

Des plantes virtuelles

pour comprendre les plantes réelles

Christophe GODIN, Hervé SINOQUET, Évelyne COSTES et Jan TRAAS

À partir de quelques principes de géométrie, de physique et de biologie, on simule avec réalisme des processus de fonctionnement des plantes, tels que l'éclaircissement des arbres fruitiers ou la croissance.

L'homme dépend des plantes pour se nourrir, se chauffer, construire, soigner, s'habiller, etc. Depuis longtemps, nombre de questions de société reposent sur l'amélioration de la production ou de la croissance de la végétation. Au-delà des réflexions agronomiques traditionnelles, sur l'optimisation d'une production (fruits, bois, etc.), la société s'interroge aujourd'hui sur l'évolution des écosystèmes, le changement climatique et le développement durable, la production de biocarburant, ce qui l'oblige à mieux connaître le rôle des végétaux dans ces questions.

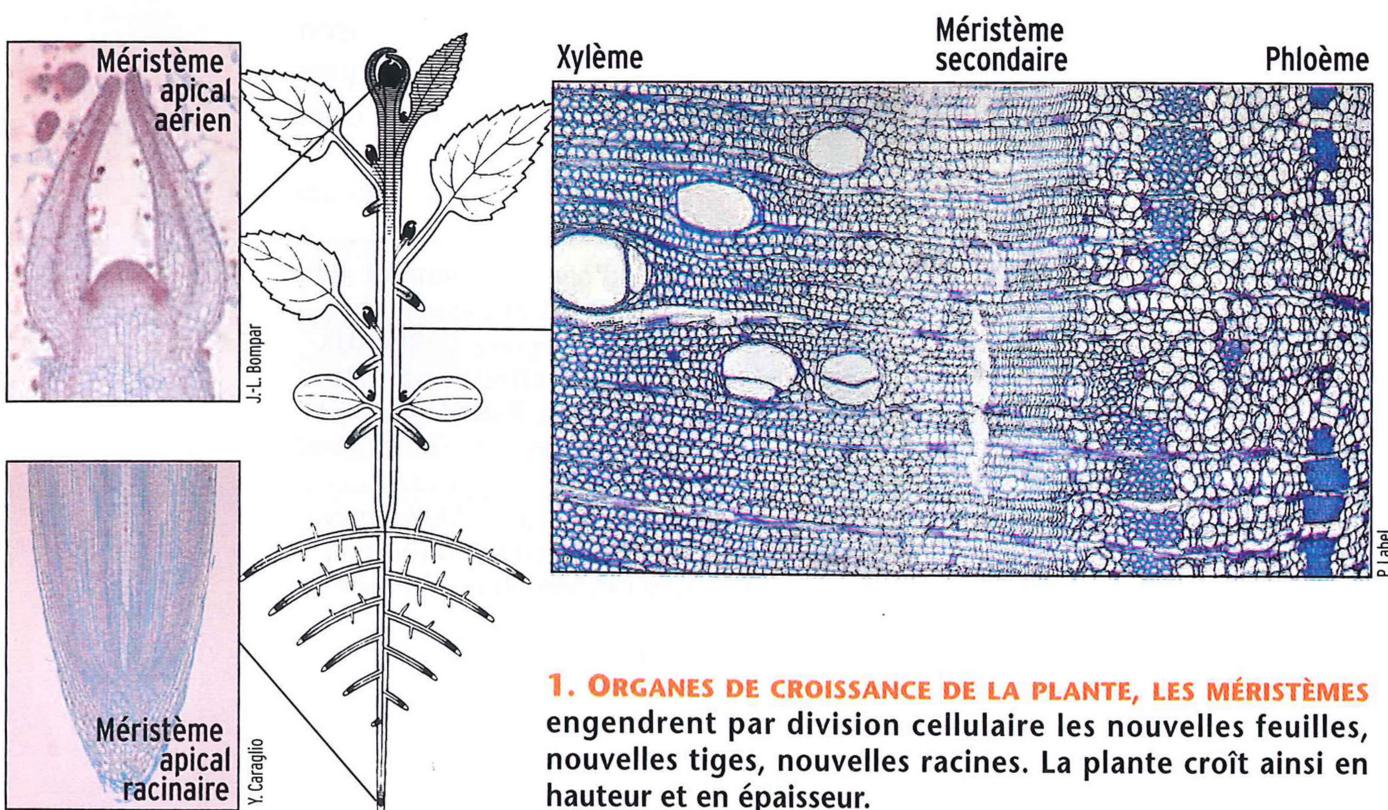
Qualitativement les processus de croissance des plantes sont assez bien compris : nous commencerons par les rappeler. Reste à les étudier quantitativement, ce que font les chercheurs, à l'interface de plusieurs disciplines, à l'aide de modèles. Au cours de la dernière décennie, l'augmentation régulière de la puissance des ordinateurs a stimulé cette démarche, et a favorisé le développement de modèles informatiques de plantes en trois dimensions, appelés modèles structure-fonction. Tout comme les microscopes révèlent des structures invisibles à l'œil nu, ces « plantes virtuelles » permet-

tent d'explorer la complexité des mécanismes biologiques mis en jeu.

Après avoir indiqué ce que sont les plantes virtuelles, nous considérerons trois exemples de modélisation, représentatifs de trois types caractéristiques de problèmes. Dans le premier, nous décrivons un modèle relatif à une structure spatiale considérée à un stade de développement donné. Dans le deuxième, nous décrivons une plante en croissance : l'évolution de sa structure et de ses organes. Dans le troisième, nous nous intéressons à la croissance de la plante à l'échelle des tissus et au rôle primordial de la communication intracellulaire lors de la mise en place des organes.

Une croissance par les extrémités

Contrairement aux animaux, dont la faculté à produire de nouveaux organes s'achève avec la phase embryonnaire, les plantes produisent de nouvelles feuilles, portions de tiges et fleurs tout au long de leur vie, pendant plusieurs mois, voire plusieurs années. La plante est ainsi un ensemble d'axes dont la croissance résulte de deux processus : d'une part, la formation de nouvelles cellules et organes ; d'autre part, l'allongement et la spécialisation de ces cellules en fonction de leur position.



1. ORGANES DE CROISSANCE DE LA PLANTE, LES MÉRISTÈMES engendrent par division cellulaire les nouvelles feuilles, nouvelles tiges, nouvelles racines. La plante croît ainsi en hauteur et en épaisseur.

Chez les plantes, les nouvelles cellules naissent par division cellulaire dans les tissus nommés méristèmes apicaux, situés aux extrémités des tiges et des racines (voir la figure 1). Les feuilles se forment régulièrement autour du centre du méristème, lequel ne se différencie pas. En revanche, en cas de floraison, le centre du méristème se différencie et engendre successivement les sépales, les pétales, les étamines, le pistil et l'ovaire. La floraison marque alors la fin (en beauté !) de la capacité d'organogenèse du méristème.

Au cours de leur croissance, les plantes s'élèvent vers la lumière, et ceci en dépit de la gravité. Pour cela, chez de nombreuses plantes, un second méristème lui aussi capable de divisions produit des tissus qui assurent à la fois le soutien des tiges et la conduction de l'eau et des aliments nutritifs entre les organes aériens et souterrains. Disposé en manchon le long des axes, ce méristème, dit secondaire, assure une croissance en épaisseur : les divisions se font, d'une part, vers l'intérieur de l'axe et, d'autre part, vers l'extérieur, sous l'écorce.

En direction de l'intérieur de l'axe, les cellules méristématiques engendrent les vaisseaux conducteurs du xylème, par lesquels l'eau transite des racines vers les feuilles et les fruits. Le xylème est constitué de cellules mortes dont les parois sont imprégnées de lignine qui les rigidifie. Ces cellules se comportent comme des tuyaux où l'eau est aspirée passivement par la transpiration des feuilles.

En direction de l'extérieur de l'axe, le méristème secondaire donne naissance aux tissus conducteurs du phloème. Les cellules de ce tissu vivant transportent activement la sève élaborée, amenant les sucres issus des feuilles vers les autres organes.

À ces deux processus de croissance, primaire et secondaire, s'ajoute la capacité à se ramifier par la production de méristèmes dits axillaires, car disposés à l'aisselle des feuilles. La disposition des rameaux axillaires varie d'une plante à l'autre et conduit aux diverses formes arborescentes. Chez les plantes buissonnantes, les rameaux longs poussent à la base des rameaux porteurs, alors que chez les arbres de haute taille les rameaux longs croissent au sommet du rameau porteur.

Qu'est-ce qu'une plante virtuelle?

Une plante virtuelle est un ensemble d'organes représentés par des formes géométriques plongées dans un espace à trois dimensions (voir la figure 2). Le plus souvent, ces organes sont connectés entre eux et définis en référence à la botanique : des entrenœuds, des feuilles, des unités de croissance, des branches, des tiges ou des troncs. Quand cette description informatique comporte l'apparition, puis l'évolution des organes, elle représente une plante en croissance.

Les formes géométriques des organes virtuels varient des plus simples aux

plus élaborées : un polygone pour une feuille, un cylindre pour un tronc, un tronc de cône pour un segment de branche, ou bien des courbes paramétriques pour des branches incurvées, définies par des points de contrôle et extrudées pour tenir compte de l'épaisseur de la branche, ou encore des enveloppes asymétriques pour de nombreuses formes végétales. Ces formes géométriques de deux ou de trois dimensions sont disposées dans l'espace occupé par la plante, de manière à reproduire la distribution spatiale des organes.

Les connexions entre organes définissent ce qu'on appelle la topologie de la plante et traduisent le fait que tout constituant de la plante est créé à partir



2. CETTE PLANTE EST VIRTUELLE.

La géométrie et les connexions physiques des différents organes, représentées avec précision, servent de support à la modélisation de processus physiques ou biologiques variés.

Thèse F. Bourdon

des tissus d'un autre constituant, appelé parent. Ces relations topologiques sont de deux types. Quand les tissus parentaux constituent un méristème terminal – situé à l'extrémité de l'organe parent –, la connexion est une relation de succession : ainsi la succession des entrenœuds forme une branche. Quand les tissus parentaux engendrent un organe axillaire – situé à la base du pétiole de toute feuille –, la connexion est une relation de ramification. On représente formellement les relations par un graphe arborescent (voir l'encadré).

Enfin une plante virtuelle peut être définie à plusieurs niveaux de détail, depuis l'enveloppe de la plante entière, jusqu'à la description de tous les segments de branche et de toutes les feuilles qui la constituent (voir la figure 3). Lorsqu'une même plante virtuelle intègre

les différentes échelles de description, elle est dite multi-échelles.

Outre ces caractéristiques géométriques et topologiques, on attribue aux organes des propriétés physiques, telles que les propriétés optiques, ou des propriétés biologiques, comme la composition biochimique ou les réponses physiologiques aux signaux de l'environnement (sécheresse de l'air ou du sol, lumière, température, etc.).

Les plantes virtuelles peuvent être construites soit à partir de mesures de plantes réelles, soit à partir de modèles, par simulation. Elles sont utilisées à différentes fins. La première est de visualiser la structure tridimensionnelle des plantes pour des applications infographiques ou biologiques. La deuxième est de simuler des phénomènes physiques ou des processus physiologiques.

La troisième est de représenter la croissance et le développement de la plante, en agissant sur l'état et les propriétés géométriques des organes et en ajoutant de nouveaux organes.

Tous les calculs sont possibles, mais il reste à connaître et à représenter sous forme mathématique les mécanismes biologiques déterminants. Suivant la nature des processus étudiés, divers degrés d'hypothèses sont nécessaires et conduisent à des modèles plus ou moins spéculatifs ou testables.

Du soleil sur chaque fruit

À un stade donné, la géométrie de la plante influe sur son fonctionnement. En particulier, l'agencement spatial des organes dans l'air et sous terre influence

DES GRAMMAIRES DANS LES ARBRES

Nous allons montrer sur un exemple simple comment on décrit le développement de structures ramifiées à partir d'un petit nombre de règles.

On modélise l'état d'une plante par une arborescence dont chaque composant représente un organe végétal dans un état déterminé. Informatiquement ces arborescences sont codées sous forme de chaînes de symboles, dites « bien parenthésées » : chaque symbole correspond à un composant de l'arborescence et chaque niveau de parenthèse dans la chaîne représente une branche particulière de la plante ; une chaîne « bien parenthésée » est telle que toute parenthèse ouverte est refermée dans la chaîne. Ainsi, en indexant par des chiffres les entrenœuds E de la plante, on code la structure arborescente de la figure a par la chaîne suivante :

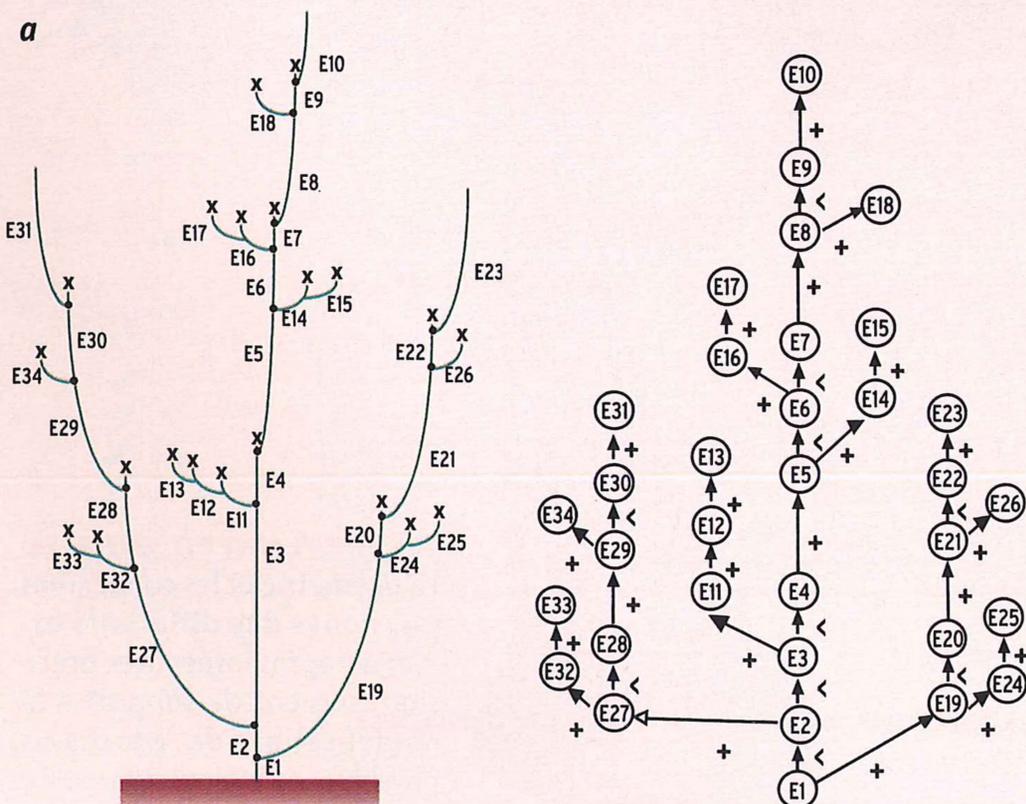
E1[E19[E24[E25]]E20[E21[E26]E22[E23]]]E2[E27[E32[E33]]E28[E29[E34]E30[E31]]]E3[E11[E12[E13]]]E4[E5[E14[E15]]E6[E16[E17]]E7[E8[E18]E9E10]]

L'évolution dans le temps d'une plante se ramène alors à l'évolution d'une chaîne de ce type. Pour décrire cette dernière, on utilise des grammaires formelles, ou systèmes de réécriture (une chaîne de caractères remplace une autre), telles que celles que le linguiste Noam Chomsky a étudiées dans les années 1950. Mais alors que Chomsky utilisait des règles de réécriture séquentielles, on applique ici les règles en parallèle. C'est le biologiste hongrois Aristid Lindenmayer qui a introduit à la fin des années 1960 ce type de systèmes, nommés en son honneur L-systèmes, pour modéliser la croissance d'un organisme biologique filamenteux (*Anabaena*). Ce formalisme a été ensuite étendu et appliqué à la croissance des plantes par P. Prusinkiewicz et son équipe. Il est aujourd'hui communément utilisé pour l'élaboration de modèles structure-fonction.

Le principe en est le suivant. On se donne des règles pour décrire les transformations dans le temps des différents symboles d'une chaîne. Par exemple, si M représente le méristème d'une plante, la règle de réécriture $M \rightarrow EM$ spécifie qu'un méristème M produit, en un pas de temps, un entrenœud E suivi sur le même axe d'un nouveau méristème M. L'application successive de ces règles à un symbole initial M produit la séquence de transformations suivante :

$M \Rightarrow EM \Rightarrow EEM \Rightarrow EEEM \Rightarrow EEEEM \Rightarrow EEEEEEM \Rightarrow \dots$

À chaque instant, l'état de la plante est représenté par une chaîne de symboles de cette séquence. L'état de l'organisme au pas de temps suivant est calculé en transformant simultanément tous les symboles de l'organisme à l'aide des règles spécifiées par la grammaire. Dans cet exemple, les symboles E, pour lesquels aucune règle d'évolution n'est définie, sont



3. DES NIVEAUX DE DÉTAIL DIFFÉRENTS pour la même plante virtuelle permettent d'effectuer des simulations à différents niveaux d'organisation et de comparer les gains de précision dus à chaque niveau.

les capacités de la plante à capturer les ressources nécessaires pour son métabolisme. En retour, l'environnement, notamment microclimatique, module la structure spatiale de la plante et ses propriétés physiologiques.

La connaissance de ces mécanismes d'interaction est exploitée par les agronomes et les forestiers pour améliorer la production. Ainsi les arboriculteurs transforment la couronne des arbres fruitiers, pour mieux répartir les fruits, assurer une plus grande homogénéité de l'éclaircissement, et ainsi réduire la variabilité de paramètres de qualité,

Illustration : thèse F. Boudon, 2004.



comme le calibre et la teneur en sucres. Le producteur sélectionne les sites de fructification en éliminant les fruits situés dans des zones défavorables, réduit la densité du feuillage, taille les arbres pour contrôler leur envergure

et obtenir des rameaux fructifères chaque année.

L'utilisation des arbres virtuels permet de simuler la distribution de la lumière sur les arbres fruitiers. C'est même la seule méthode que

considérés comme invariants dans le temps. On spécifie l'état des différents constituants de la plante en attachant des variables aux différents symboles qui les représentent et en décrivant leur évolution dans l'écriture des règles. Par exemple, les règles suivantes indiquent que le méristème apical vieillit à chaque pas de temps (son âge a est augmenté d'une unité) et que le diamètre d des entrenœuds grossit régulièrement :

$$M(a) \rightarrow E(1)M(a+1)$$

$$E(d) \rightarrow E(d+1)$$

Ces règles produisent les transformations suivantes :

$$M(0) \Rightarrow E(1)M(1) \Rightarrow E(2)E(1)M(2) \Rightarrow E(3)E(2)E(1)M(3) \Rightarrow E(4)E(3)E(2)E(1)M(4) \Rightarrow \dots$$

On peut également introduire dans les règles de réécriture des conditions portant sur l'état de la structure ou de son environnement. Par exemple, on fait apparaître une fleur (symbole F) au bout de quatre pas de temps par la règle suivante :

$$M(a): a \leq 3 \rightarrow EM(a+1)$$

$$M(a): a > 3 \rightarrow F.$$

Ce qui donne la séquence de développement suivante :

$$M(0) \Rightarrow EM(1) \Rightarrow EEM(2) \Rightarrow EEEM(3) \Rightarrow EEEEM(4) \Rightarrow EEEEF.$$

Comme dans la réalité, la naissance de la fleur terminale a pour effet d'arrêter le développement de la structure.

On ajoute la ramification par une règle $M \rightarrow E[M]M$, contenant une parenthèse, qui spécifie qu'un méristème M produit un

entrenœud E, un méristème axillaire [M] et un nouveau méristème apical M. L'application successive de cette règle au symbole initial M produit les stades de développement suivants :

$$M \Rightarrow E[M]M \Rightarrow E[E[M]M]E[M]M \Rightarrow E[E[E[M]M]E[M]M]E[E[M]M]E[M]M \Rightarrow \dots$$

Imaginons maintenant un méristème virtuel $M(a)$, d'âge a , qui produit à chaque pas de temps un entrenœud $E(a)$ et un méristème axillaire, plus âgé que lui et qui a un azimut $p(a)$ autour de la tige, dit angle phyllotaxique. Après un certain temps T , le méristème se différencie en fleur, ce qui termine le développement de l'axe correspondant. Ces caractéristiques se traduisent ainsi :

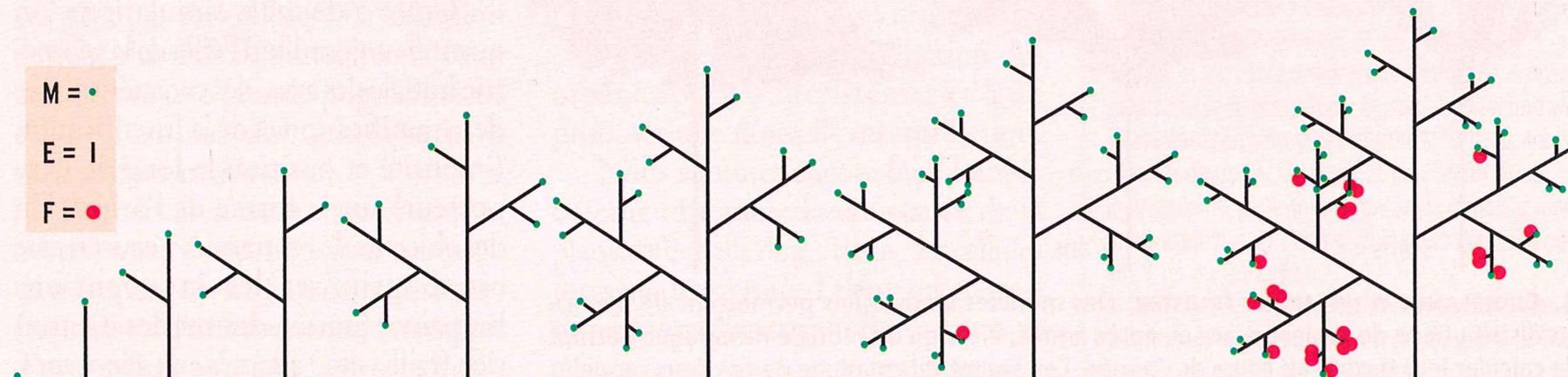
$$M(a): a < T \rightarrow E(a) [p(a)M(a+2)] M(a+1)$$

$$M(a): a \geq T \rightarrow F.$$

En attachant une interprétation géométrique aux différents symboles d'une telle chaîne (figure b), on revient à une représentation géométrique de la structure végétale à chaque instant du développement. Le résultat de l'application de ces règles à $M(0)$ est illustré sur la figure b. Cet exemple illustre un point remarquable des systèmes (DS)² : il est possible de décrire le développement de structures assez complexes avec peu de règles.

Les systèmes de réécriture permettent de modéliser le développement de structures végétales bien plus complexes, de tester des hypothèses de fonctionnement et d'analyser les propriétés de ces structures dynamiques.

b



La croissance d'une arborescence

L'on connait pour évaluer les éclaircissements sur les quelques centaines de rameaux fructifères de la couronne d'un arbre : il serait impossible d'installer dans l'arbre un nombre suffisant de capteurs de lumière pour obtenir des mesures exhaustives et précises.

Les modèles numériques s'appuient sur des techniques de projection géométrique de la plante selon différents plans et sur des principes bien établis de physique du rayonnement. Une méthode simple consiste à produire une image de la plante virtuelle comme si elle était observée depuis le soleil : les organes vus par le soleil sont précisément ceux qui sont ensoleillés. En variant la direction de visée selon la course du soleil, on reconstitue l'évolution de l'éclaircissement au cours de la journée.

Nous avons utilisé cette méthode pour apprécier l'effet de divers modes de gestion de l'architecture des arbres. De cette manière, l'efficacité des systèmes ouverts chez le pêcher a été confirmée. En outre, la pertinence de méthodes nouvelles, comme la réalisation d'un puits de lumière au centre du pommier, peut être ainsi démontrée.

Actuellement nous étudions en collaboration avec d'autres chercheurs un modèle de température d'organes sur des plantes virtuelles considérées à un stade donné de développement. La température des tissus ayant une influence sur la plupart des réponses biologiques, le champ des applications est vaste : citons par exemple le contrôle de la croissance des organes ou de l'émission de gaz carbonique, et la lutte contre les agresseurs comme les champignons ou les insectes.

En se développant, une plante crée en permanence de nouveaux organes et produit ainsi une structure complexe. Les conditions environnementales peuvent affecter fortement cette structure, qui est de ce fait fluctuante et difficile à prédire. L'utilisation de plantes virtuelles nous permet de mieux comprendre l'interaction des différents processus impliqués au cours de la croissance et leur contribution respective au développement global de la structure.

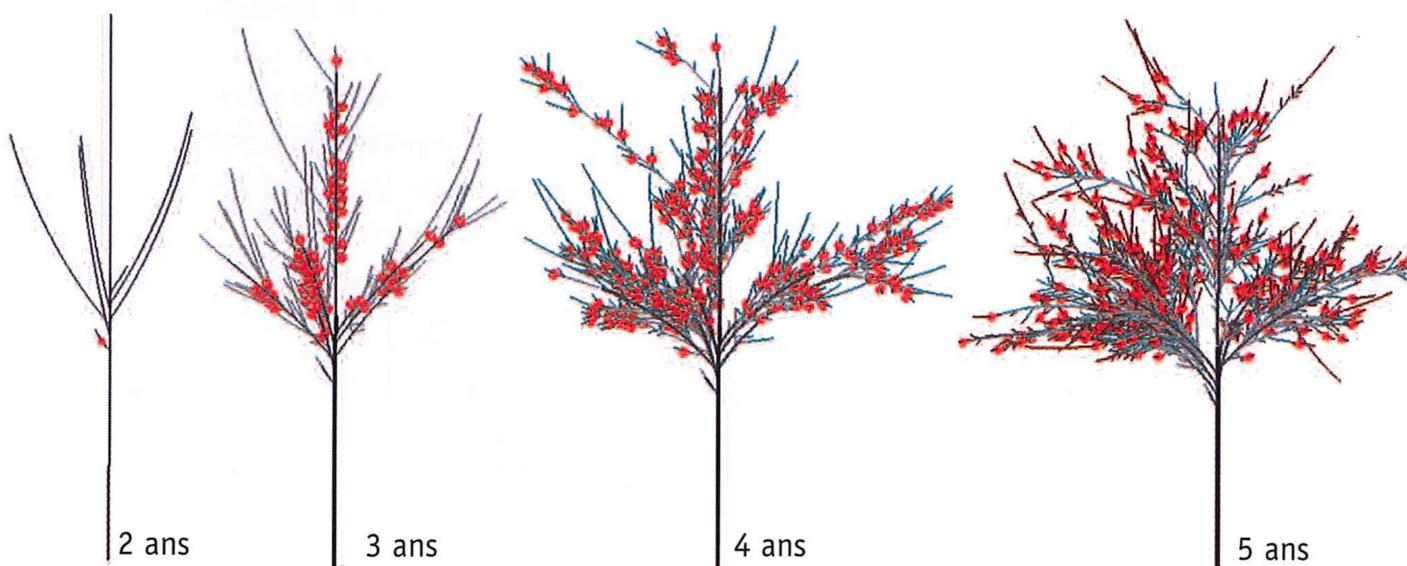
Reprenons notre exemple sur les arbres fruitiers pour illustrer cette complexité. Chacun sait que les branches d'un arbre fruitier fléchissent sous le poids de leurs fruits, mais il est très difficile de prédire l'intensité de ce phénomène. Il peut dépendre du nombre de rameaux axillaires portés et de leur inclinaison, de l'accroissement du diamètre et des propriétés mécaniques du bois, de la réaction des branches au moment de la récolte des fruits. Mais quelle est la contribution de chaque effet sur la flexion observée ? Plusieurs équipes de recherche abordent ces questions en partant d'hypothèses issues de la physique et en intégrant la réalité du vivant dans des modèles dits biomécaniques. Dans notre approche, les processus de croissance sont décrits par un modèle statistique et dynamique de la distribution des rameaux portés par une branche donnée. Ce modèle est ensuite couplé à un modèle mécanique de flexion des branches sous leur charge propre et sous la charge des fruits (voir la figure 4).

D'un point de vue conceptuel, les modèles de croissance illustrent une classe émergente de modèles particulièrement importante pour l'étude de la morphogenèse. La formalisation mathématique de l'évolution d'un système s'effectue traditionnellement dans le cadre de la théorie des systèmes dynamiques. Un système dynamique est décrit par une variable représentant son état et une équation traduisant les lois qui gouvernent l'évolution de cet état. Dans de nombreux systèmes dynamiques, la variable qui décrit l'état change de valeur dans le temps, mais pas de nature.

Dans le cas du développement d'une plante, chaque organe est caractérisé par un état (sa taille, sa forme, sa situation dans la plante, ses réserves de carbone, son état hydrique, etc.), et l'état de la plante est représenté par l'ensemble structuré des états de ses organes. Au cours de la croissance, non seulement les variables qui caractérisent l'état de chaque organe changent, mais de nouveaux organes s'ajoutent à la structure existante, alors que d'autres disparaissent, ce qui modifie la structure même de l'état de la plante. On considère ainsi la croissance d'une plante comme l'évolution d'un système dynamique à structure dynamique, système qui a reçu dans notre jargon le nom $(DS)^2$ et qui nécessite l'élaboration de nouveaux outils d'analyse, de représentation et de simulation.

Notre modèle d'évolution de $(DS)^2$ repose sur le formalisme plus général des systèmes de réécriture (voir l'encadré). Il permet, par exemple, de simuler pas à pas les évolutions de la structure végétale dictées par un modèle statistique de ramification. Puis, connaissant la nouvelle conformation topologique de la structure ramifiée et les propriétés mécaniques des axes ligneux, on calcule la nouvelle conformation géométrique du système ramifié d'après les lois de la mécanique.

Grâce à de telles simulations, on quantifie aujourd'hui l'effet de la géométrie initiale des axes, des caractéristiques de la ramification et de la fructification (intensité et position le long de l'axe porteur) sur la forme de l'arbre. Un des objectifs de ces travaux à court terme est d'optimiser les interventions humaines grâce à des modes d'entretien (taille, etc.) adaptés aux géotypes. À plus long terme, on contrôlera mieux



4. CROISSANCE D'UN ARBRE FRUITIER. Des modèles statistiques permettent de décrire les distributions de rameaux, année après année, alors qu'un modèle mécanique permet de calculer leur flexion au cours de l'année. Le résultat du couplage de ces deux modèles est illustré ici dans le cas d'un pommier.

le développement d'arbres d'origines génétiques différentes.

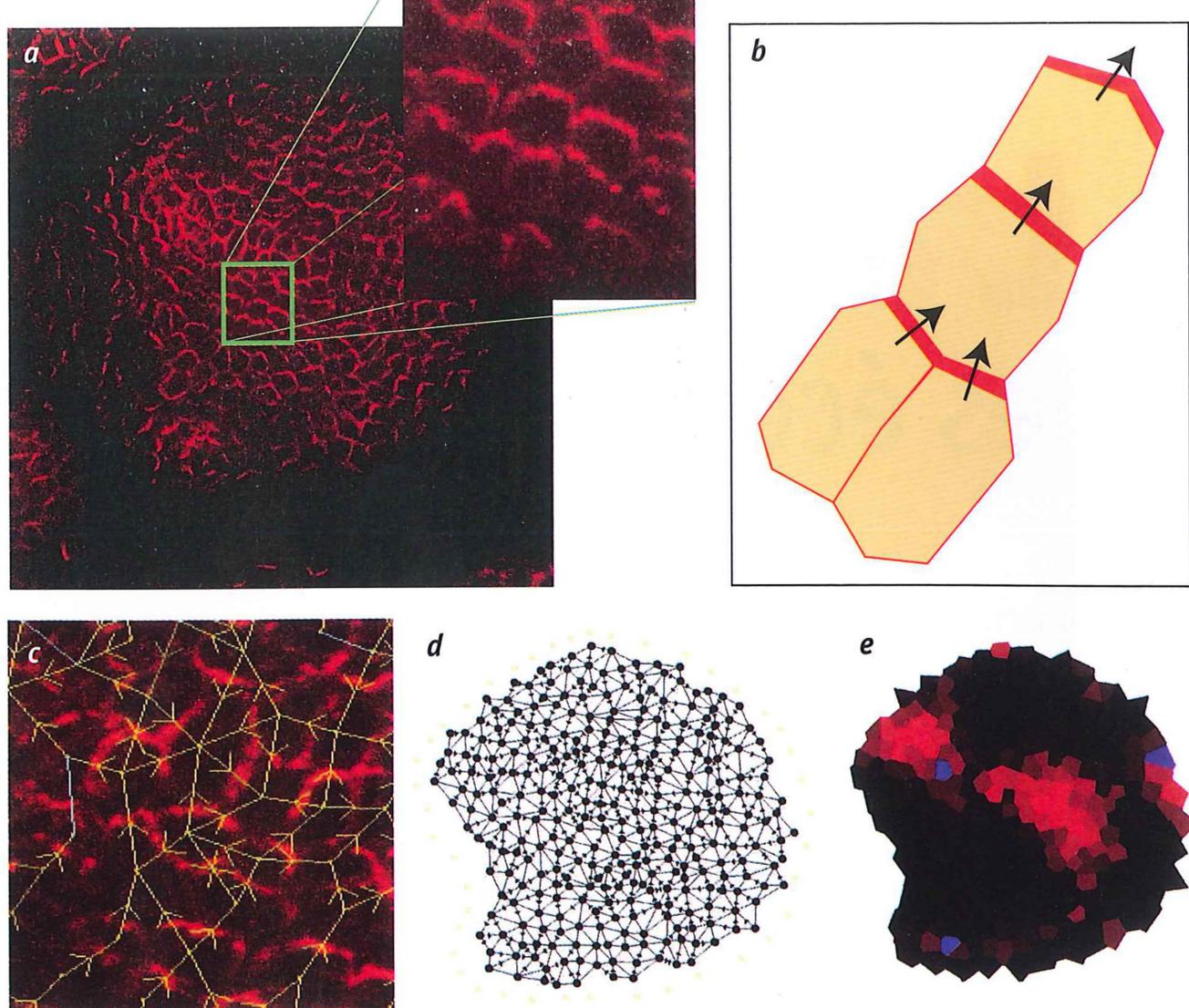
Les méristèmes à la loupe

Dans les modèles précédents, les méristèmes sont considérés comme des boîtes noires, car nous n'avions jusqu'à présent qu'une connaissance limitée de leur fonctionnement détaillé. Grâce aux progrès de la biologie moléculaire et cellulaire au cours de la dernière décennie, il est aujourd'hui possible d'analyser les processus physiologiques et génétiques qui gouvernent la croissance des tissus méristématiques. Dans un tissu en formation, les cellules grandissent, interagissent, échangent des molécules. Par la microscopie et le marquage fluorescent des molécules, non seulement nous quantifions un grand nombre de paramètres spatiaux, comme la taille des cellules, leur taux de croissance, leurs plans de division, mais nous repérons aussi les gènes exprimés à un moment donné dans ces mêmes cellules.

Des milliers de cellules en croissance, des milliers de gènes exprimés : comment intégrer ces données ? Comment tirer des conclusions de toutes ces observations ? Des approches de modélisation sont devenues indispensables, et plusieurs équipes à travers le monde ont commencé des travaux dans ce domaine.

Nous avons par exemple modélisé les signaux que les cellules végétales s'échangent chez la plante modèle *Arabidopsis thaliana* et qui gouvernent la création des différents organes au sommet des tiges. Le plus connu est le transport d'une hormone appelée auxine, responsable de la croissance des cellules. Les protéines chargées de ce transport sont souvent localisées d'un seul côté de la cellule (voir la figure 5), et plusieurs cellules voisines portent souvent ces transporteurs du même côté. On en déduit qu'un flux d'hormone passe par ces groupes de cellules. La situation devient plus difficile à interpréter quand on observe une grande population de cellules, comme celle qui constitue la surface d'un méristème.

Pour éclaircir cette situation, nous avons entrepris de modéliser ce réseau de transport à la surface du méristème. La présence d'une protéine de transport d'une cellule vers une autre est indiquée sur le réseau par une flèche orientée



5. FLUX D'UNE HORMONE DE CROISSANCE DANS UN MÉRISTÈME APICAL. Les protéines qui transportent cette hormone, l'auxine, ont été marquées par une substance fluorescente qui apparaît en rouge sur cette photographie prise en microscopie (a). Les cellules portent ces protéines sur un côté, ce qui oriente le flux d'auxine (b). On modélise l'ensemble des cellules du méristème par un réseau, et les protéines facilitant le transport d'hormones par des flèches (c et d). Le résultat de la simulation fournit des concentrations d'auxine virtuelle dans le méristème (e) : les plus élevées apparaissent en rouge et en bleu (lieux des nouveaux organes formés).

dans le même sens. On injecte virtuellement de l'auxine dans ce réseau et l'on observe où celle-ci s'accumule. Comme c'était prévisible, l'« hormone virtuelle » s'accumule dans les cellules du méristème vers lequel un grand nombre de transporteurs cellulaires semblent pointer. Plus surprenante est l'apparition d'une concentration élevée d'auxine au sommet du méristème ou en d'autres endroits que la position des transporteurs ne semblait pas désigner comme particuliers. Des expériences biochimiques nous ont permis de confirmer ces prédictions en montrant que le sommet du méristème contient bien une concentration élevée d'auxine. Ces résultats obtenus grâce à un va-et-vient entre modèle et expériences nous ont conduits à réviser notre compréhension de la production des organes par les méristèmes et à en proposer une nouvelle interprétation.

Nous sommes encore bien loin de comprendre toute la croissance de la plante à l'échelle de ses tissus : les cellules forment des réseaux d'éléments en trois dimensions, échangent des signaux et des ressources, interagissent dans toutes les dimensions de l'espace. Pour tenir

compte de cette complexité, nous avons besoin de nouveaux outils mathématiques et informatiques. Ceux-ci permettront de mieux comprendre comment les formes végétales se développent sous le contrôle des gènes et en interaction avec l'environnement.

Christophe GODIN est chercheur à l'INRIA, détaché du Cirad. **Hervé SINOQUET** et **Évelyne COSTES** sont chercheurs à l'INRA. **Jan TRAAS** est chercheur à l'ENS-Lyon, détaché de l'INRA.

New Phytologist, Special issue on Functional-Structural Plant modelling, vol. 166, 2005.
P. BARBIER de REUILLE et al., *Computer simulations reveal novel properties of the cell-cell signaling network at the shoot apex*, in *Arabidopsis*, vol. 103, pp. 1627-1632, PNAS, 2006.
E. COSTES et al., *Analyzing fruit tree architecture : Implications for tree management and fruit production*, in *Horticultural Reviews*, vol. 32, pp. 1-61, 2006.
C. GODIN et al., *Plant architecture modelling - virtual plants and complex systems*, in *Plant Architecture and its Manipulation*, sous la direction de C. Turnbull, *Annual Plant Reviews*, Blackwell, vol. 17, pp. 238-287, 2005.
P. PRUSINKIEWICZ et A.-G. ROLLAND-LAGAN, *Modeling plant morphogenesis*, in *Current Opinion in Plant Biology*, vol. 9, pp. 83-88, 2006.
G. SONOHAT et al., *Three-dimensional reconstruction of partially 3D-digitized peach tree canopies*, in *Tree Physiology*, vol. 26, pp. 337-351, 2006.
<http://algorithmicbotany.org>