

Influences des variations saisonnières sur l'architecture, le développement et la production de *Acmella oleracea* L.

Vavitsara M.E¹, Ranarijaona H.L.T.¹, De Reffye P.², Sabattier S.²

(1) Université de Mahajanga Madagascar.

(2) UMR AMAP CIRAD Montpellier, France.

Acmella oleracea est un légume feuille le plus consommé par la population de Mahajanga (Madagascar), pourtant l'approvisionnement du marché de la commune n'est jamais suffisant. Une étude de la croissance et de l'architecture de *Acmella oleracea* en fonction des saisons de culture de Mahajanga, modélisées par le modèle GreenLab est alors effectué dans le but de trouver la meilleure saison de production. Il s'agit par méthode inverse sur les données collectées sur la plante selon une stratégie conforme au modèle, de retrouver les paramètres du fonctionnement des méristèmes qui contrôlent le développement et les paramètres sources puits des organes qui règlent au cours de la croissance, l'acquisition de la biomasse et sa répartition dans la plante pas à pas au cours de la croissance. La prise en compte des allométries permet de restituer les dimensions des organes à partir de leur poids et donc d'avoir la surface foliaire qui intercepte la lumière. Des cultures en pots ont été effectuées durant les deux saisons (humide et sèche) avec des *Acmella oleracea* de deux provenances (du bassin et du haut plateau).

Les poids des organes : feuilles, entre-nœuds et fruits triés selon leur rang sur la tige et le poids des branches latérales divisées en compartiments d'organes sont ajustées au mieux en optimisant les paramètres du modèle. Les quatre origines sont bien ajustées par le modèle Greenlab. Les effets saisons sont très marqués, le traumatisme hydrique a beaucoup d'influence sur la production de *Acmella oleracea*. Il est connu que la meilleure saison de production de *Acmella oleracea* est la saison de pluie. Des recommandations issues de ces résultats seront exécutées aux paysans.

Mots clés : *Acmella oleracea*, production végétale, architecture, effet saison, Modèle GreenLab.

1. INTRODUCTION

La culture de légume feuille occupe la majorité de la production sur la commune urbaine de Mahajanga. *Acmella oleracea* est l'un des légumes feuilles le plus consommés par la population malgache, notamment à Mahajanga. Pourtant, la production de ce légume n'est jamais suffisante pour approvisionner le marché (Dumont, 2006).

Par ailleurs, le secteur maraîcher connaît des difficultés liées à : une production très saisonnière, concentrée durant la saison sèche (de Mai à Octobre) et quasi inexistante en saison de pluie, due à l'inondation des zones de production localisées autour des lacs ou des étangs. C'est la principale raison de ce présent travail, dont le but est d'élucider ces problèmes et d'apporter des éléments pour améliorer le rendement du légume feuille. L'utilisation d'un modèle de production s'avère dans ce cas très utile.

L'objectif de ce présent travail est d'identifier les réponses architecturales de *Acmella oleracea* aux conditions environnementales ainsi que la variabilité intra-spécifique de ces réponses et les modéliser avec le modèle de croissance GreenLab. Cette étude se concentre sur une espèce de *Acmella oleracea* et de deux provenances de Madagascar : plaine (Ouest), haut plateau (Centre). Les deux provenances ont été étudiées durant deux saisons : humide et sèche.

L'approche architecturale par l'observation de la croissance et de la ramification de ces espèces à différents stades de leur développement, permet de caractériser leurs rendements face à la variation de l'environnement sur lequel elles poussent.

Un modèle d'architecture et de production végétale comme le modèle GreenLab peut estimer la production totale et l'allocation de la biomasse aux différents organes tels que les feuilles, entre-nœuds et les fruits. Il s'agit d'un modèle initié au laboratoire Liama de Pékin en 1998 par une équipe franco-chinoise (Cirad-CASIA) et développé aujourd'hui à l'UMR AMAP. Ce modèle, dit modèle structure-fonction, est un modèle dynamique, un modèle de répartition de la biomasse au niveau de l'organe (Cournède *et al.*, 2006, De Reffye *et al.*, 2008).

Par ailleurs, la modélisation de l'architecture de la production végétale de légume feuille est intégrée dans les recherches actuelles sur l'agriculture et la biodiversité, afin de comprendre les relations entre la production végétale et les facteurs abiotiques dans le but de trouver des réponses techniques adaptées de gestion et d'entretien agricole.

Les conditions écologiques locales, le comportement héliophile de l'espèce, le déficit hydrique plus marqué aujourd'hui devraient avoir une influence sur la production de *Acmella oleracea*.

2. MATERIELS ET METHODES

2.1. Description du modèle GreenLab

Le modèle GreenLab a été décrite en détail par Yan *et al.* (2004). Seuls les grands principes et options spécifiques utilisés dans cette étude seront présentés ici.

Les hypothèses biologiques qui sous-tendent le modèle peuvent être résumées comme suit :

La transpiration des plantes (Tr) est pilotée par l'évapotranspiration potentielle et la fraction du feuillage qui intercepte la lumière. Afin de tenir compte de l'auto-ombrage des feuilles entre elles, La loi d'extinction de la lumière dans le feuillage dite de Beer-Lambert est utilisée pour calculer la transpiration :

$$Tr = PET * (1 - \exp(-k.LAI)) \quad (1)$$

Le LAI étant l'indice foliaire (rapport de la surface foliaire au m^2) et k étant le coefficient d'extinction.

La transpiration des plantes est limitée par le seul terme de résistance r qui contrôle l'évaporation par cm^2 de surface foliaire. (Yan *et al.*, 2004).

La fabrication de la biomasse est proportionnelle à la transpiration et dépendante de la surface foliaire S selon la formule :

$$Q_m(i) = \frac{PET}{r} \left(1 - \exp\left(-k \sum_{j=1}^{n(i)} S_j\right) \right) \quad (2)$$

où:

- $Q_m(i)$ est la production de la biomasse au cours de $CD(i)$.
- $1/r$ est appelé l'efficience de l'eau l'équivalent gramme de carbone assimilé pour 1g d'eau transpiré). En absence de données climatique on peut normaliser la production en mettant $PET=1$. La variable r se calibre alors sous cette condition ce qui est fait dans cette étude. La variable r est paramétré par optimisation selon la description faite par Yan *et al.* (2004).
- $n(i)$ est le nombre de feuilles vertes pendant $CD(i)$ et S_j est la surface de la feuille du rang j sur la tige.

Les organes puits reçoivent une accumulation de biomasse proportionnelle à leur force relative par rapport à la somme des puits de la plante qui n'est autre que la demande de la

plante. La force de puits pour chaque type d'organes noté par o est définie en fonction de son âge en termes de cycle de croissance :

$$P_o(j) = p_o \cdot f_o(j) \quad (3)$$

où:

- $o=b, e, f$, se réfère au limbe, entrenœud, fruit.
- p_o est le coefficient de force de puits associé avec les organes de types o .
- $f_o(j)$ est une fonction de variation de puits des organes spécifiques $CD(j)$. Une contrainte de normalisation $\max f_o(j) = 1$ est imposée, avec t_o la durée d'expansion en cycle des organes o pendant la croissance.

La fonction f_o est formulée comme suit :

$$f_o(j) = \begin{cases} g_o(j) / M_o & (1 \leq j \leq t_o) \\ 0 & (j > t_o) \end{cases}$$

$$g_o(j) = (j - 0.5)^{a_o - 1} \cdot (t_o - j + 0.5)^{b_o - 1} \quad (4)$$

$$M_o = \sum_{k=1}^{t_o} g_o(k)$$

Les paramètres a_o et b_o varient selon le type d'organe. Selon cette fonction, la forme de la variation de puits est flexible et peut être ajustée aux données par optimisation.

Dans le cadre de la croissance d'un organe, sa force de puits relative varie donc en fonction d'une fonction beta. Tous les organes du même type sont supposés se comporter de la même façon, quel que soit le stade du développement de la plante.

Des relations allométriques complètent le dispositif de mesure pour calculer les fonctions source-puits. Par exemple, le rapport limbe/pétiole est le plus souvent constant de même que le rapport poids de la feuille/surface qui correspond à une épaisseur de la feuille. Dans cette étude, les données sur la racine n'étaient pas disponibles, mais le modèle GreenLab peut les prendre en compte. Les angles de ramification et la phyllotaxie complète la série des paramètres géométriques, permettant la représentation d'organes en 3D.

La conséquence de cette modélisation est que la taille des organes est variable car ils dépendent des ressources, du nombre et de la force des organes puits qui partagent ces ressources à un moment donné. Le modèle est stochastique, le nombre d'organes final de la plante dépend des aléas du fonctionnement des méristèmes. Les réponses photopériodiques de

la phénologie n'ont pas encore été mises en œuvre. Le modèle de simulation GreenLab peut fonctionner en utilisant la matière fraîche (dans notre cas) ou la matière sèche, selon les besoins.

2.2. Résumé des paramètres des cultures utilisée dans le modèle

Sept paramètres des récoltes qui ne sont pas accessibles à des mesures directes sont optimisés par des méthodes statistiques (**Tableau 1**). Chaque organe (o) a une force de puits (p_o) et une fonction de variation du puits (f_o). Le paramètre (r) concerne l'efficacité de l'eau. Le paramètre k est estimé directement par des considérations sur le type de culture.

Tableau 1 : Paramètres de la plante à optimiser à partir du fichier cible des observations sur terrain. D'autres paramètres, comme les allométries (épaisseur de la feuille) sont directement mesurés et entrés dans le modèle.

Puits des organes	Significations
Pb	Force de puits des feuilles ; Pb est mis à 1
Bb	variation de puits des feuilles (paramétriser par la loi beta de l'expansion des feuilles)
Pi	Force de puits des entre-nœuds
Bi	variation de puits des entre-nœuds (paramétriser par la loi beta de l'expansion des entre-nœuds)
Pf	Force de puits des fruits
Bf	variation de puits des fruits (paramétriser par la loi beta de l'expansion des fruits)

2.2.1. Les variables d'entrée

Dans la version du modèle utilisé ici, sous sa forme simplifiée d'assimilation et les processus de croissance n'utilisent que le cycle de croissance ajusté sur le temps calendaire et la valeur PET normalisée à 1.

2.3. Calibration des paramètres de la croissance

Le modèle GreenLab en contraste avec les autres modèles de culture est essentiellement mathématique.

En ce sens qu'il utilise une fonction de récurrence pour assurer pas à pas la croissance de la structure dont le développement est contrôlé par l'automate botanique. En conséquence, la fonction dépend de peu de paramètre mais qui sont cachés et qui doivent donc être optimisé pour ajuster les séries organiques mesurés sur la plante avec les séries respectives calculées par le modèle.

Les séries organiques de la plante c'est à dire la description des types d'organes le long de la tige selon leur masse peuvent être relevé à différent stade de croissance.

Un même jeu de paramètre constant doit pouvoir ajuster toutes les séries organiques à tous les stades de croissance pour que le modèle puisse être calibré.

2.3.1. La méthode des moindres carrés généralisée

Le mode d'optimisation du modèle utilise la méthode des moindres carrés généralisée (Press *et al.*, 1992). L'application de cette méthode pour GreenLab a été décrite par Zhan *et al.* (2003).

Supposons que nous ayons n mesures de y qui correspondent aux sorties du modèle, par exemple le poids des organes dans les séries organiques et nombre m de paramètre à optimiser (p_1, p_2, p_m) :

Cela donne le système suivant :

$$\begin{aligned} y_1 &= f_1(p_1, p_2, \dots, p_m) \\ y_2 &= f_2(p_1, p_2, \dots, p_m) \\ y_n &= f_n(p_1, p_2, \dots, p_m) \end{aligned} \quad (5)$$

Les fonctions f_i sont des sous fonction du modèle lui-même. f_i est le même pour l'ensemble des observations de même type (*exemple* : expression mathématique tiré du modèle générale et qui donne le poids des feuilles)

On définit classiquement le Jacobien par :

$$M = \begin{bmatrix} \frac{\delta f_1}{\delta p_1} & \frac{\delta f_1}{\delta p_2} & \frac{\delta f_1}{\delta p_m} \\ \frac{\delta f_2}{\delta p_1} & \frac{\delta f_2}{\delta p_2} & \frac{\delta f_2}{\delta p_m} \\ \frac{\delta f_n}{\delta p_1} & \frac{\delta f_n}{\delta p_2} & \frac{\delta f_n}{\delta p_m} \end{bmatrix} \quad (6)$$

Cette matrice est estimée numériquement. L'optimisation démarre avec un jeu de paramètre p_i le plus proche possible de la solution au sens des moindres carrées.

On peut écrire :

$$\begin{aligned} y_{1,0} &= f_1(p_{1,0}, p_{2,0}, \dots, p_{m,0}) \\ y_{2,0} &= f_2(p_{1,0}, p_{2,0}, \dots, p_{m,0}) \\ y_{n,0} &= f_n(p_{1,0}, p_{2,0}, \dots, p_{m,0}) \end{aligned} \quad \Delta y = \begin{bmatrix} y_1 - y_{1,0} \\ y_2 - y_{2,0} \\ y_n - y_{n,0} \end{bmatrix} \quad (7)$$

La différence entre les séries organiques tirées de la cible et les valeurs calculées sont donnée par le vecteur Δy . Les écarts de chaque paramètre p_i par rapport à la solution optimisée est donnée par l'équation :

$$\Delta p = (M^T \cdot M)^{-1} \cdot M^T \Delta y \quad (8)$$

A l'itération n la nouvelle valeur de l'ensemble de paramètre p est donnée par $p_n = p_{n-1} + \Delta p$

Le processus est répété jusqu'à ce que Δp soit négligeable, la solution n'évolue plus. L'avantage de la méthode est la rapidité de la convergence de l'algorithme et qu'elle fourni en association avec les paramètres optimisés leur écart-type théorique.

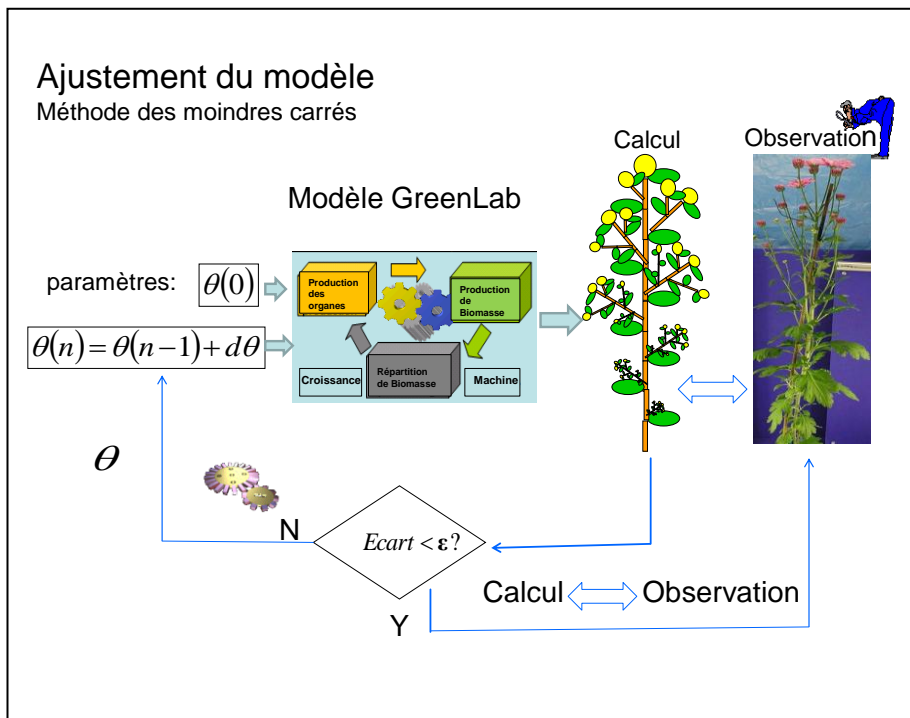


Figure 1 : Schéma de l'ajustement du modèle GreenLab, méthodes des moindres carrés.

2.4. Protocole d'expérimentation

L'expérimentation a été réalisée durant les deux saisons de culture de Mahajanga (**Tableau 2**) : Pendant la saison humide, les cultures ont été réalisées du mois de Février au mois de Mai 2012 et pendant la saison sèche du mois de Juin au mois d'Août 2012.

Des cultures en pots de *Acmella oleracea* de deux provenances ont été réalisées à Mahajanga : celle de provenance de la plaine (avec un climat chaud et sec), et celle de provenance du haut plateau (avec un climat frais et humide).

L'expérimentation a été effectuée dans des pots, en plein air et dans un espace clôturé (**Figure 2**). Chaque pot de 30 cm contient du sol de culture venant d'un site de production maraîchère (Belobaka). Il est utile de préciser que l'étude a été faite sans tenir compte des effets des fertilisants, la culture a été faite avec un individu par pot, pour éviter l'effet de la compétition entre individu.

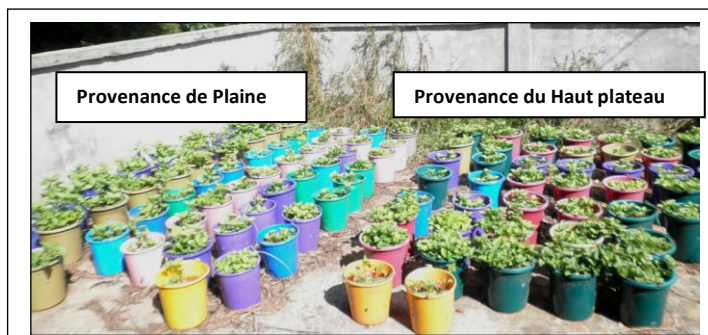


Figure 2 : Illustration des dispositifs expérimentaux utilisés.

Tableau 2 : Description des saisons de culture

	Température	Humidité	Luminosité
Saison humide	élevée	élevée	Longue journée
Saison sèche	Moins élevée	Pas d'humidité	Courte journée

2.5. Méthodes de mesure

Durant chaque saison, tout au long du développement de la plante, des mesures destructives étaient effectuées périodiquement sur 60 plantes, afin de caractériser la croissance et l'organogénèse.

Seuls les organes de la partie aérienne ont été pris en compte. Des échantillons ont été prélevés sur 6 dates dont 5 plantes par dates pour chaque provenance de culture et pour chaque saison, au total 120 plantes ont fait l'objet de cette étude.

Afin d'éviter les pertes d'eau lors des mesures, des plantes ont été arrachées avec leurs racines et du sol et transporté dans un laboratoire pour les mesures.

Le poids frais des organes de la partie aérienne a été pris en considération, tels que : masse fraîche des feuilles de la tige principale séparés de celles des branches, masse fraîche des entre-nœuds de la tige principale séparés de celles des branches et masse fraîche du fruit de la tige principale séparés de celles des fruits des branches. Ces mesures ont été effectuées sur tous les métamères des plantes. (**Figure 3 et 4**)

2.6. Méthodes d'analyses

2.6.1. Ajustement des séries organiques sur *Acmella oleracea* [procédure d'ajustement en une seule date décrit par Zhan *et al.* (2003) et Yan *et al.* (2004)]

2.6.1.1. Ajustement des séries organiques

Les séries organiques de *Acmella oleracea* correspondent à la description des organes (feuille, entre-nœuds, fruits) disposés le long de la tige. La calibration des paramètres source-puits doit permettre d'ajuster précisément les poids individuels des organes dans les séries observées avec ceux calculés par le modèle. S'il y a plusieurs dates de mesure, on peut suivre

l'évolution de l'expansion des organes d'une même série organique, sous la dépendance d'un même jeu de paramètres constants.

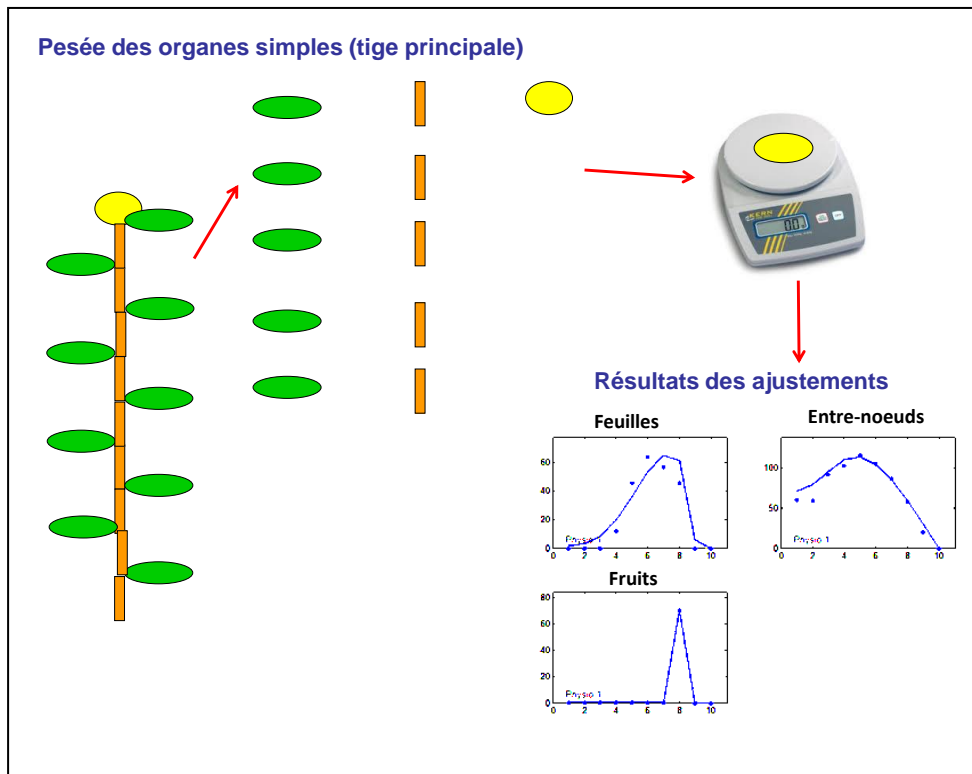


Figure 3 : Schéma de l'ajustement des séries organiques avec le modèle GreenLab

2.6.1.2. Ajustement des séries de compartiment

On ne peut pas décrire facilement les séries organiques des ramifications axillaires. En effet celles-ci bien que complètes pour leur développement se présentent sous forme embryonnaire au début de leur croissance. On ne peut donc pas les détailler au niveau du poids des organes individuels. Cependant on peut regrouper les organes de même types en compartiments (feuilles, entre-nœuds, fruits) qui peuvent alors être pesés dès que le poids total de la ramification, est significatif au niveau du seuil d'une balance. On obtient alors des séries de compartiment le long de la tige. Séries organiques et séries de compartiment sont les cibles à ajuster pour le modèle GreenLab.

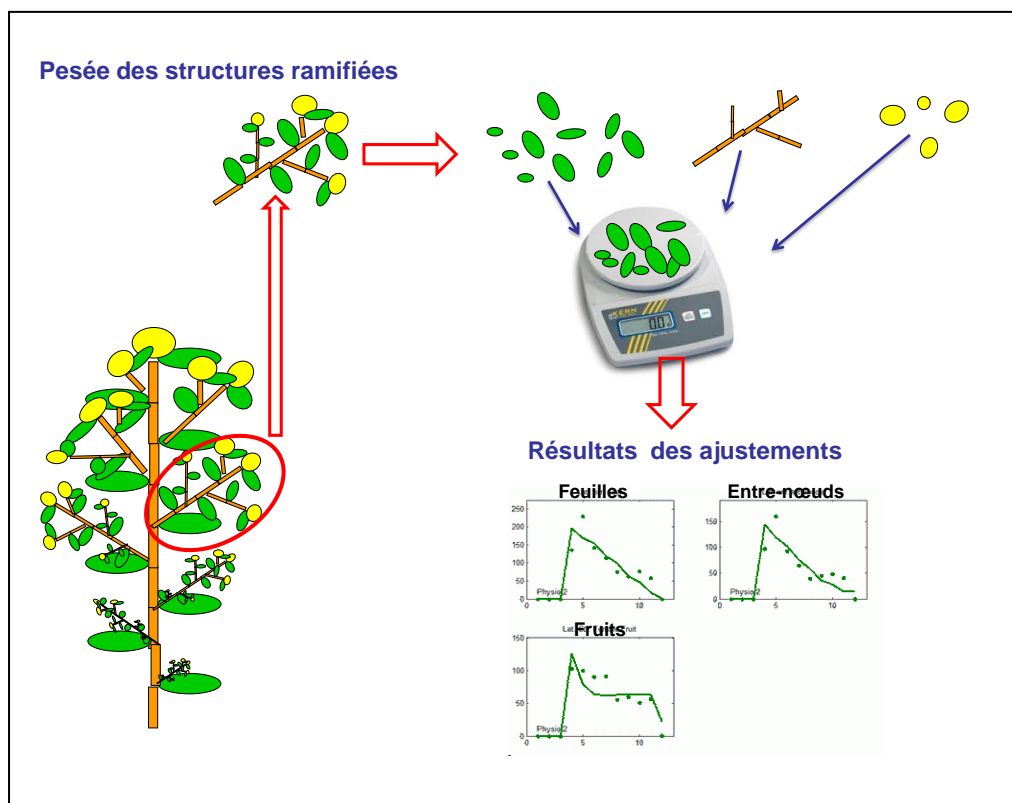


Figure 4 : Schéma de l'ajustement des séries de compartiment avec le modèle GreenLab

3. RESULTATS

3.1. Valeurs des paramètres estimés (Ajustement avec une seule date)

Les valeurs des paramètres estimés sont présentées dans le **tableau 3**.

- *Bb* : Variation de force de puits des feuilles

Elle est similaire entre les deux provenances durant la saison de pluie, et plus petite en saison sèche.

- *Bi* : Variation de force de puits des entre-nœuds

Elle est plus petite en saison sèche.

- *Bf* : Variation de force de puits des fruits

Elle est différente entre les deux provenances durant la saison de pluie, celle de provenance du haut plateau est plus importante que celle de plaine.

- *Pb2* : la force de puits des feuilles des branches

La force de puits des feuilles des branches est plus petite pour la provenance du plateau durant la saison de pluie. La force des puits des individus cultivés en saison sèche n'est pas calculée car les individus ont peu de branche.

-Pi1 : la force de puits des entre-nœuds de la tige principale

Similaire entre les deux provenances aussi bien durant la saison de pluie que la saison sèche. Par contre elle est différente entre les deux saisons, celle des individus cultivés en saison de pluie ont une force plus forte qu'en saison sèche car la taille des entre-nœuds est différente.

-Pi2 : la force de puits des entre-nœuds des branches

Différente entre les deux provenances durant la saison de pluie, celle de provenance du haut plateau est plus importante.

-Pf1 : la force de puits des fruits de la tige principale

La force du puits de fruits est plus grande pour la provenance du haut plateau et similaire entre les deux saisons.

-Pf2 : force des puits des fruits des branches

La force de puits des fruits des individus de provenance du haut plateau est très forte par rapport à celle de provenance de la plaine.

Tableau 3 : Paramètres estimés avec le programme Gloups_Gro.

Paramètres	Saison Humide				Saison sèche			
	Plaine		Haut plateau		Plaine		Haut plateau	
	valeurs	Ecart-type	valeurs	Ecart-type	valeurs	Ecart-type	valeurs	Ecart-type
Pb2 : Force de puits des feuilles des branches	1.01	0.09	0.87	0.12				
Bb : variation de puits des feuilles	5.05	0.50	4.36	0.70	1.63	0.48	0.55	1.06
Pi1 : Force de puits des entre-nœuds de la tige principale	1.23	0.22	1.28	0.29	0.82	0.21	0.78	0.95
Pi2 : Force de puits des entre-nœuds des branches	0.62	0.16	1.01	0.26				
Bi : variation de puits des entre-nœuds	6.01	0.98	8.89	1.73	4.70	0.70	3.80	0.34
Pf1 : Force de puits des fruits de la tige principale	4.12	0.54	9.92	3.46	4.80	1.45	6.49	9.87
Pf2 : Force de puits des fruits des branches	5.80	1.11	28.71	10.95				
Bf : variation de puits des fruits	6.20	0.36	11.58	1.37				

3.2. Résultats d'un ajustement à une seule date à partir des observations sur des plantes adultes.

Les ajustements obtenus sont illustrés par les **figures 5 et 6** représentant la masse fraîche des entre-nœuds et la masse fraîche des feuilles sur la tige principale et des branches. Les poids des organes, feuilles, entre-nœuds, fruits triés selon leur rang sur la tige et le poids des branches latérales divisées en compartiment d'organes sont ajustées au mieux en optimisant les paramètres du modèle. Les profils des courbes pour les 4 modalités de cultures sont semblables, mais sont d'ordre de grandeur différent.

Les points sont les valeurs observées (ou mesurés) et les courbes sont les valeurs simulées. Les valeurs des paramètres optimisés sont représentées dans le tableau ci-dessus.

3.2.1. Études en conditions humides

Des différences d'ordre de grandeur des masses fraîches des organes sont observées, les individus de provenance de la plaine a la masse des feuilles, d'entre-nœuds et des fruits beaucoup plus importantes que celles de provenance du haut plateau. La croissance secondaire correspondant à l'évolution du poids des entre-nœuds basal est visible (**Figure 5, A et B**). Au niveau des branches (**Figure 5, A-2 et B-2**), après l'apparition des inflorescences de la première branche, toutes les autres branches fleurissent en même temps et la demande de la plante devient constante.

La série de Q/D est petite au début (**Figure 5, A-1 et B-1**), elle démarre lors de l'apparition des organes, dans ce cas l'expansion des organes est limitée, cette série augmente avec l'expansion au cours du temps et atteint le maximum. Une fois que la plante termine sa croissance et atteint le maximum de l'expansion, la série Q/D diminue et l'organe ne pompe plus.

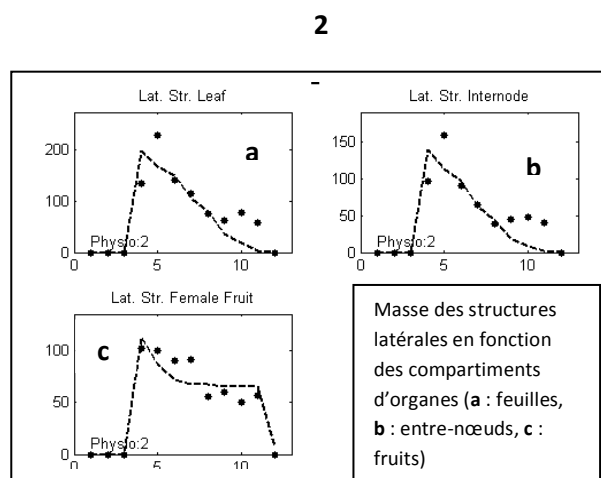
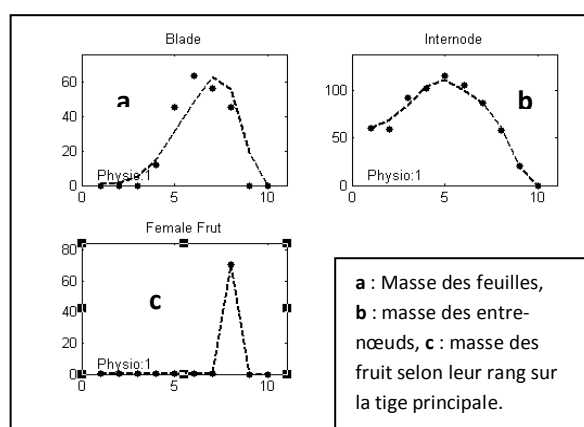
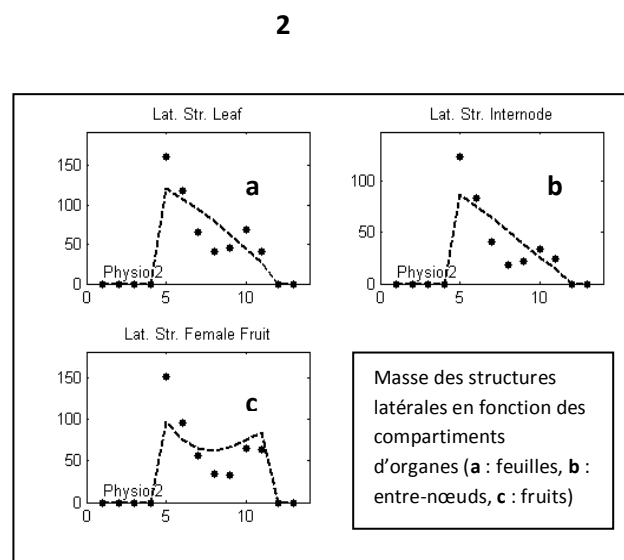
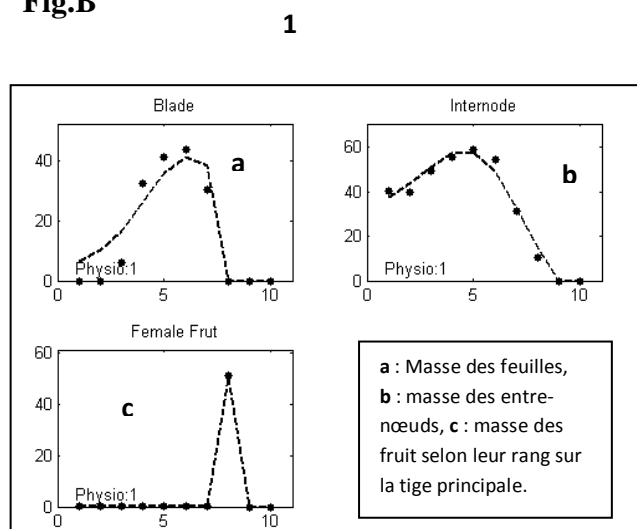
Fig.A**Fig.B**

Figure 5 : Ajustements des séries organiques et séries des compartiments de *Acmella oleracea* cultivé en saison humide.

A : provenance de la plaine : **(1)** poids des feuilles, entrenœuds et fruits de la tige principale selon leur rang, **(2)** Poids des structures latérales en fonction des compartiments d'organes (feuilles, entrenœuds, fruits).

B : provenance du haut plateau : **(1)** poids des feuilles, entrenœuds et fruits de la tige principale selon leur rang, **(2)** Poids des structures latérales en fonction des compartiments d'organes (feuilles, entrenœuds, fruits).

Les points sont les valeurs observées (ou mesurées) et les courbes sont les valeurs simulées.

3.2.2. Étude en conditions sèches

On constate des différences d'ordre de grandeur des masses des organes des structures latérales, les individus de provenance du haut plateau ont la masse de phytomères beaucoup plus importantes que ceux de provenance de la plaine.

Fig.A

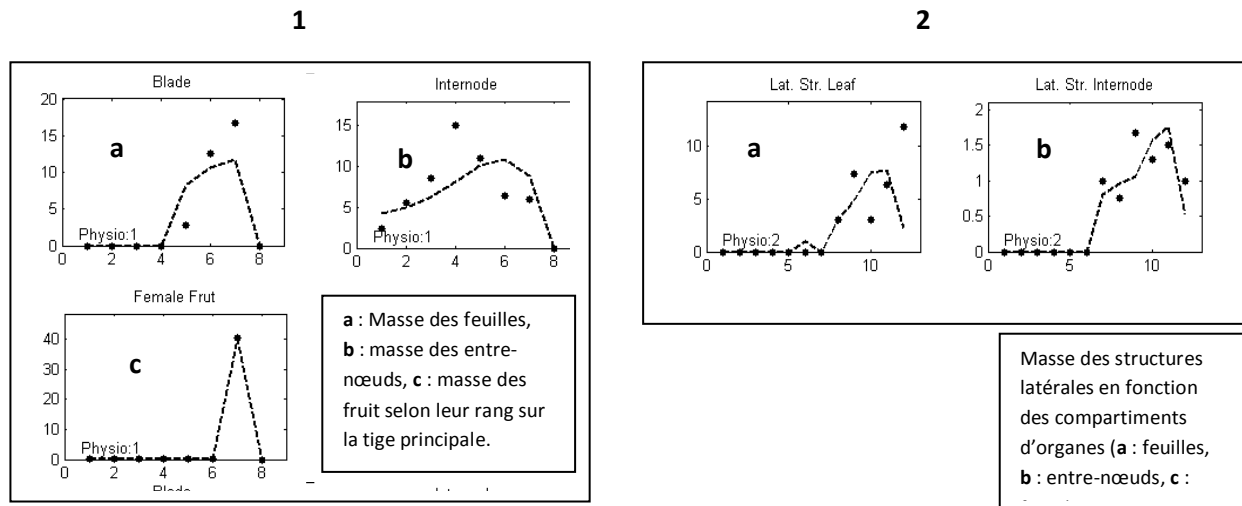


Fig.B

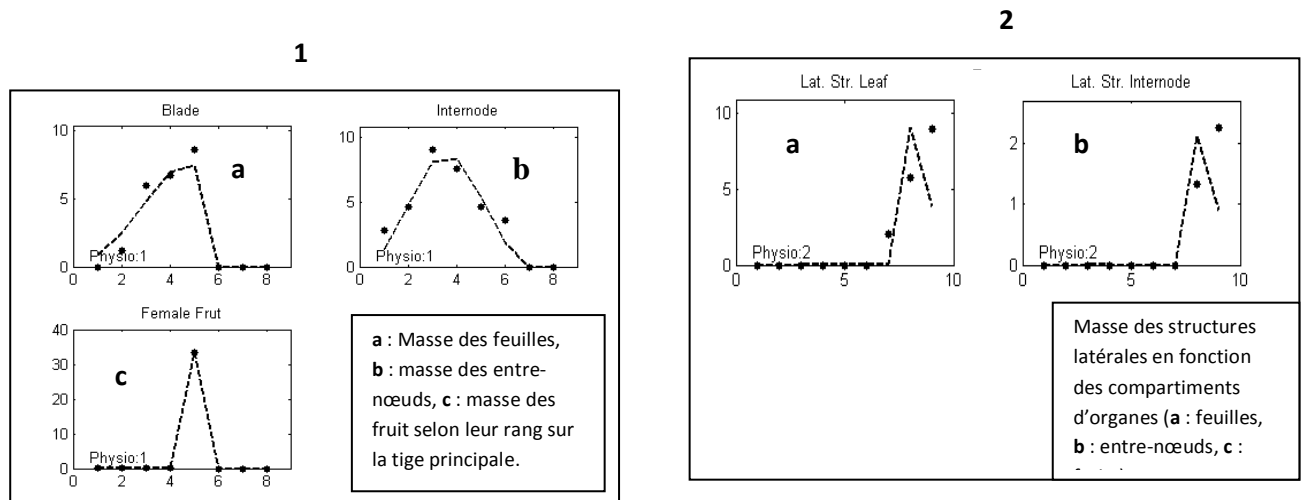


Figure 6 : Résultats des ajustements des séries organiques et séries des compartiments de *Acemella oleracea* cultivé en saison sèche.

A : provenance de la plaine : (1) poids des feuilles, entrenœuds et fruits de la tige principale selon leur rang, (2) Poids des structures latérales en fonction des compartiments d'organes (feuilles, entrenœuds, fruits).

B : provenance du haut plateau : (1) poids des feuilles, entrenœuds et fruits de la tige principale selon leur rang, (2) Poids des structures latérales en fonction des compartiments d'organes (feuilles, entrenœuds, fruits).

Les points sont les valeurs observées (ou mesurées) et les courbes sont les valeurs simulées.

3.3. Biomasse fraîche et le partitionnement par compartiment des organes en fonction des cycles de développement.

Tous les compartiments ont les mêmes tendances, l'allocation de biomasse des deux provenances est différente durant les deux saisons de culture.

Durant la saison humide, les deux provenances allouent beaucoup plus dans les feuilles que dans les entre-nœuds et des fruits (par ordre d'importance) (**Figure 7**).

Tandis que durant la saison sèche, la provenance du haut plateau, elle produit beaucoup plus de fruits et de feuilles mais moins d'entre-nœuds (**Figure 7**).

En effet, les deux provenances produisent beaucoup plus de biomasse foliaire que caulinaires.

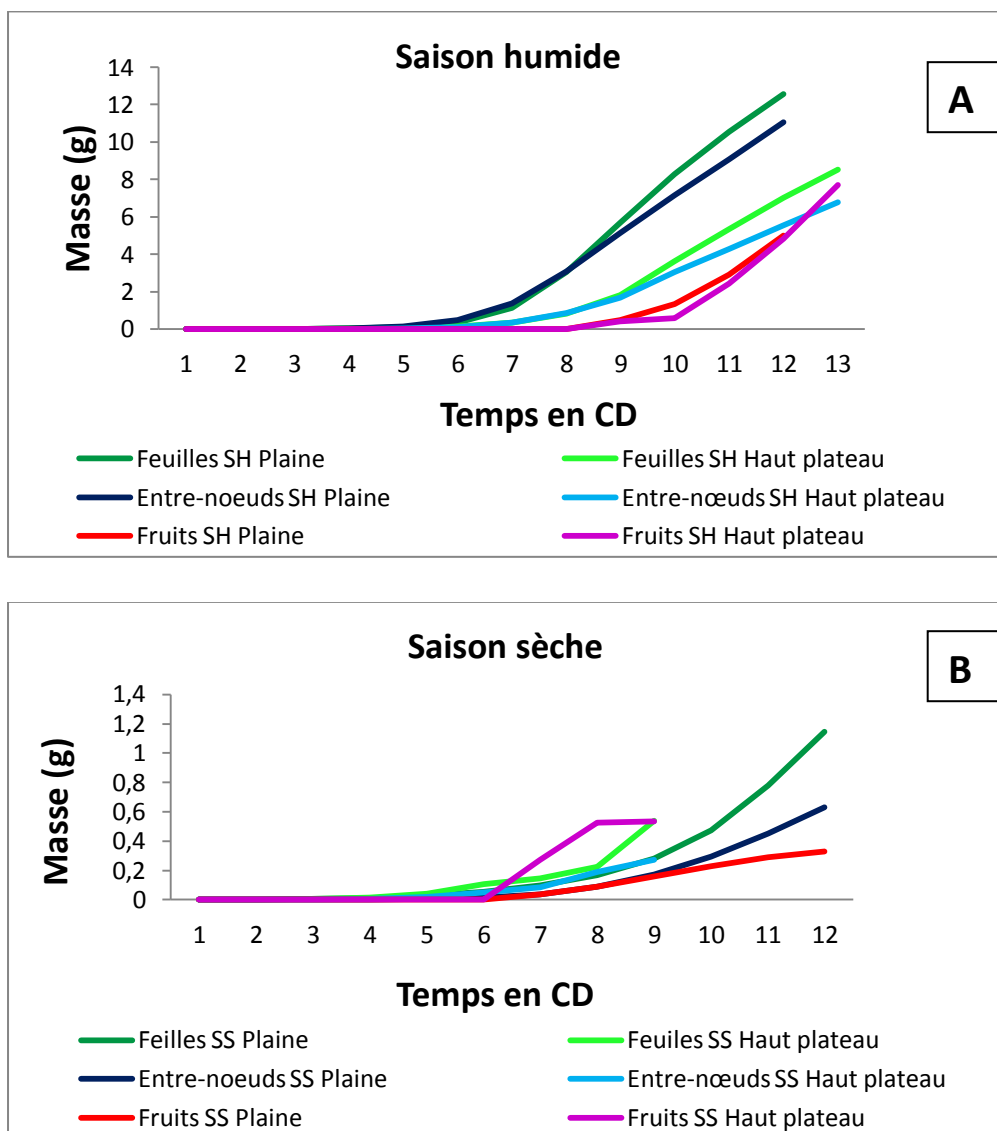


Figure 7 : Production de biomasse fraîche au cours du temps pour les feuilles, les entre-nœuds et les fruits des deux saisons de cultures. **A** : durant la saison humide, **B** : durant la saison sèche.

3.4. Rapport source-puits ou Offre sur demande (Q / D)

Le ratio offre sur demande est la quantité disponible de carbone par organe. Les informations sur la biomasse permettent de comprendre la capacité de *Acmella oleracea* à utiliser les ressources et la balance entre production et coût de construction et de maintien des organes. Ceci est représenté par le rapport offre/demande ou la relation source-puits (Q/D) car le nombre d'organes est corrélé à la demande, et que la biomasse disponible correspond à l'offre. La demande D peut être interpréter comme le coût de construction/maintenance des organes. Ce rapport est une variable clé pour le développement des organes.

L'évolution de Q/D est lente au début. Elle démarre lors de l'apparition des organes, dans ce cas l'expansion des organes est limitée, cette série augmente avec l'expansion au cours du temps et atteint le maximum. Une fois que la plante termine sa croissance et atteint le maximum de l'expansion, l'évolution Q/D diminue car pas d'augmentation de la surface d'interception.

La **figure 8** suivante montre l'évolution du rapport Q/D en fonction du temps (en Cycle de Développement) des deux provenances cultivés durant les deux saisons.

De manière générale, le rapport Q/D augmente de manière exponentielle jusqu'au maximum de croissance des plantes et ensuite diminue car l'offre Q est stable. La forte diminution du rapport correspond à la croissance de l'inflorescence terminale.

La relation sources-puits Q/D évolue exponentiellement avec le temps et diminue après la fructification, c'est le cas des deux provenances en saison humide et la provenance du haut plateau en saison sèche.

Au début, la croissance est exponentielle, durant laquelle les organes ne pompent rien mais ils ne font que grossir, alors la demande est encore faible. A un moment donné, le rapport Q/D diminue, ceci explique qu'une fois la plante a fini de construire tous ses organes, par la suite les fruits arrivent avec leur demande essentiellement importante et qui épuisent toutes les offres/demandes. Durant la saison de pluie, les individus de provenance de la plaine ont l'évolution du rapport Q/D importante par rapport à ceux du haut plateau. Le degré de ramification a un effet positif sur l'évolution du rapport Q/D.

Les deux provenances se comportent différemment durant la saison sèche, l'évolution du rapport Q/D dans le temps de provenance du haut plateau est plus importante que celle de la plaine. La provenance du haut plateau fleurit plus tôt en saison sèche (5 EN ou 8CD) qu'en saison Humide (8 EN ou 10CD), sa croissance se termine plus tôt. Concernant la provenance

de plaine, en saison sèche la trajectoire du Q/D correspond à une plante qui meurt en court de croissance (**Figure 8**).

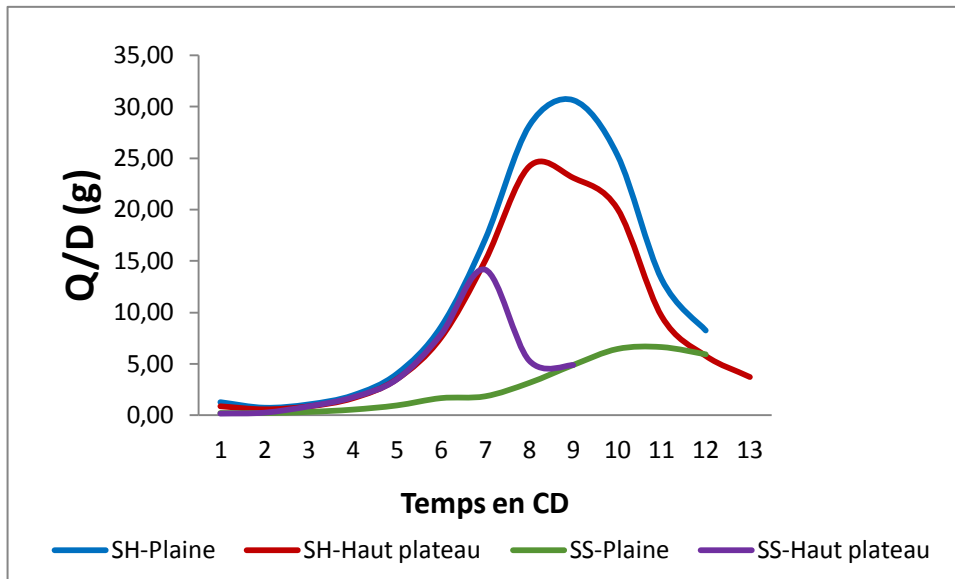


Figure 8 : Évolution du rapport de l'offre sur demande (Q/D) sur les individus des deux provenances cultivé en saison humide et saison sèche. (SH : saison humide, SS : saison sèche)

La **figure 9** suivante montre les images tridimensionnelles (3D) de *Acmella oleracea* selon les dates en cycle de développement (CD). On remarque que les plantes cultivées en saison sèche possèdent rarement des branches et des fruits, et leur cycle de développement est plus court par rapport aux plantes cultivées en saison humide.

Un cycle de développement (CD) vaut 7 jours, c'est-à-dire *Acmella oleracea* produit un phytomère tout les 7 jours.

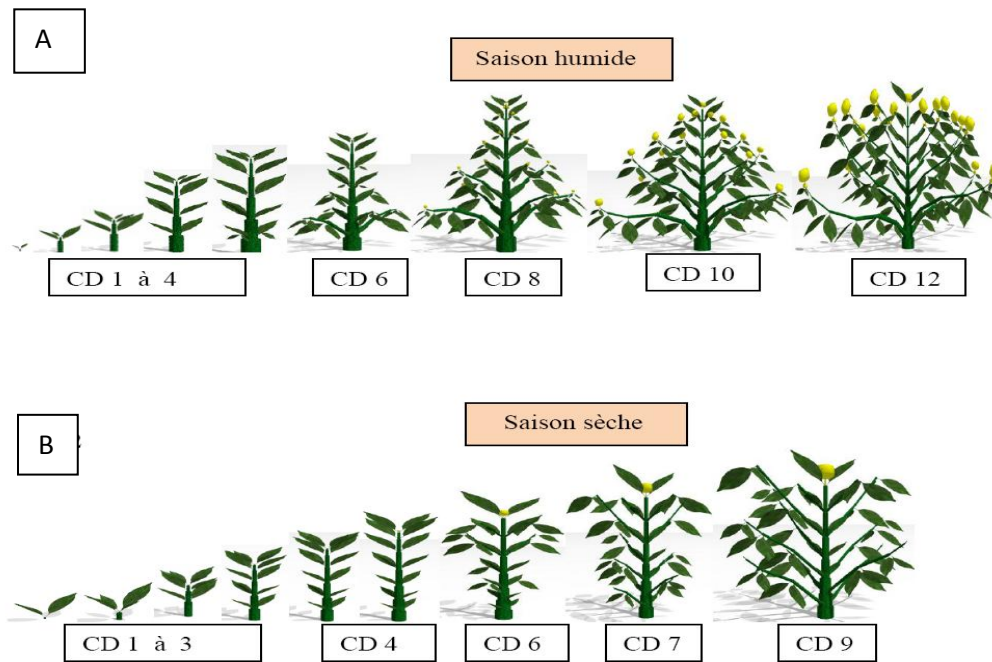


Figure 9 : Images en 3D (tridimensionnel) de *Acemella oleracea* selon les dates en CD (cycle de développement) en fonction de la saison de culture. CD1=7 jours, CD2=14 jours. CD3=22 jours, CD4=28 jours CD5=35 jours, CD6=42 jours, CD7=45jours, CD8=49 jours.CD9=63 jours, CD 10=70 jours, CD12=84 jours.....

A : saison humide

B : saison sèche

4. DISCUSSION

Une simulation et calibration d'une espèce de la famille des Asteraceae, a été faite par Mengzhen *et al.* (2012), cas du Chrysanthème. Cette étude a permis de simuler et de prévoir la plasticité phénotypique de la plante dans la croissance et le développement en utilisant un modèle de structure-fonction GreenLab. Elle a permis de déterminer la réaction des plantes aux changements de l'environnement (luminosité, température) par des altérations de la taille, le nombre et biomasse des organes. La calibration d'une espèce de *Acemella oleracea* (Asteraceae) de deux provenances (plaine et haut plateau) a permis d'analyser le processus de la croissance à la mesure de l'organe et de représenter des interactions entre le fonctionnement et la structure des plantes à l'aide du rapport source-puits (Q/D).

Concernant la croissance, le modèle montre que, la dynamique du rapport source-puits Q/D de *Acmella oleracea* est exponentielle (évolue dans le temps) et à un moment donné ils diminuent progressivement en raison de l'apparition des inflorescences qui ont une forte demande. Les valeurs de Q/D sont élevées durant la saison humide durant laquelle la température et la précipitation sont plus élevées et elles sont moins élevées durant la saison sèche durant laquelle la température et la précipitation sont moins élevées. Contrairement à ceux trouvés par MengZhen *et al.* (2012), sur la croissance des Chrysanthèmes, pendant la période longue journée, les valeurs Q/D est insensibles à la température, mais est plus élevés à l'intensité lumineuse. Tandis que pendant la période de courte journée est représenté par une baisse de Q/D. Une série de combinaisons de température et de lumière sont des facteurs clés pour la croissance des plantes, en particulier dans l'agriculture contrôlée de l'environnement (Mengzhen *et al.*, 2012).

La croissance de la plante dépend de la force des puits de chaque organe mais aussi de la disponibilité des ressources en biomasse comme classiquement réalisés dans des modèles de répartition (Dingkuhn *et al.*, 2006). La variabilité et la stabilité des paramètres de croissance (force du puits) dépendent de la saison de culture (Ma *et al.*, 2007) et en fonction de la température (MengZhen *et al.*, 2012). Ce qui a été vérifié, dans le cas de *Acmella oleracea*, la variabilité de la force du puits est marquée, l'effet provenance influe sur la force du puits du fruit, elle est plus importante pour les individus du haut plateau. Par contre l'effet saison n'a d'influence que sur le puits des individus du haut plateau. L'effet saison joue sur la force du puits des entre-nœuds. Plus le puits est élevé ou les plantes pompent beaucoup, plus les plantes ont moins de masse, c'est le cas de provenance du haut plateau durant la saison humide et provenance de la plaine en saison sèche.

Il a été révélé aussi que durant la saison sèche, les plantes ont la durée de vie courte par rapport à celles durant la saison humide, avec une basse température, dont les plantes y sont cultivées ont la masse et surface foliaire faible. En effet, dans notre cas, la saison humide constitue les conditions des habitats productifs (température élevée, forte luminosité, et humidité importante), tandis que durant la saison sèche (température moins élevée, faible luminosité, pas d'humidité), la croissance des plantes est limitée.

Ceci semble un contradictoire selon Dumont (2006), au niveau des producteurs maraîchers, le secteur maraîcher connaît des difficultés liées à : une production très saisonnière, concentrée durant la saison sèche (de Mai à Octobre) et quasi inexistante en saison humide, dues à la consécration des bas fonds à la riziculture et l'inondation des zones de productions localisées

autour des lacs ou des étangs. La production est donc plus concentrée durant la saison sèche, alors que durant cette saison les habitats ne sont pas productifs.

La production de biomasse observée sous l'influence de la variable de contrôle de l'environnement au cours du temps montre que les espèces de *Acmella oleracea* de deux provenances investissent beaucoup plus dans les feuilles que dans les entre-nœuds et les fruits durant la saison humide. Tandis que durant la saison sèche, l'espèce de provenance du haut plateau n'a pas la même stratégie, elle investie beaucoup plus dans les fruits et puis les feuilles et les entre-nœuds. Raison de plus, les plantes fleurissent vite, c'est-à-dire le bourgeon terminale se mute rapidement en inflorescence. La capacité d'absorption d'une plante peut dépendre de nombreux facteurs endogènes et environnementaux (Guo. *et al.*, 2006). La masse des organes peut être réduite par le stress thermique (Cantarero *et al.*, 1999) alors que la taille des organes est affectée par les relations source-puits à un stade post-floraison (Borras. et Otegui., 2001).

Le calibrage d'un modèle structure-fonction fournit une compréhension plus profonde du comportement de la plante en réponse à l'environnement (MengZhen. *et al.*, 2012). Le principe du modèle structure-fonction GreenLab est de modéliser les interactions entre la structure et le développement de la plante et la production de matière. Dans le présent travail, ceci a été évalué dans lequel la taille et l'architecture des organes dépendent de la production de biomasse et le partitionnement, qui à leur tour, dépendent de conditions environnementales.

Une des perspectives de cette étude est de faire l'ajustement du modèle sur les individus de *Acmella oleracea* cultivés dans des conditions de la densité de plantation (Kang *et al.*, 2011) pour comprendre le comportement d'une plante à la compétition entre individus.

5. CONCLUSION

Un modèle de croissance de plante structure-fonction, GreenLab, a été utilisé pour décrire plusieurs phénotypes de *Acmella oleracea* en réponse aux facteurs environnementaux (saisons de culture et provenance de semence).

L'utilisation des fichiers cible des observations de terrains morphologiques et la méthode des moindres carrés généralisés pour 6 paramètres de culture et le modèle algorithmes décrivant les relations source-puits ont été calibrés sur 4 traitements.

L'analyse de la variabilité des paramètres des populations cultivées dans des environnements différents a indiqué que le modèle explique une partie de variabilité intra-saison du phénotype mais pas la variabilité intra-provenance (les paramètres et la variabilité phénotypique étaient similaires).

Les individus des deux provenances ont le même comportement d'allocation et production de biomasse mais l'environnement module l'expression de ce comportement.

Les stratégies d'allocations de biomasse par compartiment ont montré que les individus des deux provenances allouent plus aux feuilles qu'aux entre-nœuds et aux fruits (par ordre d'importance) en saison de pluie, durant laquelle la biomasse fabriquée par la provenance de la plaine est plus importante que celle de provenance du haut plateau. Par contre, en saison sèche, la provenance du haut plateau alloue beaucoup plus aux fruits qu'aux feuilles et aux entre-nœuds, la biomasse fabriquée par la provenance du haut plateau est importante.

La provenance du plateau est mieux adaptée à la culture en saison sèche. La provenance de la plaine est plus productive en saison humide (dimension des organes plus grands) que celle du haut plateau. Et par ailleurs la récolte des feuilles est conseillée entre le 49^{ème} jour (CD 8) et 63^{ème} jour (CD 9) en saison de pluie et entre 42^{ème} jour (CD 7) et 49^{ème} jour (CD 8) en saison sèche.

L'utilisation des semences de provenances du Haut plateau est recommandé durant la saison sèche, non seulement elle résiste aux stress hydrique mais elle produit beaucoup plus de fruits aussi, pour pouvoir palier au problème de production locale de semence.

La calibration du modèle GreenLab marche très bien avec *Acmella oleracea*, l'effet saison est très marqué, par contre l'effet provenance n'est pas marqué, si ce n'est sur la fructification, mais qu'en serait-il pour des individus étudiés avec la condition de la densité de plantation ?

REFERENCES

- Borras L., Otegui M.E., 2001.** Maize kernel weight response to postflowering source–sink ratio. *Crop Science* 49: 1816–1822.
- Cantarero M.G., Cirilo A.G. and Andrade F.H., 1999.** Night temperature at silking affects kernel set in maize. *Crop Science* 39: 703–710.
- Cournède, Kang M.Z., Mathieu A., Barczi J.F., Yan H.P., Hu B.G. and De Reffye P., 2006.** Structure factorization of plants to compute their functional and architectural growth”, *Simulation*, 82 (7) : 427-438.
- Dingkuhn M., Luquet D., Kim HK., Tambour L. et Clement-Vidal A., 2006.** EcoMeristem, a model of morphogenesis and competition among sinks in rice. 2. Simulating genotype responses to phosphorus deficiency. *Functional Plant Biology* 33: 325–337.
- De Reffye P., Barthélémy D., Cournède P.H. et Jaeger M., Juin 2008.** Modélisation et simulation de l’architecture et de la production végétales, Architecture et modélisation. 50p.
- Dumont. S., 2006.** Diversité des exploitations agricole et système de culture maraîchère à Mahajanga, Madagascar. Quelles perspectives pour le compost urbain. *Mémoire de fin d'étude*, formation ESAT. 176p, 19 p, p159.
- Guo Y., Ma Y.T., Zhan Z.G., Li B.G., Dingkuhn M., Luquet D. and De Reffye P., 2006.** Parameter optimization and field validation of the functional–structural model GREENLAB for maize. *Annals of Botany* 97: 217–230.
- Kang M.Z., Yang L.L., Zhang B.G. and De Reffye P., 2011.** Correlation between dynamic tomato fruit set and source sink ratio: a common relationship for different plant densities and seasons? *Annals of Botany* 107: 805–815.
- Ma Y., Li B., Zhan Z., Guo Y., Luquet D., De Reffye P., and Dingkuhn M., 2007.** Parameter Stability of the Functional–Structural Plant Model GREENLAB as Affected by Variation within Populations, among Seasons and among Growth Stages. *Annals of Botany* 99: 61–73,
- Ma Y., Wen M., Guo Y., Li B., Courne de P.H. and De Reffye P., 2008.** Parameter optimization and field validation of the functional structural model GreenLab for maize at different population densities. *Annals of Botany* 101: 1185–1194.
- MengZhen K., Heuvelink E., Susana M. P., Carvalho and De Reffye P., 2012.** A virtual plant that responds to the environment like a real one: the case for *chrysanthemum*. *New Phytologist* (2012), doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04177.x, 12p.

Press WH, Flannery BP, Teukolsky SA. and Vetterling WT., 1992. ‘Fitting data to a straight line’, ‘Straight-line data with errors in both coordinates’, and ‘General linear least squares’. In: Numerical recipes in FORTRAN: *the art of scientific computing*, 2nd edn. Cambridge: Cambridge University Press, 655–675.

Yan H. P., Kang M. Z., De Reffye P. and Dingkuhn. M., 2004. A dynamic, architectural plant model simulating resource-dependent growth. *Annals of Botany* 93 : 591-602.

Zhan Z.G., De Reffye P., Houllier F. and Hu B.G., 2003. Fitting a structural functional model with plant architectural data. In: Hu B.G., Jaeger M., eds. Proc. *Plant Growth Modeling and Applications* (PMA'03), Beijing, China. Berlin: Springer, and Tsinghua University Press, 236–249.