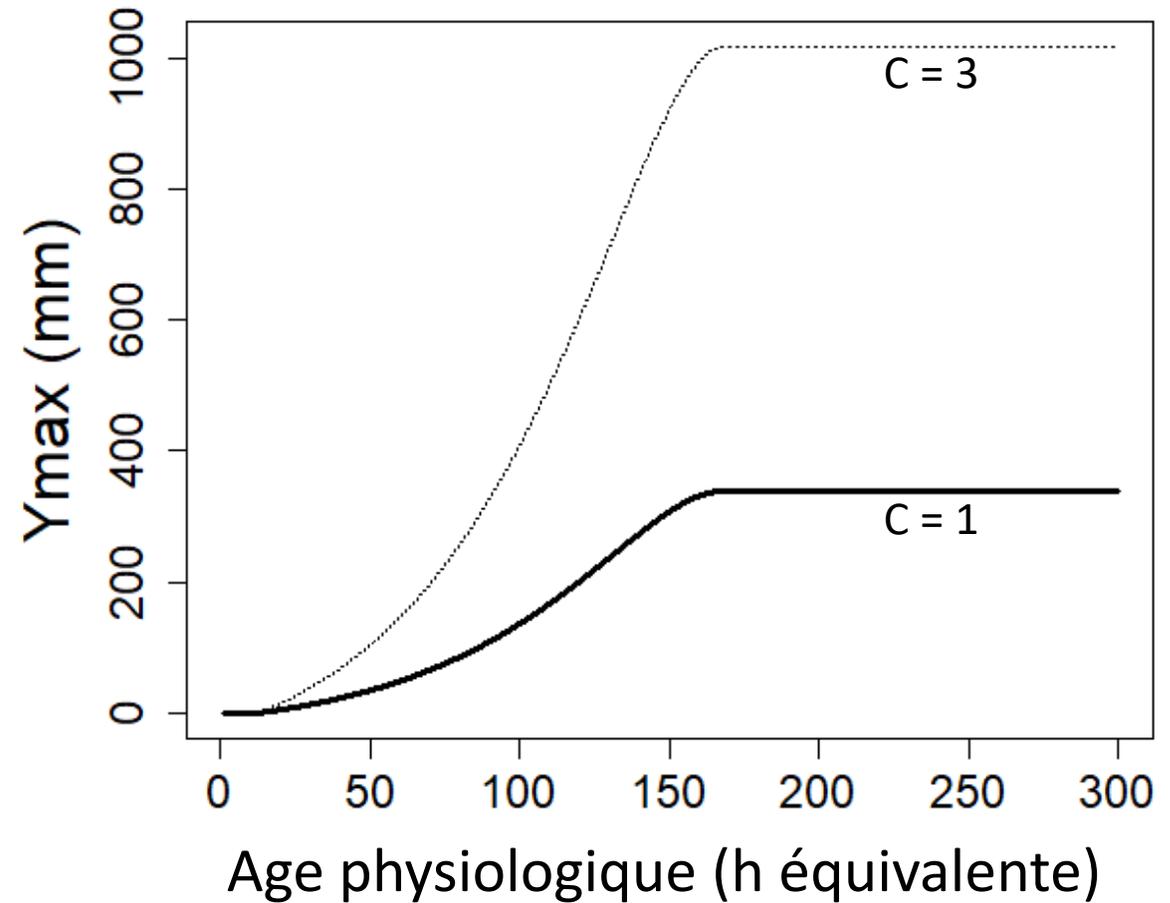
**Emergence**



# Développement végétatif : croissance foliaire

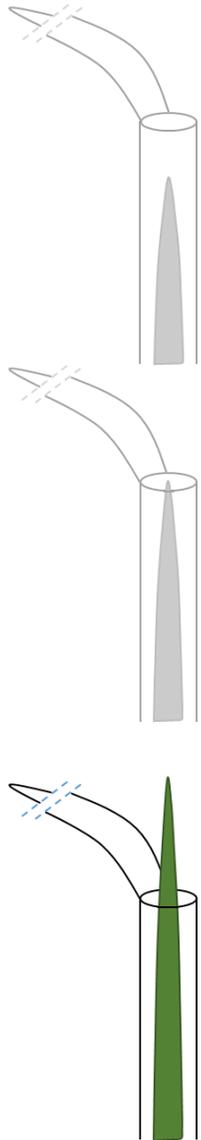


Emergence

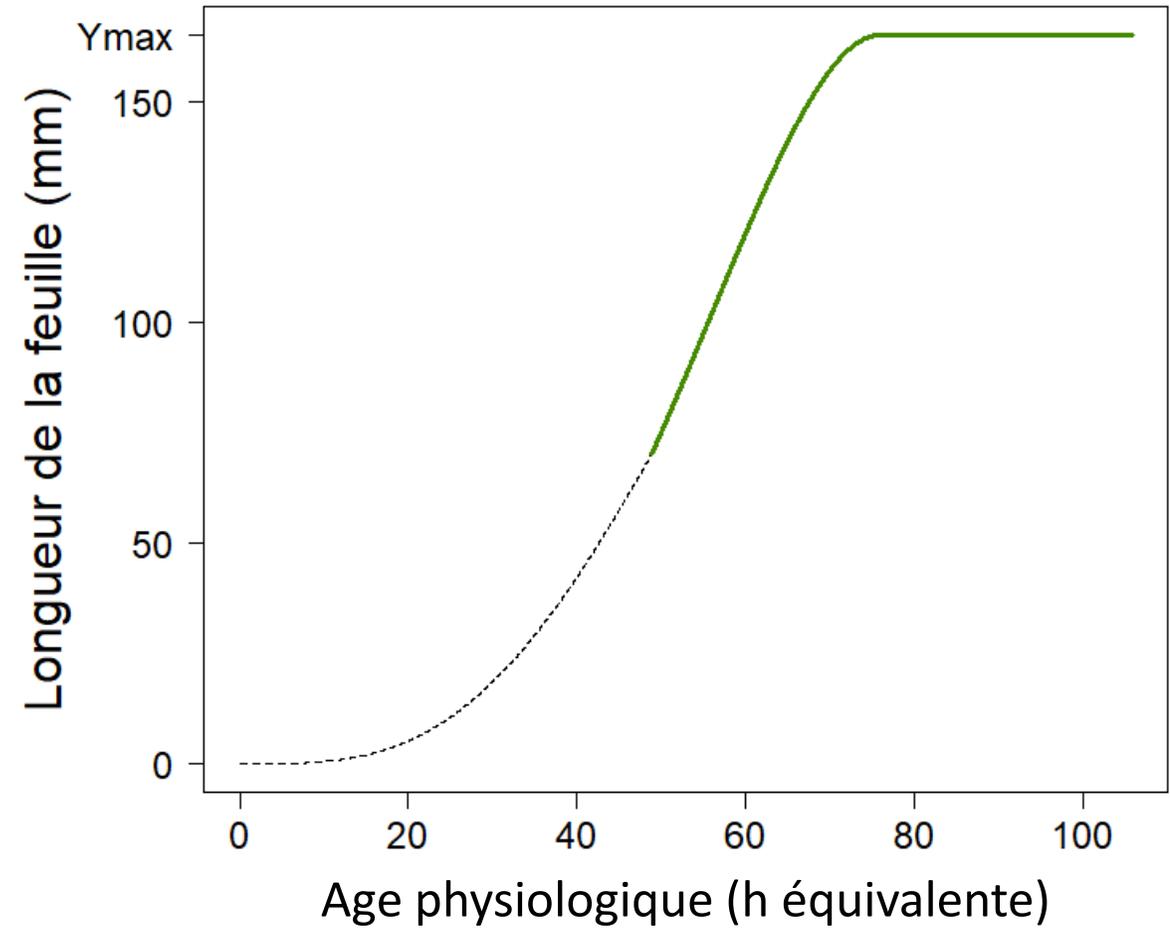


$\times k_C$

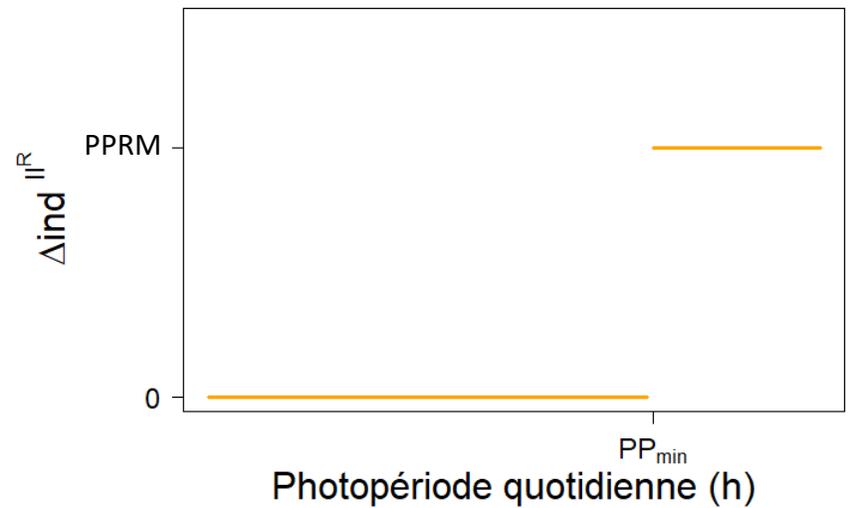
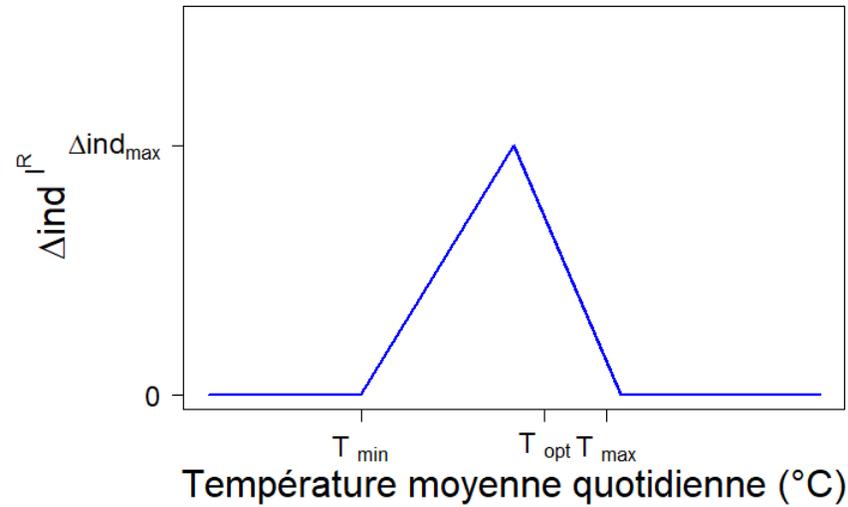
# Développement végétatif : croissance foliaire



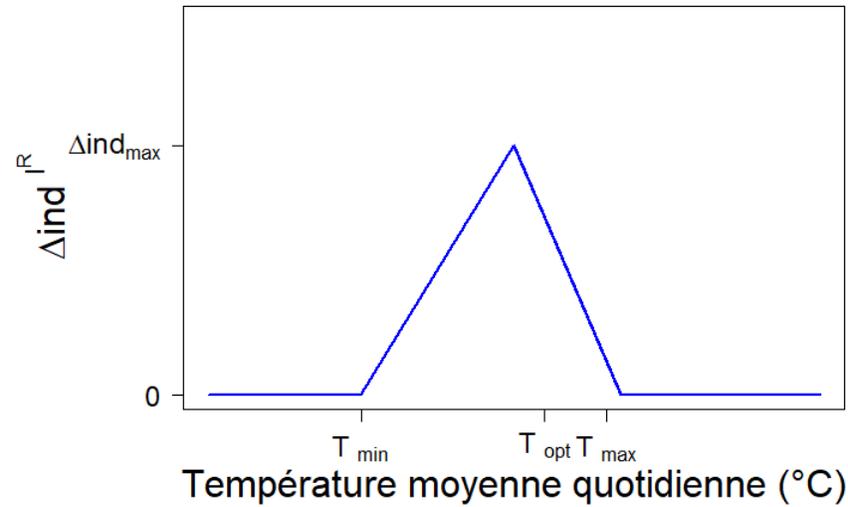
**Croissance hors de la gaine**



# Intégration des conditions inductrices

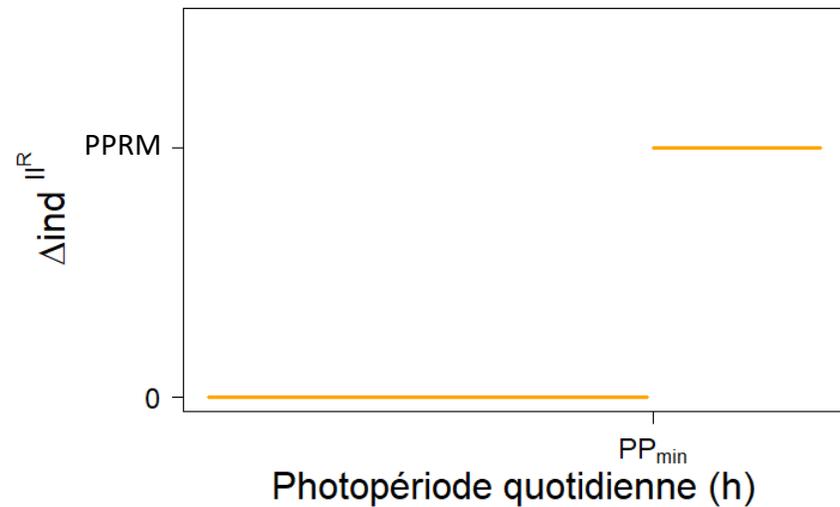
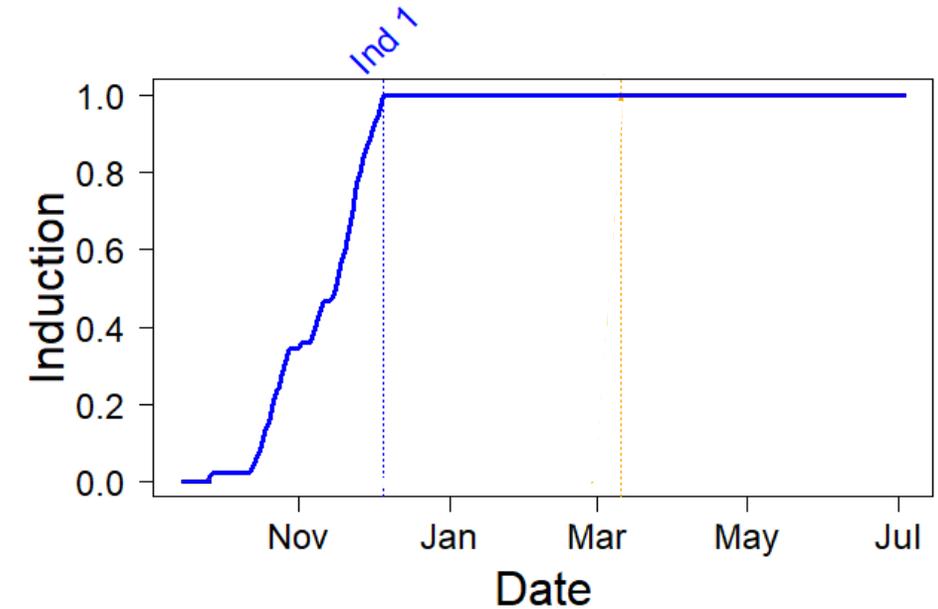


# Intégration des conditions inductrices



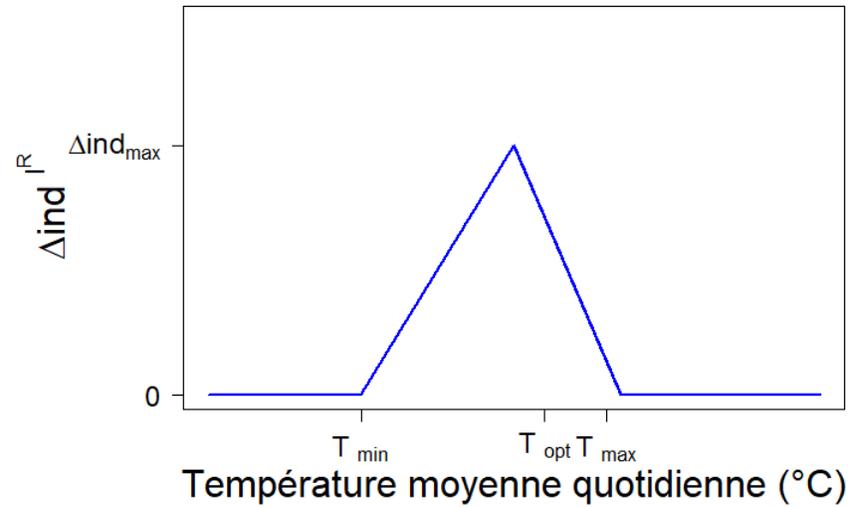
Température

$\Sigma$

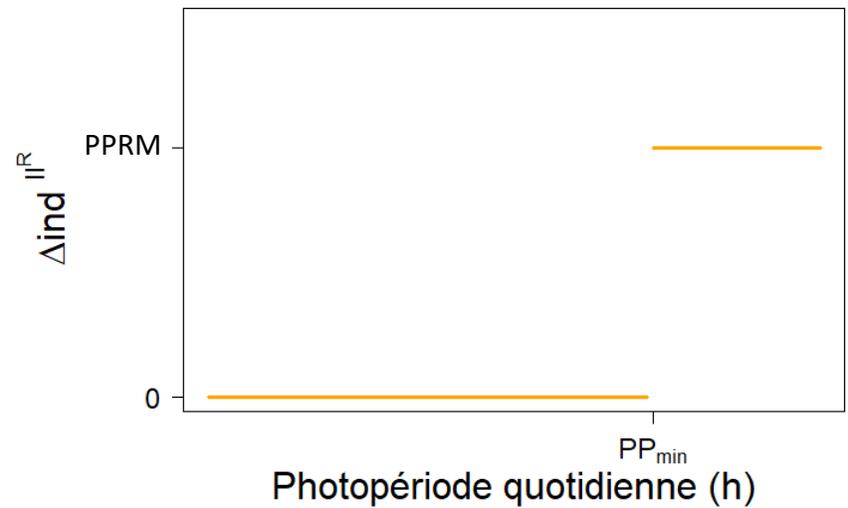
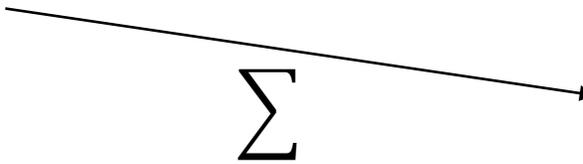


Photopériode

# Intégration des conditions inductrices



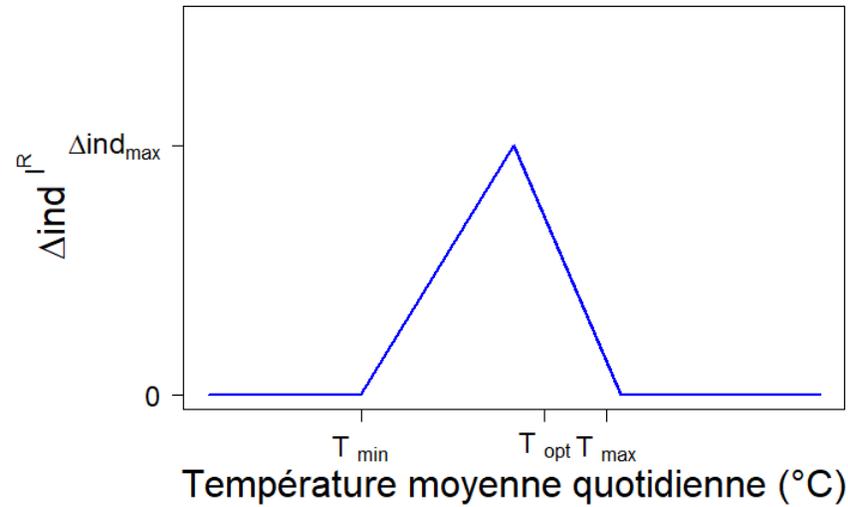
Température



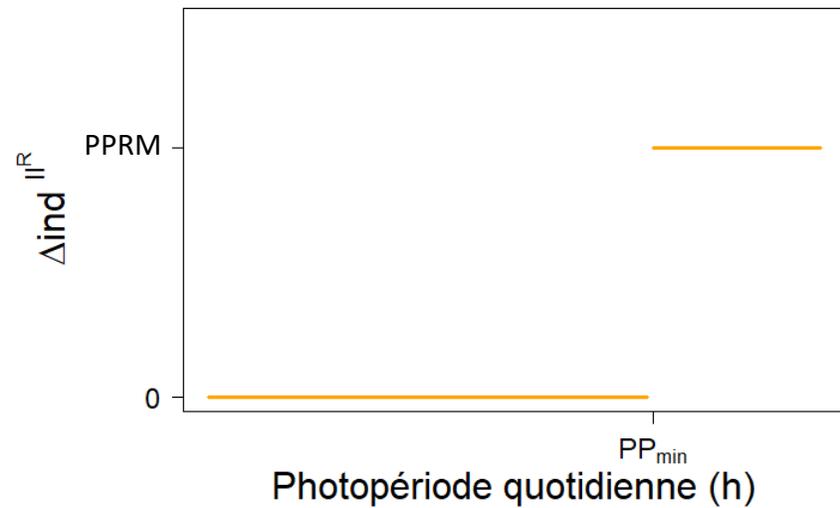
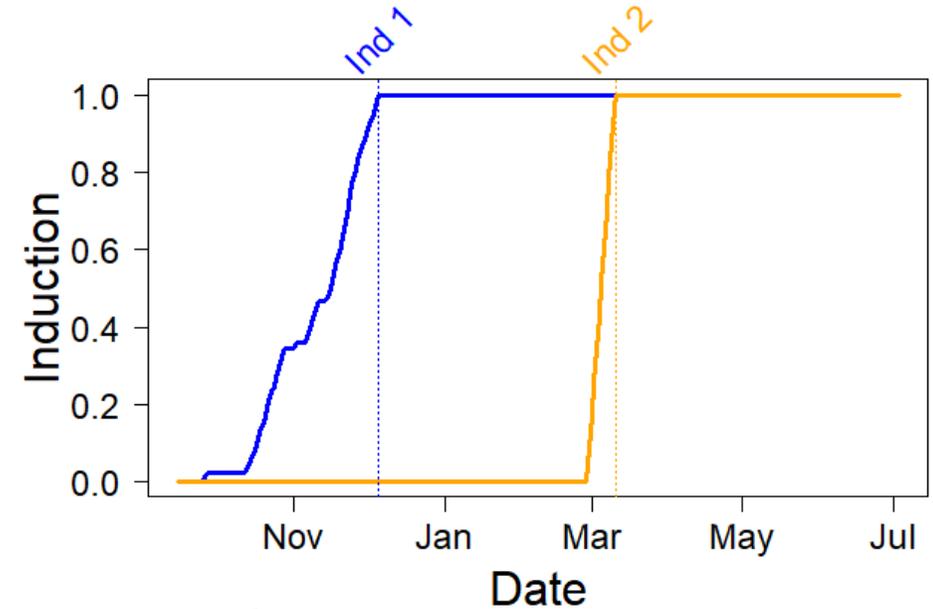
Photopériode

$$\Delta ind^{II^R} \times \frac{LN_{tiller,n}}{LNM}$$

# Intégration des conditions inductrices



**Température**

 $\Sigma$ 


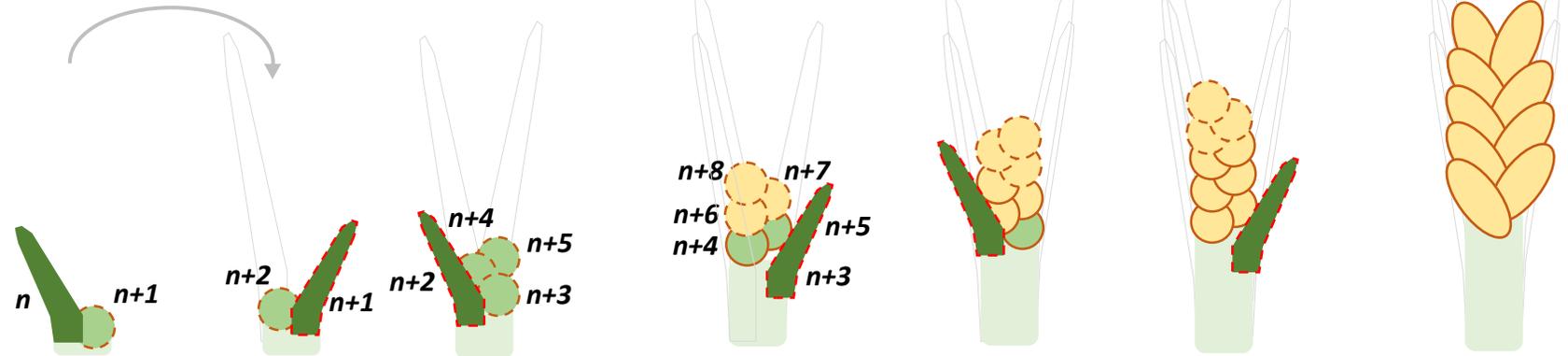
**Photopériode**

$$\Delta ind^{II^R} \times \frac{LN_{tiller,n}}{LNM}$$

 $\Sigma$

# Fonctionnement de l'apex

*Emergence d'une feuille*



Induction secondaire

Début

Fin

Evolution du nombre de primordia

Différentiation d'une feuille =  
 - 1 primordium  
 + 1 primordium

Différentiation d'une feuille =  
 - 1 primordium  
 +  $\rho$  primordia

$\rho > 1$

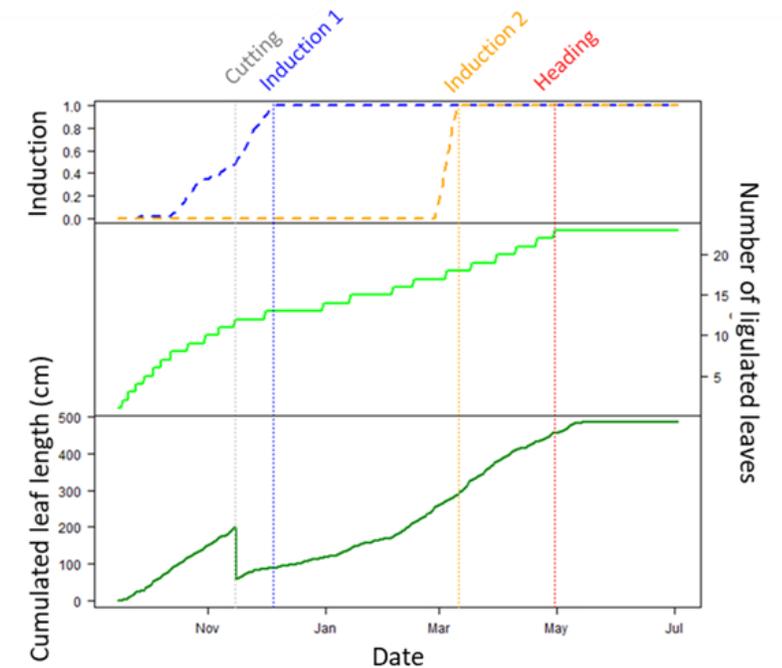
# Sorties du modèle L-GrassF

Des sorties continues pour chaque talle du couvert :

- date apparition
- stades phénologiques
- morphologie

en lien et en interaction avec les conditions environnementales

La **date d'épiaison** est une propriété émergente du modèle



# Evaluation de L-GrassF

# Simulation de la date d'épiaison

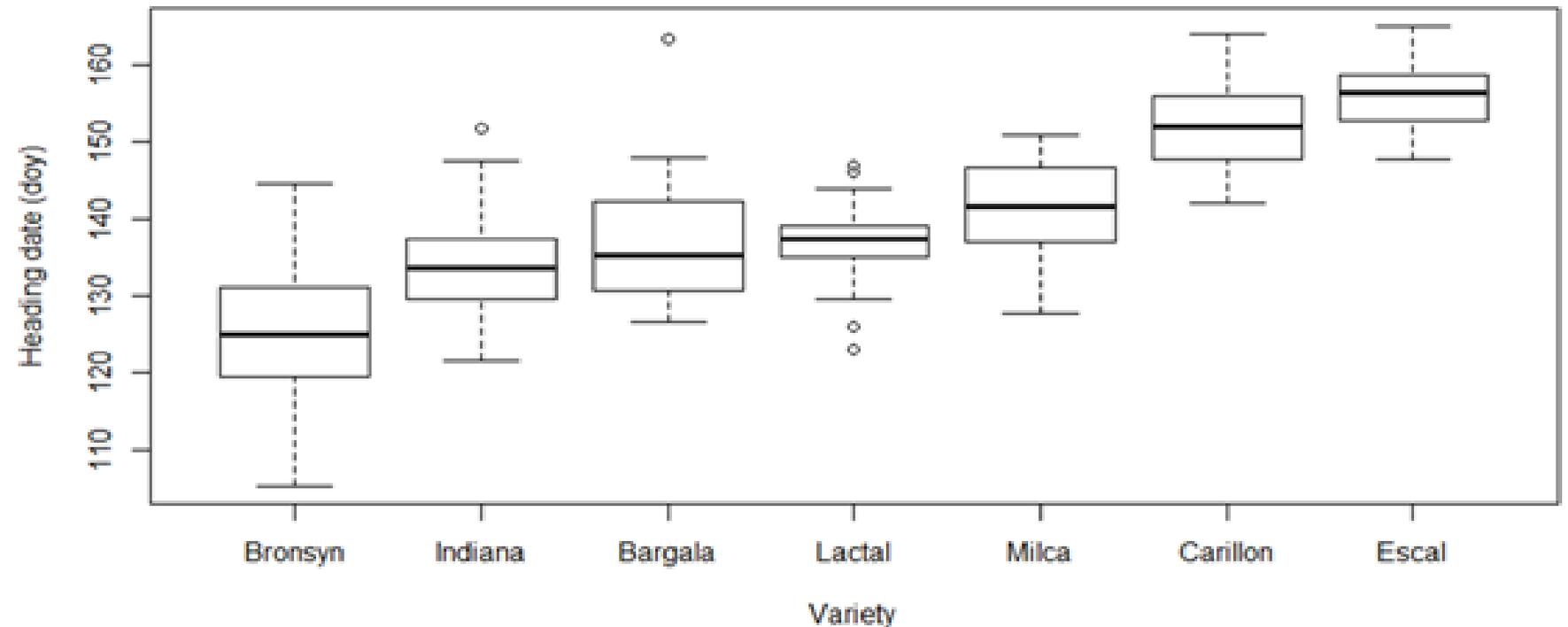
**Capacité à simuler la date d'épiaison dans une large gamme de conditions environnementales ?**

Calibration du modèle

Réduction du nombre de paramètres

Identification des valeurs de paramètres

Evaluation



*GEVES*

# Conditions d'évaluation

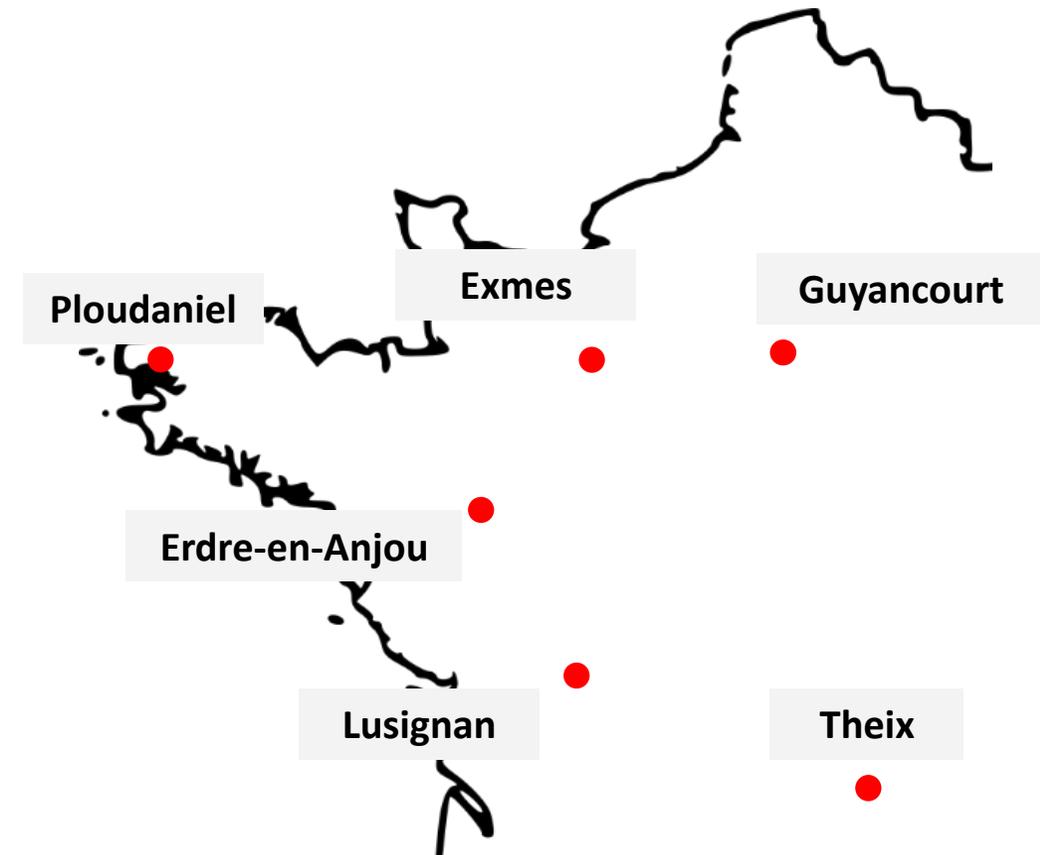
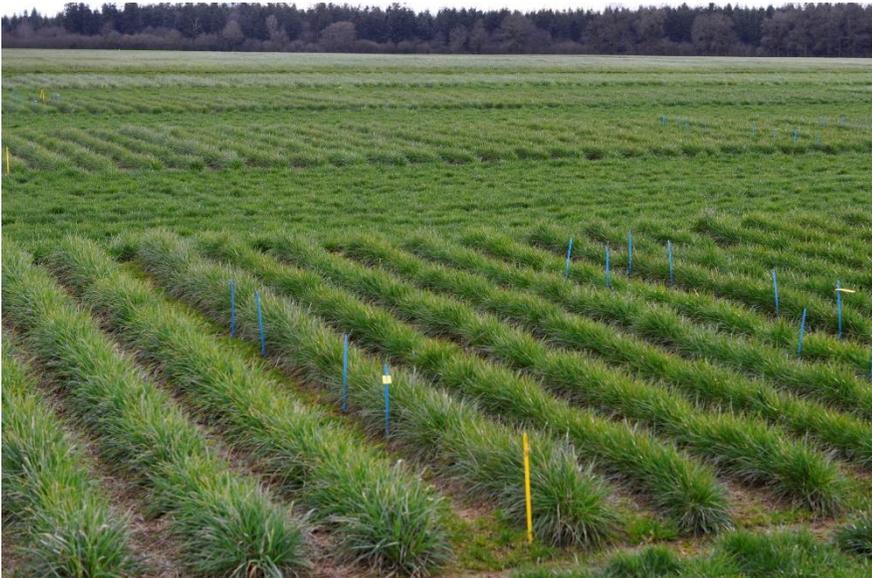
7 variétés commerciales de ray-grass  
anglais :

Bronsyn, Indiana, Bargala, Lactal,  
Milca, Carillon, Escal

17 années :  
2001-2017

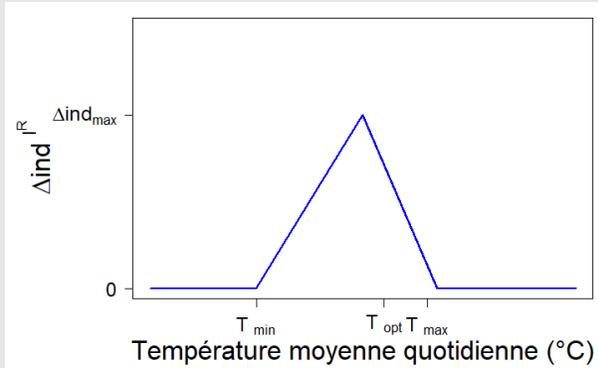
6 sites contrastés

**Protocole GEVES, commun à tous les environnements :**

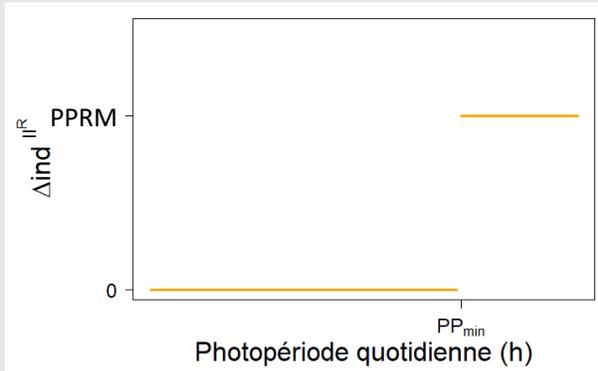


# Paramètres étudiés

## Induction florale



$\Delta ind_{max}^{IR}$

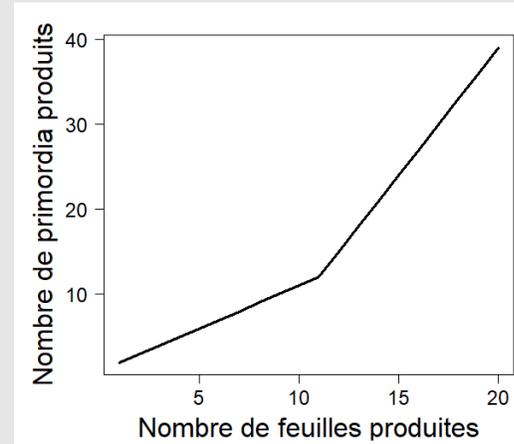


$PPRM$

$PP_{min}$

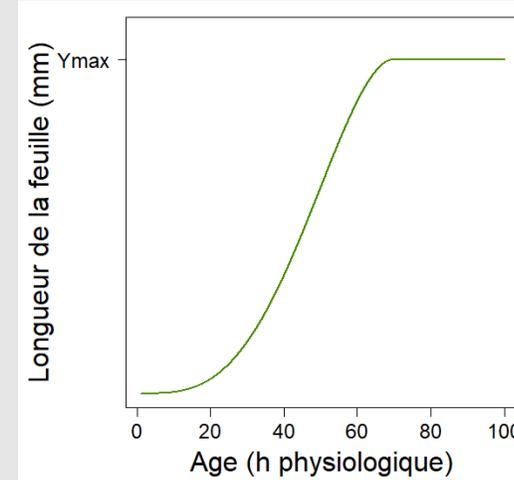
$LNM$

## Fonctionnement de l'apex



$\rho$

## Croissance foliaire



$C$

$k_C$

# Calibration et validation

## Analyse de sensibilité :

- **C**
- **$k_C$**
- **PPRM**

# Calibration et validation

## Analyse de sensibilité :

- C
- $k_c$
- PPRM

Jeu de données du GEVES

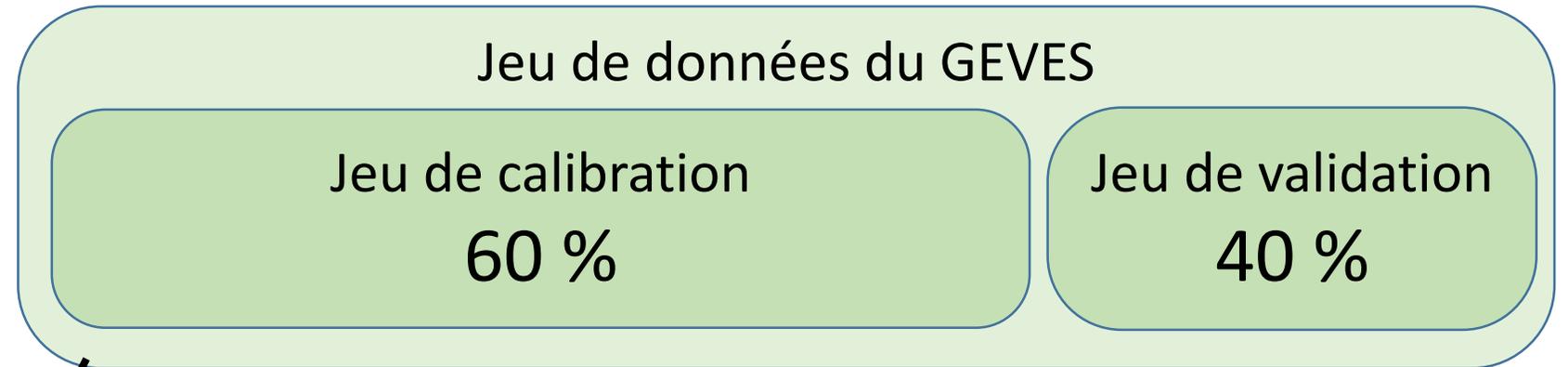
Jeu de calibration

60 %

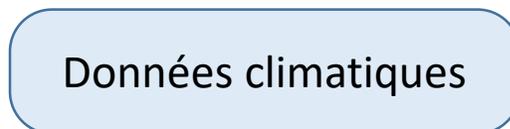
Jeu de validation

40 %

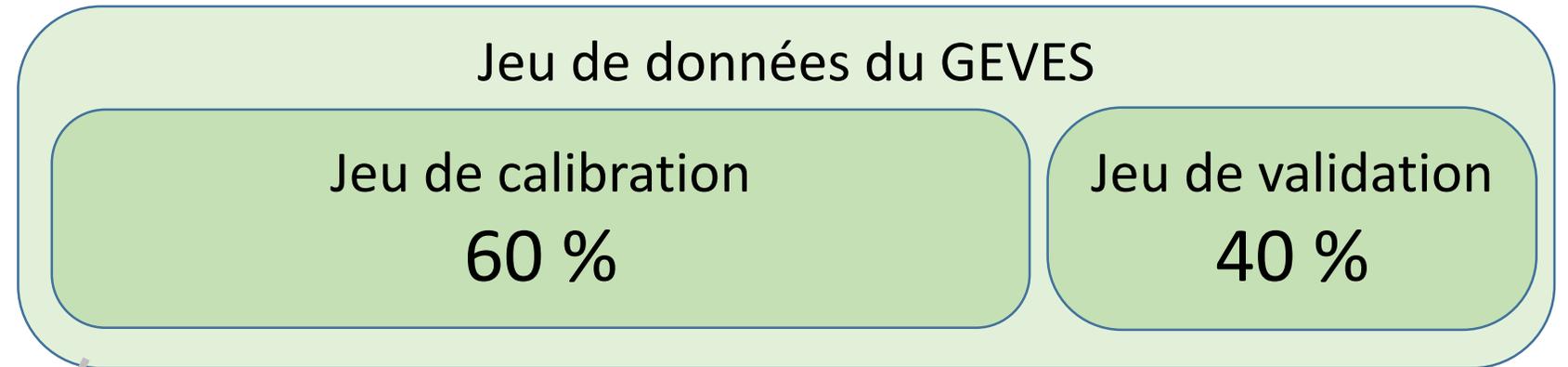
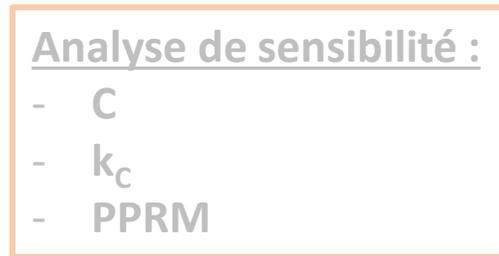
# Calibration et validation



Pour chaque variété,  
identification d'un set  
de valeurs pour C,  $k_c$  et  
PPRM qui minimise la  
RMSE

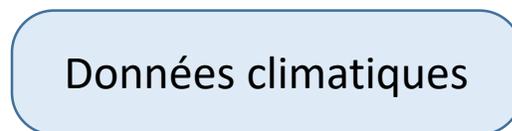


# Calibration et validation



Pour chaque variété,  
identification d'un set  
de valeurs pour C,  $k_C$  et  
PPRM qui minimise la  
RMSE

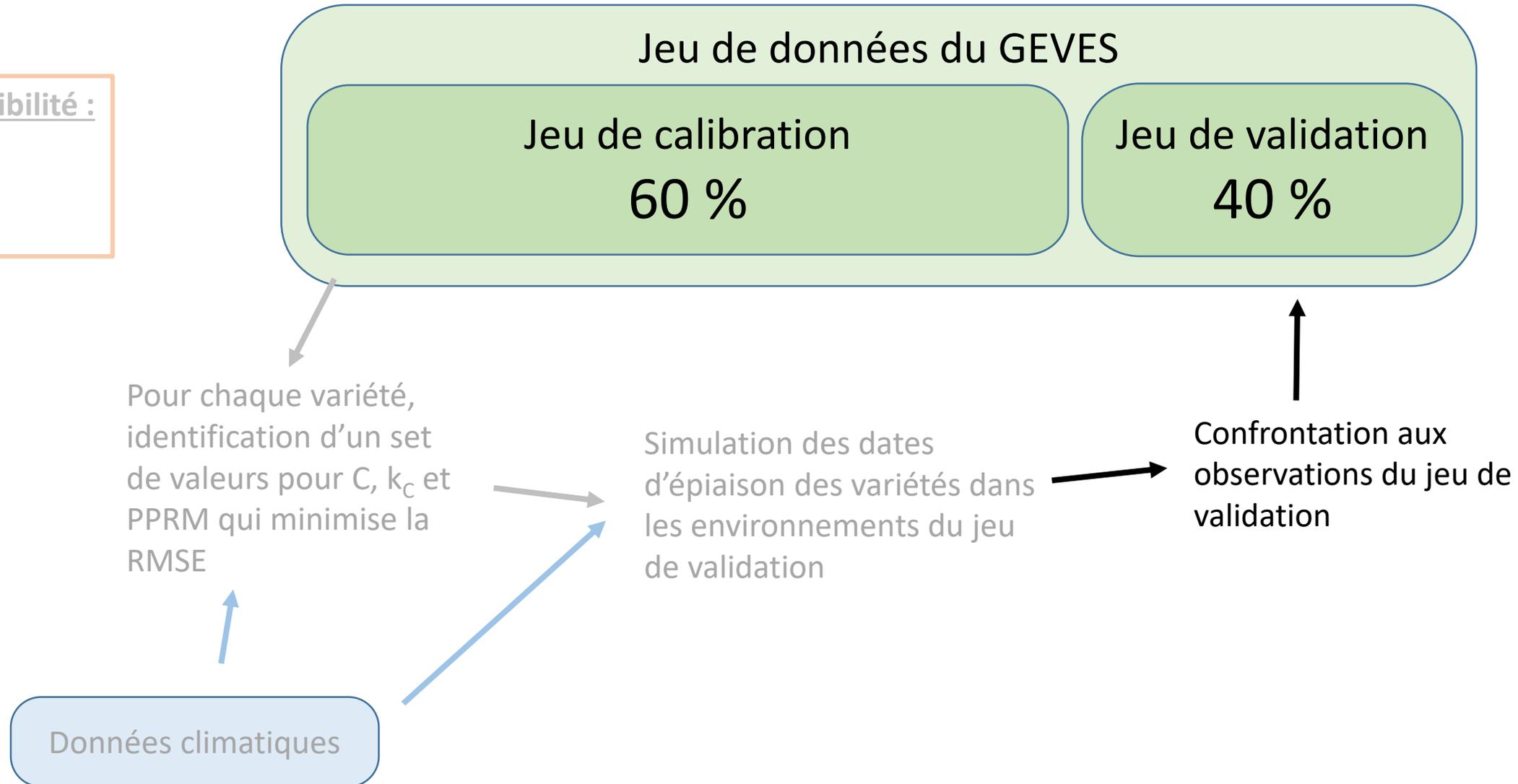
Simulation des dates  
d'épiaison des variétés dans  
les environnements du jeu  
de validation



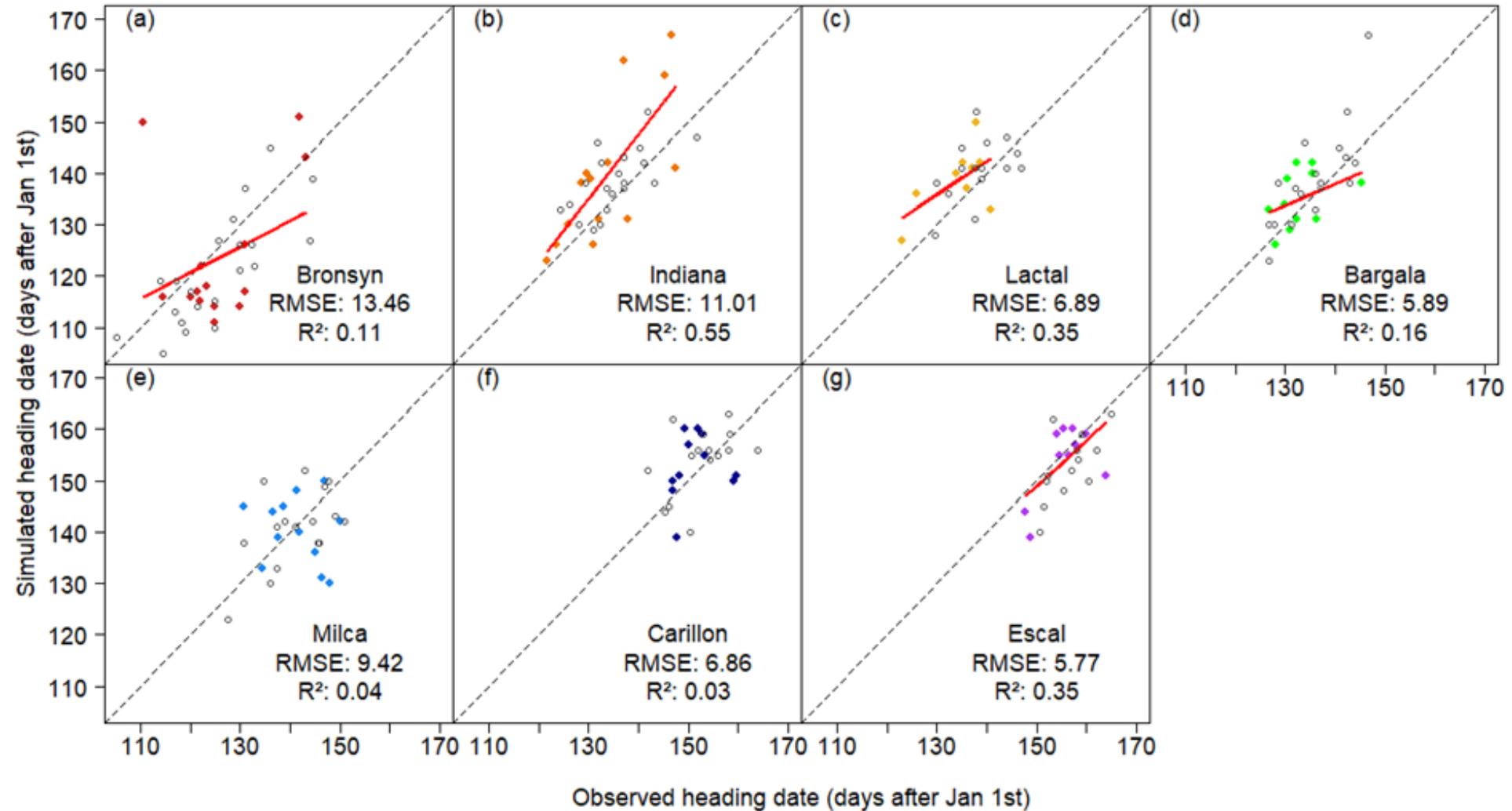
# Calibration et validation

Analyse de sensibilité :

- C
- $k_C$
- PPRM



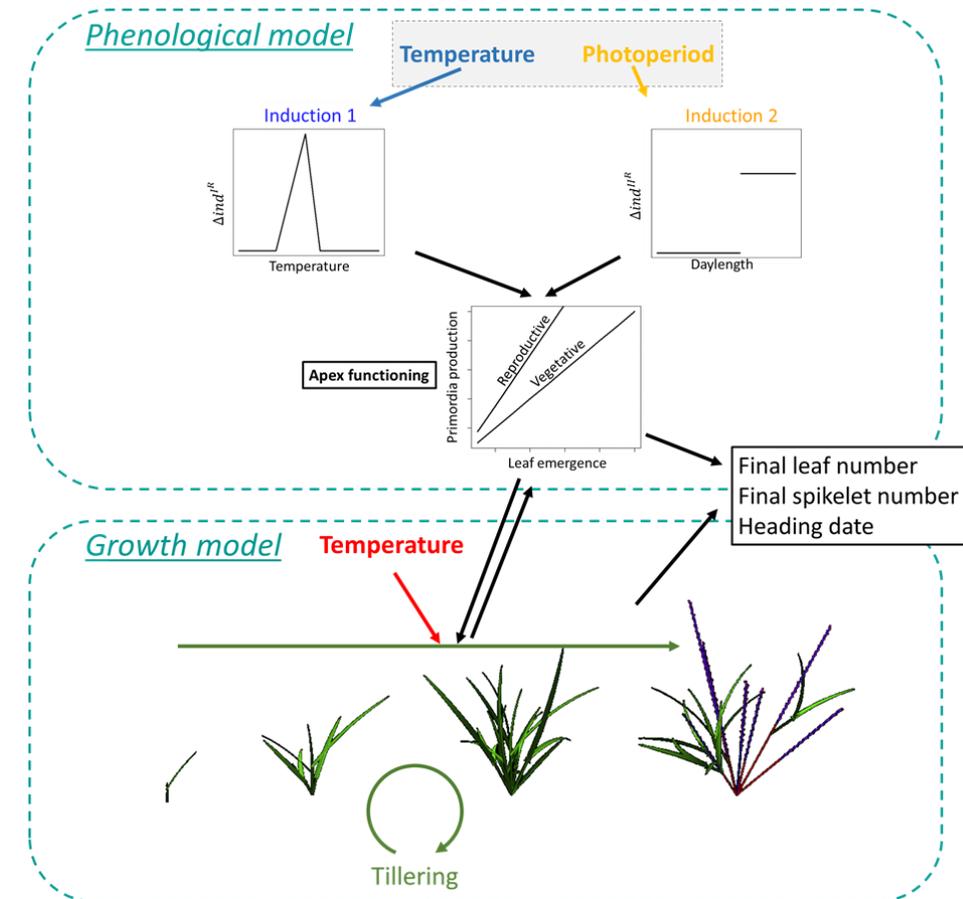
# Validation



# Discussion et perspectives

# Principaux résultats

- Réalisation d'un modèle informatique intégrateur et synthétique du développement reproducteur à l'échelle de la talle dont les stades phénologiques sont des sorties
- Un modèle capable de prédire la diversité de la date d'épiaison
  - diversité génétique
  - variabilité environnementale
- Une qualité de simulation similaire à celles des méthodes simples de calcul de la date d'épiaison
- Importance de la morphogénèse dans le déterminisme de la date d'épiaison, en particulier la croissance foliaire



# Perspectives

## **Champs d'utilisation du modèle :**

- Evolution du nombre d'épi au moment de la floraison
- Taux de tallage et pérennité des prairies
- Combinaison avec des modèles d'évolution de la qualité du fourrage

## **Recherches à poursuivre :**

- Amélioration de la connaissance des processus d'induction florale

**Encadrants :**

Jean-Louis Durand  
Romain Barillot

**Jury :**

Delphine Luquet  
Christophe Godin  
Maryse Laloi  
Iñaki Garcia de Cortazar  
Rossitza Atanassova  
Bruno Andrieu

**GEVES :**

Denis Leclercq  
Marie-Hélène Bernicot

# Merci !

**Comités de suivi :**

Isabelle Chuine  
Didier Combes  
Abraham Escobar Gutierrez  
Maryse Laloi  
Denis Leclercq  
Pierre Martre

**Ecole doctorale :**

Sophie Bergeronneau  
Didier Bouchon

**Aides ponctuelles :**

Frédéric Boudon  
Christian Fournier  
Christophe Lecarpentier  
Raphaël Perez

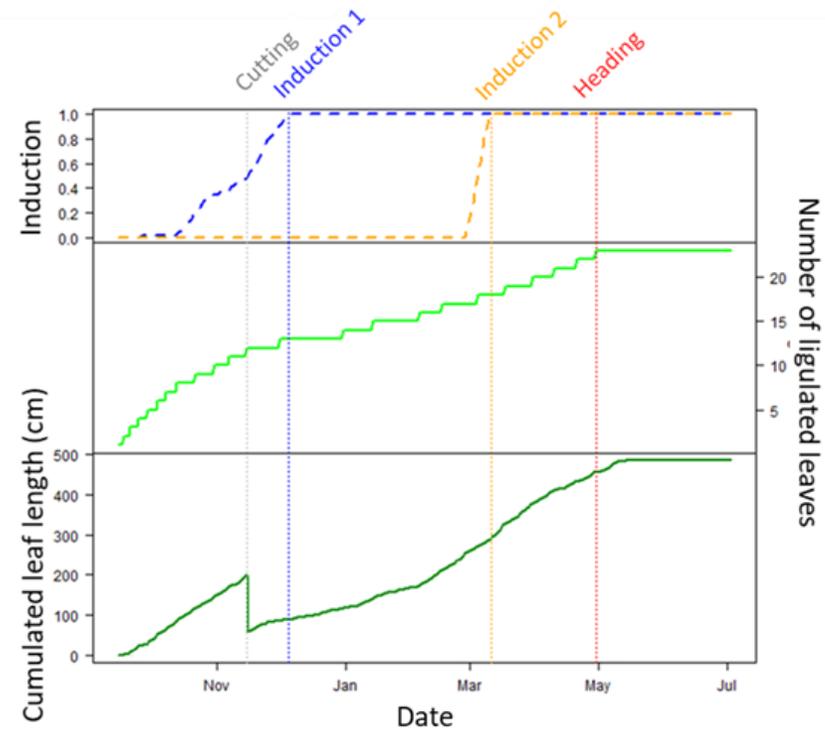
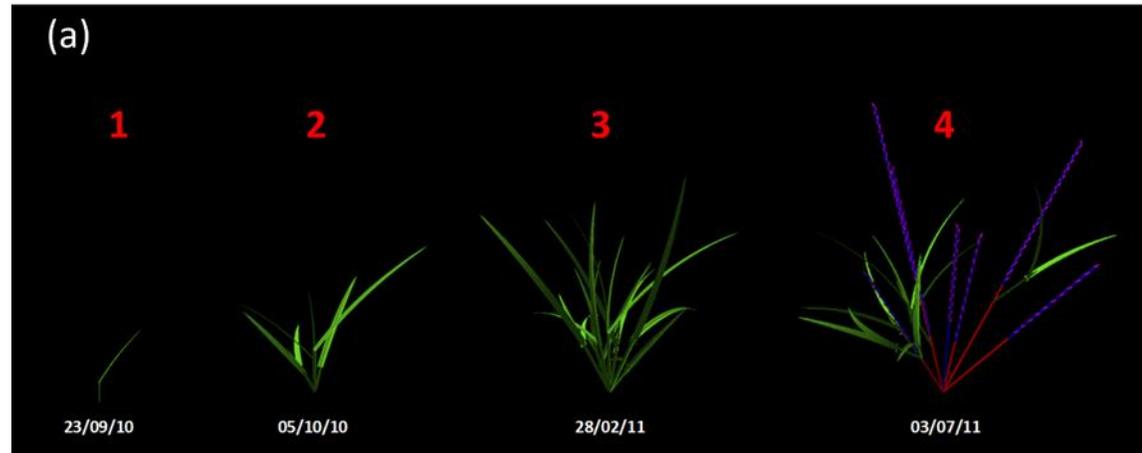
**INRAE de Lusignan :**

Annie Eprinchart  
Pascal Vernoux  
Franck Gelin  
Eric Roy  
Cédric Perrot  
Marianne Van Peteghem  
**Equipes Ecophy et Génétique**

**Stagiaires :**

Jade Debourbe  
Alice Troux

# SUPPLÉMENTS

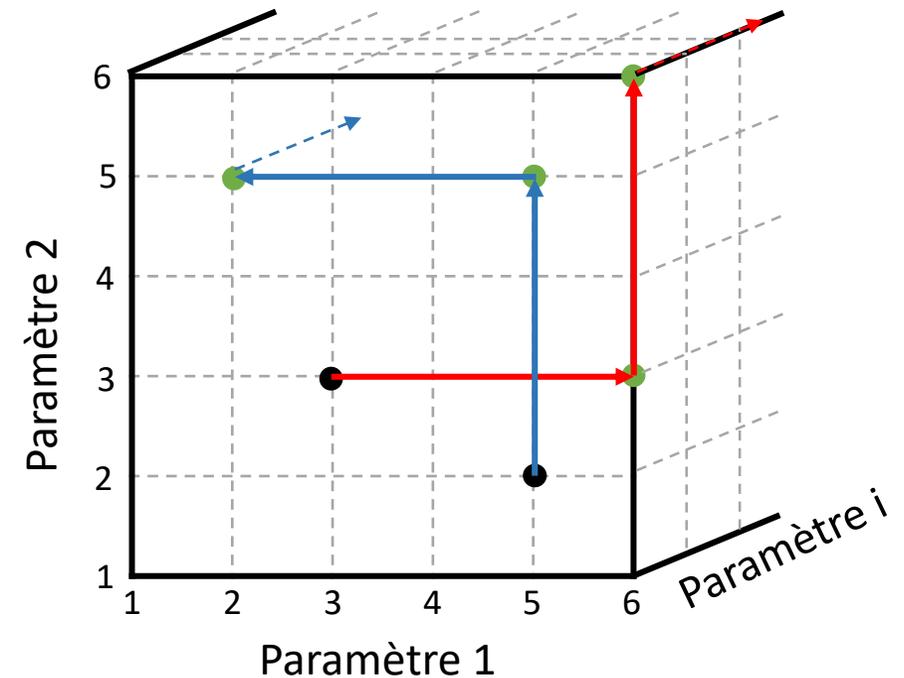


# Analyse de sensibilité : valeurs des paramètres

## Méthode de Morris :

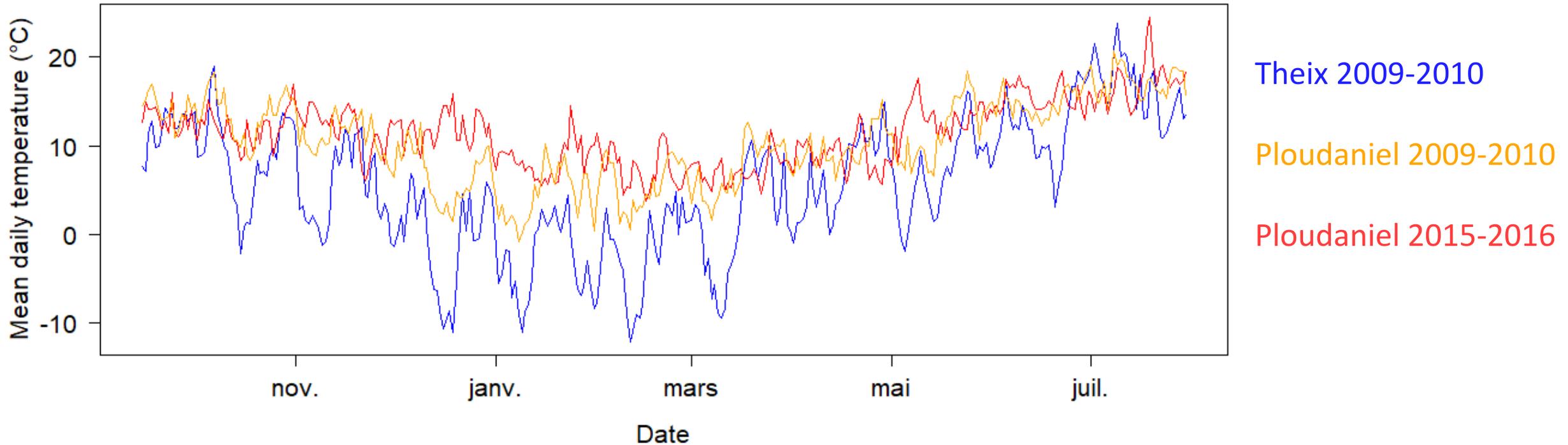
- Un espace à 7 paramètres
- Chaque paramètre possède 6 niveaux
- Sur une trajectoire, on procède à des saut de 3 niveaux
- On réalise au total 40 trajectoires

**6<sup>7</sup> simulations**    **→**    **8 424 simulations**  
279 936

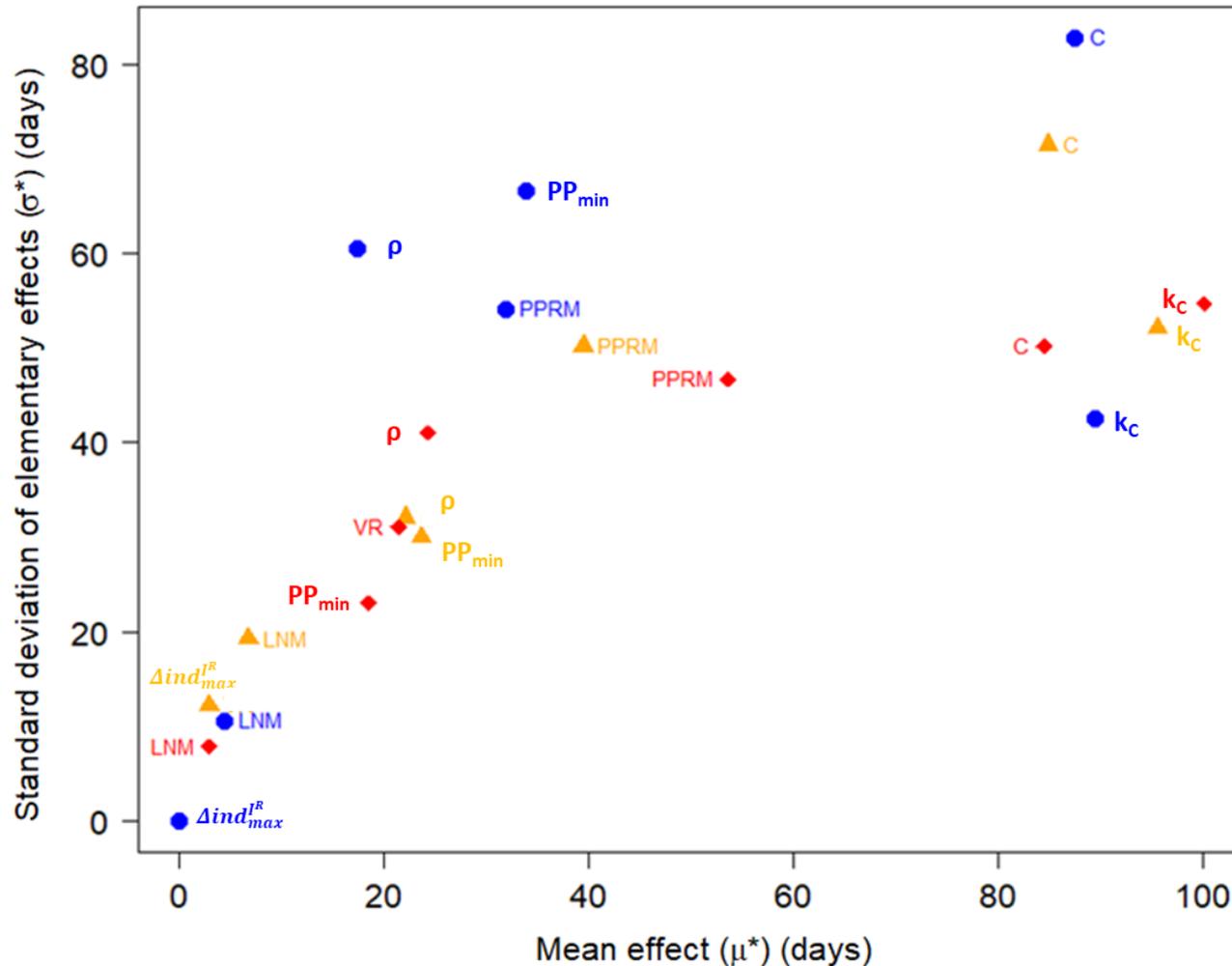


# Analyse de sensibilité : environnements

La même analyse de sensibilité est réalisée dans 3 environnements contrastés du jeu de données



# Analyse de sensibilité : résultat



3 paramètres ont une sensibilité importante :

**C** : croissance foliaire végétative

**$k_C$**  : modulation de la croissance foliaire lors de la phase reproductive

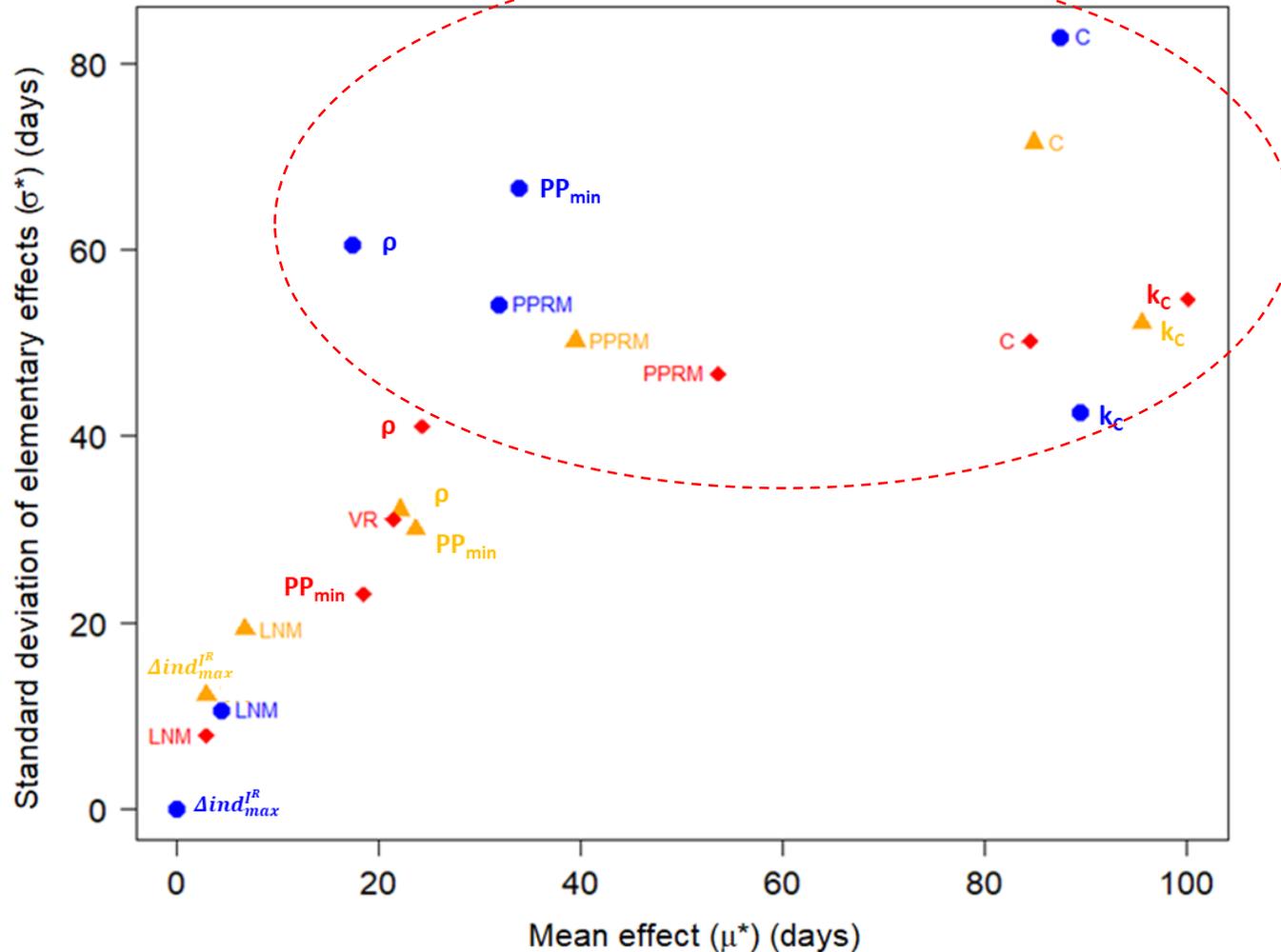
**PPRM** : progression de l'induction secondaire

Theix 2009-2010

Ploudaniel 2009-2010

Ploudaniel 2015-2016

# ANALYSE DE SENSIBILITÉ : RÉSULTAT



3 paramètres ont une sensibilité importante :

**C** : croissance foliaire végétative

**$k_c$**  : modulation de la croissance foliaire lors de la phase reproductive

**PPRM** : progression de l'induction secondaire

Theix 2009-2010

Ploudaniel 2009-2010

Ploudaniel 2015-2016

<b>Cultivar</b>	<b>C</b>	<b>kC</b>	<b>PPRM</b>	<i>Rind1</i>	<i>PPmin</i>	<i>LNМ</i>	$\rho$	<b>RMSE</b>	<b>R<sup>2</sup></b>
<b>Bronsyn</b>	3	0.23	0.64	<i>0.0425</i>	11	20	4.5	8.13	0.59
<b>Indiana</b>	7	0.14	0.64	<i>0.0425</i>	11	20	4.5	6.00	0.42
<b>Lactal</b>	5	0.23	0.64	<i>0.0425</i>	11	20	4.5	6.14	0.24
<b>Bargala</b>	7	0.14	0.64	<i>0.0425</i>	11	20	4.5	6.85	0.57
<b>Milca</b>	7	0.14	0.46	<i>0.0425</i>	11	20	4.5	6.73	0.30
<b>Carillon</b>	7	0.23	1.00	<i>0.0425</i>	11	20	4.5	6.36	0.23
<b>Escal</b>	7	0.23	1.00	<i>0.0425</i>	11	20	4.5	6.10	0.42