

École Doctorale d'Informatique de Paris-Sud

THÈSE

pour obtenir le grade de

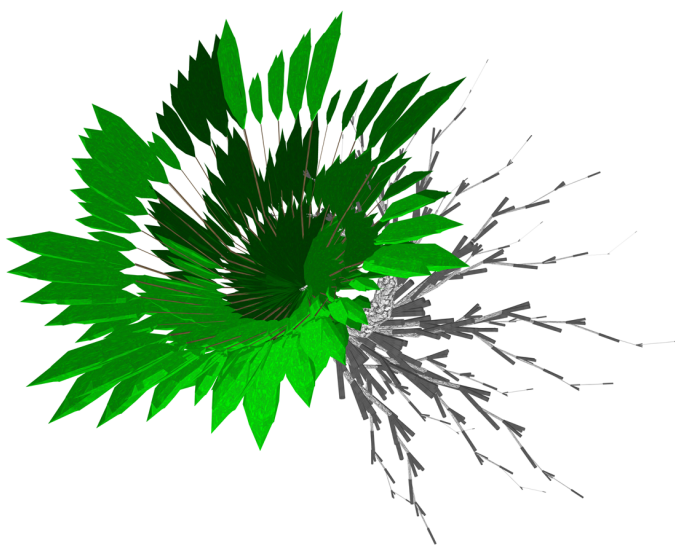
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ PARIS-SUD

Spécialité : Informatique

présentée par

Stefan BORNHOFEN

Emergence de dynamiques évolutives
dans une approche multi-agents de plantes virtuelles



Soutenue le 14 novembre 2008 devant le jury composé de :

Norbert Cot	Université Paris Descartes	<i>Examineur</i>
Yves Duthen	Université Paul Sabatier de Toulouse	<i>Rapporteur</i>
Christian Fournier	INRA SupAgro, Montpellier	<i>Examineur</i>
Jean-Claude Heudin	Pôle Universitaire Léonard de Vinci	<i>Rapporteur</i>
Claude Lattaud	Université Paris Descartes	<i>Directeur de thèse</i>
Nicolas Monmarché	Université François Rabelais de Tours	<i>Examineur</i>
Michèle Sebag	Université Paris-Sud	<i>Présidente de jury</i>

Résumé

De par son enjeu économique et écologique important, l'étude des relations des êtres vivants entre eux et avec leur environnement est un défi majeur de la biologie. L'un des aspects fondamentaux de cette recherche est la variation des organismes à l'échelle de l'évolution. En effet, les mécanismes d'adaptation sont non seulement d'un intérêt théorique pour l'explication des origines de la biodiversité, mais leur compréhension contribue notamment à la préservation des écosystèmes actuels.

Le travail de cette thèse s'inscrit dans le cadre de la vie artificielle, domaine scientifique destiné à l'étude du vivant par la création de phénomènes similaires dans des systèmes de synthèse. La problématique est centrée sur les dynamiques que l'évolution produit dans les communautés de plantes. Le but de la recherche consiste à explorer l'impact des forces évolutionnaires, selon l'environnement rencontré, sur les traits essentiels d'un végétal.

La problématique générale de cette thèse se décline en trois axes majeurs. Le premier axe porte sur l'évolution de la morphologie végétale et ses variations en fonction des contraintes du milieu. Le deuxième axe concerne les adaptations de traits physiologiques, notamment au niveau de l'investissement des ressources, à différents paramètres de l'environnement. Le troisième axe s'attache à l'étude d'un système évolutionnaire du point de vue fondamental, dans l'optique de comprendre son comportement et d'améliorer sa performance.

Afin de répondre aux objectifs fixés, un modèle de plantes virtuelles fondé sur le paradigme multi-agents est conçu. Il intègre une représentation morphologique ainsi qu'un ensemble de processus physiologiques liés à l'assimilation et à l'allocation de ressources. Un génome artificiel, encodant des caractéristiques de croissance mutables, permet aux plantes de s'adapter, au fil des générations, aux conditions de leur milieu. Une plateforme de simulation est développée pour conduire des expériences basées sur ce modèle.

Les résultats obtenus par simulation sont systématiquement soumis à une comparaison critique avec des dynamiques analogues du milieu biologique, tant au niveau d'observations directes chez les plantes réelles qu'à celui d'hypothèses sur les mécanismes de l'évolution naturelle. La concordance entre les résultats expérimentaux et les phénomènes naturels correspondants atteste la valeur du modèle des plantes virtuelles en tant qu'outil complémentaire de recherche dans le domaine de la biologie évolutive.

Mots clés :

plante virtuelle, vie artificielle, évolution artificielle, système multi-agents

Abstract

As relationships between living beings and those with their environment carry significant economical and ecological implications, understanding related processes is an important topic of biological research. One fundamental aspect of this research is to better understand the mechanisms driving the variation of organisms at an evolutionary scale. Advances that better explain the mechanisms of adaptation are not only of theoretical interest to understand the origins of biodiversity, but they also notably contribute to the preservation of present ecosystems.

Artificial life provides the framework for the work presented in this thesis. This research area is dedicated to the study of living systems by synthesizing similar phenomena in artificial systems. The research questions are centred on the dynamics that evolution produces in plant communities, thereby exploring the impact of evolutionary forces of the encountered environment on the essential traits of a plant.

The general scope of this thesis breaks down into three major areas of inquiry. The first deals with the evolution of plant morphology and its variations in response to environmental constraints. The second concerns the adaptation of physiological traits, particularly at the level of resource investment, to different environmental parameters. The third area addresses the study of evolutionary systems from a fundamental point of view, to understand their features and to improve their performance.

In order to attain the fixed objectives, a model of virtual plants based on the multi-agent paradigm is conceived. It integrates a morphological representation as well as a set of physiological processes concerning resource assimilation and allocation. An artificial genome, encoding mutable growth characteristics, allows the plants to adapt, over the generations, to the conditions of their environment. A simulation platform is developed to conduct experiments based on this model.

The obtained simulation results are systematically subjected to critical comparisons with analogous dynamics in biological systems, at both the level of direct observations on real plants and that of hypotheses on the mechanisms of natural evolution. The concordance between the experimental results and the corresponding natural phenomena attests the quality of the virtual plants as a complementary research tool in the domain of evolutionary biology.

Keywords :

Virtual plant, artificial life, artificial evolution, multi-agent system

Remerciements

A Claude Lattaud, mon directeur de thèse, pour son soutien, sa grande disponibilité et sa compétence à diriger ma recherche et à lui donner une forme scientifique rigoureuse.

Au professeur Norbert Cot, directeur du LIAP5, pour sa confiance en m'accueillant au sein de son laboratoire, me permettant ainsi de réintégrer le monde académique.

Aux professeurs Yves Duthen et Jean-Claude Heudin, experts en vie artificielle, pour avoir accepté d'être rapporteurs de ma thèse, pour leurs remarques et leurs conseils.

A la professeur Michèle Sebag, directrice de recherche en intelligence artificielle et présidente de mon jury, pour témoigner une nouvelle fois de l'intérêt qu'elle porte aux projets du LIAP5.

A Christian Fournier et Nicolas Monmarché, chercheurs passionnés, pour leur enthousiasme à participer à mon jury de thèse.

A Bruno Andrieu, Sébastien Barot et Jacques Gignoux, biologistes sensibles à la modélisation, pour maints échanges d'idées qui ont permis de grandement améliorer la qualité de cette thèse.

A Fabien Berland et Marc Métivier, pour avoir pris le temps de relire attentivement ce mémoire.

A ma famille, pour m'avoir encouragé à préparer une thèse de doctorat et pour leur soutien infaillible durant quatre années d'études.

A ma chère Zhang Yi. Je la remercie ici de son amour et lui dédie ce travail.

Table des matières

1	Introduction	13
1.1	Problématique	13
1.2	Plan du mémoire	16
2	La vie artificielle	17
2.1	Origines et objectifs	17
2.1.1	Vers une discipline scientifique	19
2.1.2	Qu'est-ce que la vie ?	20
2.1.3	L'approche synthétique	22
2.2	Emergence et morphogenèse	24
2.2.1	Automates cellulaires	25
2.2.2	Biomorphs	27
2.2.3	Fractales	28
2.2.4	Systèmes multi-agents	31
2.3	Adaptation et évolution	34
2.3.1	Algorithmes évolutionnaires	35
2.3.2	La boucle générationnelle	36
2.4	Plantes virtuelles	41
2.4.1	Recherche en biologie	42
2.4.2	Evolution artificielle	43
2.4.3	Mondes virtuels	45
2.5	Synthèse	47
3	La modélisation des plantes	48
3.1	Modèles physiologiques	49
3.1.1	Allocation empirique	50
3.1.2	Allocation allométrique	50
3.1.3	Allocation source-puits	51
3.1.4	Allocation transport-résistance	52
3.2	Modèles morphologiques	53
3.2.1	L-systèmes	54
3.2.2	Graphe multi-échelles	57
3.3	Modèles structure-fonction	59
3.3.1	L-PEACH	59
3.3.2	AMAP	60
3.3.3	ADEL	61

3.4	Modèles de communautés de plantes	61
3.4.1	Dynamique des populations	61
3.4.2	Modèles d'écosystèmes	63
3.4.3	Modèles de croissance et rendement	64
3.5	Synthèse	69
4	Le modèle proposé	70
4.1	Environnement	70
4.1.1	Ciel	71
4.1.2	Sol	72
4.2	Plante virtuelle	73
4.2.1	Morphologie	73
4.2.2	Physiologie	75
4.2.3	Génotype	79
4.3	Validations	83
4.3.1	Réponses individuelles	85
4.3.2	Dynamiques populationnelles	88
4.4	Synthèse	92
5	Expériences	93
5.1	Evolution morphologique	93
5.1.1	Evolution interactive	93
5.1.2	Biomasse	97
5.1.3	Compétition	102
5.1.4	Floraison	104
5.1.5	Environnement	107
5.2	Evolution d'histoires de vie	109
5.2.1	Croissance et reproduction	109
5.2.2	Maturité sexuelle	111
5.2.3	Effort reproductif et compétition	112
5.2.4	Les stratégies CSR	113
5.3	Evolution de L-systèmes	123
5.3.1	L'effet du croisement	123
5.3.2	Pseudogènes et sauts évolutifs	125
5.4	Synthèse	131
6	Conclusion	133
6.1	Bilan	133
6.2	Discussion	136
6.3	Perspectives	137
6.3.1	Recherche en biologie	137
6.3.2	Evolution artificielle	139
6.3.3	Mondes virtuels	139

A La théorie des schémas	141
A.1 Chaînes linéaires	143
A.1.1 Croisement à un point	143
A.1.2 Insertion	143
A.1.3 Délétion	144
A.1.4 Mutation	144
A.2 Chaînes imbriquées	144
A.2.1 Croisement standard	147
A.2.2 Insertion	147
A.2.3 Délétion	148
A.2.4 Mutation	149
B Darwin's Park	150
C Paramétrages	155
Bibliographie	161

Chapitre 1

Introduction

“There is grandeur in this view of life, with its several powers, having been originally breathed into a few forms or into one; and that, whilst this planet has gone cycling on according to the fixed law of gravity, from so simple a beginning endless forms most beautiful and most wonderful have been, and are being, evolved.”

Charles Darwin

1.1 Problématique

Un système complexe est un ensemble d'éléments en interaction entre eux et avec l'extérieur. De par ces interactions, il se caractérise par l'émergence au niveau global de propriétés qui n'appartiennent à aucun de ses composants. En particulier, les dynamiques générées sont difficilement prédictibles à partir du comportement élémentaire des constituants, de sorte que leur analyse résiste à l'approche réductionniste qui repose sur le principe de décomposition fonctionnelle.

Dans le domaine de l'écologie, la notion d'écosystème désigne l'unité formée par une communauté d'organismes et son milieu [Begon et al., 2006]. Avec les nombreuses relations existant entre les êtres vivants et les éléments inertes de l'environnement, un écosystème est un système complexe naturel. La compréhension de ses dynamiques, de plus en plus liées aux intérêts économiques de l'agriculture et de la sylviculture, est aujourd'hui l'un des défis les plus importants de la biologie.

Le processus d'évolution est d'une importance primordiale dans la recherche biologique. En effet, l'étude des adaptations à l'environnement à travers le succès différentiel des individus, en révélant les lois et contraintes qui façonnent leurs traits, permet de comprendre l'origine de la diversité des espèces. Ces connaissances sont non seulement d'un intérêt théorique, mais elles aident notamment à préserver les écosystèmes actuels. “Rien n'a de sens en biologie, si ce n'est à la lumière de l'évolution”, tel est le célèbre adage du biologiste Theodosius Dobzhansky [Dobzhansky, 1973].

La problématique de cette thèse est axée sur l'étude des dynamiques que l'évolution produit dans les écosystèmes de plantes. Les questions abordées concernent les adaptations des plantes, observées au niveau individuel, aux contraintes de leur environnement. L'objectif de recherche consiste à contribuer à la compréhension des forces évolutionnaires¹ qui agissent sur les traits essentiels du cycle de vie d'un végétal. Dans le cadre de cette thèse, le terme "adaptation" fera exclusivement référence aux changements à l'échelle de l'évolution, contrairement à la plasticité d'un organisme au niveau individuel en fonction des conditions du milieu. Dans ce second cas, nous parlerons d'une "réponse".

Le travail présenté s'inscrit dans le domaine de la vie artificielle. Ce champ de recherche multidisciplinaire, né d'interactions entre la biologie et l'informatique, a pour but d'explorer les systèmes de synthèse qui exhibent des caractéristiques rencontrées dans les systèmes vivants [Langton, 1989]. Les mécanismes de l'évolution prennent une place importante dans la vie artificielle. Les principes de variation et sélection ont été abstraits en forme d'algorithmes par lesquels s'adaptent, de génération en génération, une population de solutions à un problème donné [Holland, 1975]. Des simulations d'évolution de plantes individuelles ont déjà été conduites dans le domaine de la vie artificielle, mais à l'heure actuelle les modèles utilisés ne décrivent typiquement que l'aspect morphologique du développement végétal (par ex. [Sims, 1991, Jacob, 1995, Ebner et al., 2002, Toussaint, 2003a]). La gestion de ressources et les interactions avec l'environnement ne sont généralement pas ou peu représentées.

Dans le domaine de la biologie végétale, différentes approches de modélisation sont mises en oeuvre, représentant la vie des plantes selon l'objectif de recherche poursuivi. L'approche actuellement la plus complexe repose sur le couplage entre une description de leur morphologie (la structure) et de leurs processus physiologiques (la fonction), ainsi nommée "modélisation structure-fonction" [Sievanen et al., 1997, Godin and Sinoquet, 2005]. Ces modèles servent surtout à comprendre le développement des plantes en réponse aux conditions environnementales et aux influences mutuelles, en conduisant *in silico* des études qui seraient difficiles à réaliser *in vivo*. En effet, non seulement la longueur du cycle de vie des plantes naturelles, mais aussi l'espace nécessaire et le coût financier de la main-d'oeuvre, imposent maintes contraintes aux expériences grandeur nature. Aujourd'hui, les modèles structure-fonction sont surtout utilisés pour simuler des scénarios naturels à un niveau individuel et populationnel (par ex. [Perttunen et al., 1996, Fournier and Andrieu, 1999, Allen et al., 2005]). Les variations à une échelle de temps plus importante, c'est-à-dire évolutionnaire, ne sont généralement pas prises en considération dans ces modèles.

La première étape de l'étude menée dans cette thèse consiste à créer un outil de recherche qui permet de répondre aux objectifs fixés, en mettant en place un modèle de plantes qui combine les qualités des approches des deux communautés scientifiques. Du côté de la modélisation structure-fonction, ce modèle intègre une représentation spatiale du végétal ainsi qu'un ensemble de processus liés à l'assimilation et à l'allocation de ressources. Du côté de la vie artificielle, les plantes virtuelles

¹Tandis que les biologistes utilisent généralement le terme "évolutif" pour désigner adjectif qualificatif de l'évolution, nous préférons dans cette thèse l'expression "évolutionnaire", en traduction directe du mot anglais *evolutionary* habituellement employé dans le domaine de l'évolution artificielle.

sont basées sur le paradigme multi-agents [Ferber, 1995], et leur morphogenèse s'appuie sur les concepts d'émergence et d'adaptation. Un jeu d'informations génétiques, encodant un nombre de caractéristiques de croissance mutables, assure l'évolution des plantes au fil des générations. L'environnement peut comporter une répartition hétérogène de ressources et prend en considération des interactions entre les plantes afin de tenir compte du phénomène de compétition. Une plateforme de simulation est développée pour conduire des expériences basées sur ce modèle.

Afin d'explorer les adaptations des plantes aux conditions dans lesquelles elles évoluent, les paramètres de l'environnement varient dans les simulations selon trois dimensions :

- les facteurs biotiques : les interactions entre les organismes vivants d'un écosystème, notamment le degré de compétition dans la communauté,
- les facteurs abiotiques : les dynamiques du matériel non vivant d'un écosystème et en particulier la répartition des ressources,
- la sélection : les critères morphologiques et physiologiques qui déterminent le succès reproducteur des individus.

La problématique générale se décline en trois thématiques majeures de recherche.

1. Emergence de traits morphologiques

La première thématique s'attache à l'émergence de caractéristiques morphologiques et à leurs variations en fonction de l'environnement. En effet, la performance en croissance, la compétitivité et maintes autres qualités fondamentales d'une plante naturelle sont notamment liées à sa structure [Küppers, 1994]. Au cours de l'évolution, les plantes se sont diversifiées, à partir de formes simples, en un vaste éventail d'architectures [Sussex and Kerk, 2001]. Le but de ces études est de dégager les contraintes évolutives qui s'appliquent sur la morphogenèse végétale : comment l'évolution optimise-t-elle l'architecture des plantes virtuelles ? De quelle manière la structure végétale s'adapte-t-elle aux conditions de l'environnement ? A quel point les formes évoluées sont-elles comparables aux morphologies des plantes naturelles ?

2. Emergence de traits physiologiques

La deuxième thématique concerne l'étude des adaptations de traits physiologiques. L'attention est en particulier dirigée vers les compromis d'allocation des ressources. Comme la quantité des ressources utilisables est limitée dans un environnement donné, tout individu doit faire face à un certain nombre de choix au niveau de l'investissement de son énergie en croissance, en survie et en reproduction. Selon la théorie d'histoire de vie, différentes stratégies de survie se sont établies au cours de l'évolution, du fait que les traits inadaptés sont éliminés par la sélection naturelle [Stearns, 1992, Roff, 2002]. Le deuxième axe de recherche concerne ainsi les questions principales suivantes : quels compromis d'allocation sont faits par les plantes virtuelles ? De quelle manière les compromis dépendent-ils des conditions environnementales ? A quelle mesure l'évolution de ces traits physiologiques confirme-t-elle les hypothèses de la biologie théorique ?

3. Emergence de dynamiques génétiques

Outre l'intérêt des résultats de simulation au niveau des traits observables des plantes virtuelles, l'attention des expériences se porte également vers les dynamiques du code génétique qui varie, à travers les générations, via les opérateurs de mutation et de sélection. Cette troisième thématique se place notamment dans le domaine de l'évolution artificielle. Sous ce point de vue, la morphogenèse des plantes est un contexte approprié pour l'étude des algorithmes évolutionnaires [Jacob, 1995, Toussaint, 2003a]. L'optique de ces expériences est non seulement une meilleure compréhension du système en question d'un point de vue fondamental, mais aussi son optimisation, ce qui est d'une importance capitale pour tout algorithme de recherche. Les questions principales posées sont : quelles propriétés émergent au niveau génétique dans le système évolutionnaire des plantes virtuelles ? Quelles sont leurs origines ? A quel point les dynamiques observées sont-elles semblables à celles du génome naturel ? Comment la performance du système peut-elle être améliorée ?

1.2 Plan du mémoire

Après ce chapitre liminaire consacré à la description de la problématique, le deuxième chapitre présente le cadre de travail dans lequel cette recherche est menée. Il introduit le domaine de la vie artificielle, ses origines et ses objectifs puis met en avant les concepts d'émergence et d'adaptation qui seront omniprésents dans ce document. Ensuite, différents travaux en vie artificielle en rapport avec la problématique sont évoqués.

Le troisième chapitre dresse un état de l'art de la modélisation des plantes. D'une part, il présente les modèles individuels suivant la distinction communément admise en modèles physiologiques, morphologiques et structure-fonction. D'autre part, il aborde les approches principales pour représenter des communautés de plantes, allant des équations mathématiques de la dynamique des populations à la simulation individu-centrée.

Le modèle de plantes proposé est détaillé dans le quatrième chapitre. En outre, une série d'expériences de validation au niveau individuel et populationnel est décrite.

Les expériences évolutionnaires conduites avec le modèle des plantes virtuelles sont présentées dans le cinquième chapitre. Suivant les grands axes de recherche exposés plus haut, les études sont groupées en trois sections portant sur les adaptations morphologiques des plantes, leurs compromis d'histoire de vie et le comportement du système du point de vue de l'évolution artificielle.

Le sixième et dernier chapitre est réservé à une conclusion générale du travail. Il replace les résultats obtenus dans le contexte de la problématique de cette thèse et discute les perspectives de recherches futures.

Chapitre 2

La vie artificielle

“You know, the universe is the only thing big enough to run the ultimate game of life. The only problem with the universe as a platform, though, is that it is currently running someone else’s program.”

Ken Karakotsios

Ce chapitre pose les repères nécessaires à une compréhension du contexte dans lequel s’inscrit cette thèse. Après une introduction générale au domaine de la vie artificielle, nous présenterons deux concepts fondamentaux sur lesquels ce champ de recherche est basé. D’une part, il s’agit de l’idée d’émergence qui, dans le cadre de la problématique donnée, joue un rôle primordial dans la modélisation de la morphogenèse des plantes. D’autre part, nous considérerons la notion d’adaptation par les algorithmes évolutionnaires. Nous évoquerons les techniques fondamentales qui serviront de référence pour définir la composante génétique des plantes virtuelles ainsi que les protocoles d’expérimentation. Par la suite, nous mettrons en avant des études effectuées en vie artificielle qui sont en relation avec la problématique. Le chapitre conclura par une synthèse des avantages et faiblesses constatés dans les travaux existants, ainsi qu’une collecte des points essentiels pour la conception d’un modèle évolutionnaire de plantes.

2.1 Origines et objectifs

De tout temps l’homme a cherché à étudier la vie et ses propriétés, et a rêvé de la reproduire à partir de matière inanimée. Déjà dans la Chine du troisième siècle avant J.C., un talentueux artisan nommé Yan Shi aurait fabriqué, de cuir, de bois, de colle et de laque, un homme automate qui pouvait chanter et danser comme une vraie personne [Lie Zi, 1997]. Selon la tradition, le travail était si convaincant qu’il suscita la colère du roi Mu quand ce dernier vit l’automate faire un clin d’oeil à l’une de ses concubines. Au début de notre ère, le poète latin Ovide raconta la légende du sculpteur Pygmalion qui fit une statue d’ivoire représentant son idéal de la femme et tomba amoureux de son oeuvre. En réponse à ses prières, Aphrodite anima la statue [Ovide, 1992]. Dans la tradition juive, un rabbin du seizième siècle aurait

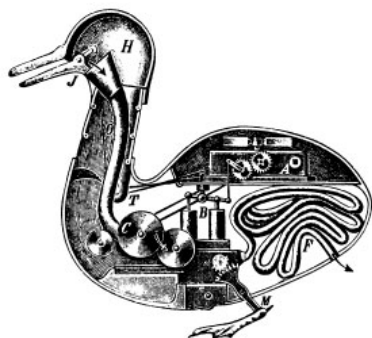


FIG. 2.1 – *Canard automate*
[Chapuis and Gélis, 1928]

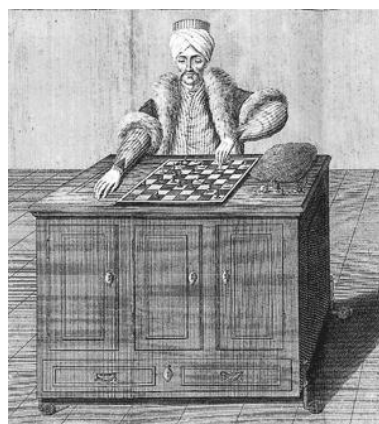


FIG. 2.2 – *Le Turc mécanique*
[Standage, 2002]

façonné une figure d'argile, le Golem, et réussi à lui donner vie grâce à certaines incantations. Un jour, la créature se déchaîna, ravageant tout sur son passage, et le rabbin dut la détruire [Béresniak, 1993]. L'Occident contemporain est notamment influencé par le célèbre roman "Frankenstein" dans lequel un ambitieux étudiant en médecine parvient à assembler un être monstrueux, peu à peu poussé à la solitude et à la haine et qui finit par se retourner contre lui [Shelley, 1997].

A l'époque de la Renaissance, l'homme se mit à réellement construire des machines en tant que copies du vivant. Parmi les réalisations les plus impressionnantes se trouvent sans doute les créations de l'inventeur et mécanicien français Jacques de Vaucanson qui vécut au 18ème siècle. La figure 2.1 montre un dessin de son canard automate qui donnait l'illusion de manger, digérer et éliminer de la nourriture et de l'eau. A la même époque, le baron de Kempelen présenta un automate doté de la faculté de jouer aux échecs : le Turc mécanique (figure 2.2). Cependant, cette attraction n'était en fait qu'une tromperie. Le meuble possédait un compartiment secret dans lequel une personne pouvait se glisser pour animer la machine.

Avec l'arrivée de l'industrialisation, l'utilisation croissante d'outils automatiques permit de remplacer l'homme dans l'exécution de tâches répétitives. Le terme robot (du tchèque *robota*, travail forcé) apparaît pour la première fois dans une pièce de théâtre de l'écrivain Karel Capek [Capek, 1920]. Cette oeuvre marqua tellement le public de l'époque que le mot passa dans le langage courant. La présence des automates dans la vie quotidienne commença à influencer la vie des hommes, et leur implication croissante dans la société prit une consonance aussi économique que philosophique jusqu'à devenir sujet d'un nombre d'idées visionnaires.

"The simplest and most obvious fear is that of the possible harm that could come from machinery out of control. (...) But surely the greatest fear is not that machinery will harm us, but that it will supplant us. The ultimate machine is an intelligent machine and there is only one basic plot to that story - that the machine is created to serve man, but that it ends by dominating man." [Asimov, 1981]

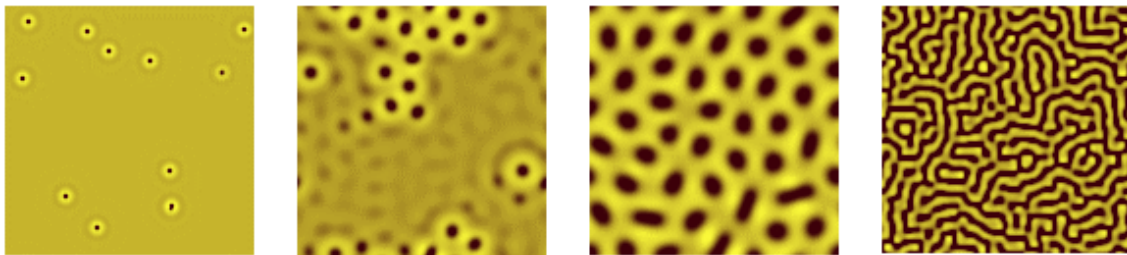


FIG. 2.3 – Réaction-diffusion (d’après l’applet Java de [Jennings, 2008])

2.1.1 Vers une discipline scientifique

L’avènement du calcul informatique marqua une nouvelle ère dans l’histoire de la vie artificielle. Contrairement aux automates précédents, la simulation par ordinateur rendait désormais possible l’intégration d’un nombre de phénomènes typiques du vivant tels que la morphogenèse ou la réplication. Parmi les travaux les plus influents, Alan Turing mit en place les bases mathématiques d’une théorie de génération de formes artificielles [Turing, 1952]. Son système de réaction-diffusion décrit la façon dont réagissent et se propagent deux produits chimiques, ce qui mène à l’apparition de structures qui se rapprochent entre autres des tâches sur la peau des animaux. La figure 2.3 en montre quelques exemples. Les réflexions de John von Neumann étaient surtout dédiées à la question comment une machine pourrait se reproduire et subir des mutations afin de participer à un processus d’évolution. Il inventa le “kinématon”, un automate cellulaire bidimensionnel capable de construire toute structure dont il possède le plan. Avec le plan de sa propre structure, l’automate se réplique donc à l’identique [von Neumann, 1966].

Par la suite, des travaux dans un nombre de domaines scientifiques différents ont été effectués en utilisant des concepts qui sont aujourd’hui attribués à la vie artificielle. A titre d’exemple, l’émergence de dynamiques dans les automates cellulaires, et plus particulièrement le fameux jeu de la vie de John Conway [Gardner, 1970], ou l’adaptation de structures informatiques à l’image de l’évolution naturelle [Holland, 1975] ont été étudiées bien avant que la discipline scientifique se soit organisée.

En septembre 1987 s’est tenue dans les laboratoires de Santa Fe la première conférence internationale sur la vie artificielle. Elle réunit des scientifiques de domaines variés dans le but de développer de nouveaux outils pour décrire et étudier les phénomènes biologiques, en recréant leurs dynamiques dans le média artificiel. Cet objectif est d’une part motivé par la recherche d’une meilleure compréhension du vivant, et d’autre part par l’idée de s’inspirer des mécanismes observés dans la nature pour la conception de nouvelles approches en ingénierie. Chris Langton, l’organisateur de la conférence, définit le cadre de recherche de la vie artificielle comme suit :

“Artificial life is the study of man-made systems that exhibit behaviors characteristic of natural living systems. It complements the traditional biological sciences concerned with the analysis of living organisms by attempting to synthesis life-like behaviors within computers and other ar-

tificial media. By extending the empirical foundation upon which biology is based beyond the carbon-chain life that has evolved on Earth, Artificial Life can contribute to theoretical biology by locating life-as-we-know-it within the larger picture of life-as-it-could-be.” [Langton, 1988]

L'étude des structures vivantes dans des systèmes construits par l'homme se veut donc désormais un corpus scientifique à part entière.

2.1.2 Qu'est-ce que la vie ?

Dans le langage courant, l'attribut *artificiel* peut avoir deux significations. La première évoque le fait que l'objet en question est une imitation d'une chose qui est difficile ou impossible à recopier (“fleur artificielle”). Le deuxième sens suggère que la synthèse de l'objet est faite par l'homme, alors que l'objet lui-même est aussi naturel que le phénomène original (“lumière artificielle”). Ces deux utilisations possibles correspondent à deux points de vues philosophiques incompatibles quant à la question de la vie artificielle. Selon l'interprétation faible, les travaux en vie artificielle sont une manière d'étudier la biologie en créant des modèles de processus variés associés aux organismes vivants dans l'ordinateur ou d'autres supports artificiels. Cependant, ces modèles ne sont pas vraiment vivants. L'interprétation forte énonce qu'en instanciant des processus typiques du vivant dans un medium artificiel, le système en question mérite d'être appelé vivant tout comme les organismes naturels. En d'autres termes, les défenseurs du premier point de vue voient les modèles informatiques comme des simulations de la vie, alors que le deuxième groupe leur accorde le potentiel d'être des réalisations de la vie [Pattee, 1988].

Ce différend est étroitement lié à la façon de considérer la question suivante : est-ce que la vie dépend du support physique dans lequel elle est implémentée, ou bien est-ce qu'elle est essentiellement un processus indépendant de matière qui peut se dérouler dans tout médium qui possède la structure pour le supporter ? Ainsi, le débat entre les deux points de vue ne pourra pas être résolu sans une propre définition de la notion de la vie. On reconnaît la vie quand on la voit, dit-on quelquefois. Par contre, à ce jour la science ne dispose toujours pas d'une définition incontestable. Certaines sont essentiellement empiriques et reposent sur l'observation de la nature. D'autres sont conceptuelles et cherchent à fournir une base théorique. Nous présenterons brièvement les approches qui ont eu le plus d'influence dans le domaine de la vie artificielle [Rennard, 2002].

La vie, un système dissipatif

En 1944, le physicien Ernst Schroedinger suggéra que la propriété clé de la vie est la capacité de maintenir son déséquilibre thermodynamique par rapport à son environnement [Schrödinger, 1986]. Ce genre de structure est conceptualisé sous le nom des systèmes dissipatifs, c'est-à-dire des systèmes ouverts poussés vers une organisation plus complexe par un apport permanent d'énergie qui est dissipée vers l'extérieur lors du processus de structuration. La réduction d'entropie interne au système demande une augmentation plus que proportionnelle de l'entropie de l'environnement, ce qui rend possible l'existence de dynamiques allant localement du désordre à l'ordre [Nicolis and Prigogine, 1977].

Bien qu'il soit généralement reconnu que la vie est un système dissipatif, cette propriété seule reste néanmoins insuffisante pour une définition exhaustive. En effet, il existe dans la nature un nombre de systèmes dissipatifs qui ne sont aucunement considérés comme vivants. L'exemple le plus fameux est les "cellules de Bénard" apparaissant dans un liquide chauffé où les molécules initialement indépendantes et désordonnées se structurent spontanément en boucles convectives [Koschmieder, 1993].

La vie, un système autopoïétique

A la recherche d'une définition de la vie dans le domaine de la cognition, Humberto Maturana and Francisco Varela proposèrent une approche basée sur l'autonomie et l'autoréférence [Maturana and Varela, 1974]. En effet, les organismes vivants sont le résultat d'un processus permanent d'autoproduction car les cellules qui les composent se renouvellent continuellement. Ceci est possible grâce à la spécification et au maintien d'un espace physique délimité par une frontière dynamique. De ces deux propriétés rend compte le concept d'autopoïèse. En contraste, une machine fabriquée par l'homme produit autre chose qu'elle-même, et elle est produite par autre chose qu'elle-même. Une telle création artificielle ne peut pas maintenir par elle-même son organisation, et rien n'assure la conservation des éléments qui la composent. L'autopoïèse semble donc bien être une caractéristique essentielle de la vie. Plus encore, les auteurs suggèrent même qu'elle est "une condition nécessaire et suffisante pour qu'un système soit vivant" [Maturana and Varela, 1980].

Cette définition de la vie est concise et élégante mais, une fois encore, insuffisante car il existe dans la nature des phénomènes inertes qui peuvent aussi être qualifiés d'autopoïétiques. Les cellules de Bénard citées plus haut en sont un exemple [Heudin, 1994].

La vie, un système adaptatif

Un nombre d'auteurs ont mis en avant la dynamique évolutionnaire des organismes vivants. Ainsi, le célèbre biologiste Ernst Mayr proposa de considérer une population d'entités comme vivante si "elle a la propriété de multiplication, hérédité et variation" [Mayr, 1975]. Dans le domaine de la vie artificielle, la définition évolutionnaire la plus influente est sans doute celle du philosophe Mark Bedau [Bedau, 1996]. Pour lui, un système devrait être considéré comme vivant s'il est capable d'évolution ouverte, c'est-à-dire s'il exhibe un potentiel illimité de trouver de nouvelles solutions imprévisibles aux changements de l'environnement (*supple adaptation*). Vu que c'est l'espèce et non l'individu qui évolue, c'est donc l'espèce qui est vivante au sens premier, l'individu ne l'est que par son appartenance à l'espèce.

Il est généralement reconnu en biologie que la vie sur Terre a émergé via une lignée de molécules répliquatives primitives puis de protoorganismes dont l'existence brouille la frontière entre le vivant et l'inerte. Ainsi, cette définition est séduisante par le fait qu'elle accorde, contrairement aux deux approches précédentes, l'existence de différents degrés de la vie en fonction du degré d'adaptabilité du système. Cependant, il est difficile d'accepter que la vie soit une propriété au niveau des populations.

La vie, un ensemble de propriétés

Face à la difficulté de cerner un invariant simple qui décrit la vie, il est d'usage d'utiliser une définition énumérative qui repose sur l'observation de la nature. Dans le domaine de la vie artificielle, la plus célèbre définition énumérative provient de Doyne Farmer et Alletta Belin qui ont compilé huit critères qui caractérisent les êtres vivants [Farmer and Belin, 1992] :

1. La vie est une organisation dans l'espace-temps plutôt qu'un objet matériel.
2. Les êtres vivants sont capables d'autoreproduction.
3. Les organismes contiennent une description d'eux-mêmes telle qu'un génome.
4. Les êtres vivants possèdent un métabolisme.
5. Les êtres vivants sont capables d'interagir avec leur environnement.
6. Les composants d'un organisme sont interdépendants.
7. La vie montre une stabilité face aux perturbations de l'environnement.
8. Les êtres vivants évoluent au fil de leur lignée.

Cette liste ne prétend pas être exhaustive ou sans faille, mais elle est fréquemment utilisée grâce à son applicabilité. Toutefois, elle ne repose que sur des observations empiriques sans capturer les mécanismes sous-jacents de la vie.

Les dissentiments autour de la notion de la vie soulèvent le soupçon qu'il ne soit jamais possible de dresser une définition incontestable. En effet, les phénomènes de la vie ne possèdent peut-être pas d'explication unifiante. Ainsi, le philosophe Elliot Sober doute que la question sur la nature générale de la vie ait une réponse intéressante [Sober, 1992]. Chris Langton lui-même appuie la recherche d'une telle théorie, cependant il ajoute selon ses expériences :

“Every time we succeed in synthetically satisfying the definition of life, the definition is lengthened or changed. For instance if we take Gerald Joyce’s definition of life – a self-sustaining chemical system capable of undergoing Darwinian evolution – I believe that by the year 2000 one lab somewhere in the world will make a system satisfying this definition. But then biologists will merely redefine life.” Langton cité d’après [Kelly, 1994]

Hormis le but ambitieux de cerner les processus constitutifs de la vie de manière conceptuelle, nous avons évoqué que l'interprétation faible vise à étudier des phénomènes biologiques en reproduisant leurs dynamiques dans un médium artificiel. Telle est également l'optique dans le cadre de cette thèse.

2.1.3 L'approche synthétique

La méthodologie utilisée dans la vie artificielle se distingue de l'approche scientifique habituelle. Traditionnellement, la science tente d'appréhender la complexité de la nature par une décomposition en phénomènes plus simples, en supposant que la connaissance de toutes les parties d'un certain système permette de conclure sur

son fonctionnement global. En mathématiques, les fonctions linéaires possèdent le comportement

$$f(x + y) = f(x) + f(y), \quad (2.1)$$

c'est-à-dire que l'effet total des éléments x et y est constitué de la somme des deux effets individuels. A l'image de ce principe, un système dont le comportement peut être déduit de celui de ses composants est appelé "système linéaire". Une manière appropriée pour décrire un système linéaire est la composition d'un jeu d'équations décrivant des variables globales qui agrègent ses dynamiques essentielles en un ensemble réduit de valeurs compréhensibles. La majorité des modèles en science sont basés sur une telle approche descendante (*top-down*). Elle s'applique à une variété de phénomènes naturels, mais elle possède aussi un certain nombre de limitations. Vu le caractère global des variables, il est difficile de décrire l'hétérogénéité dans le système. D'autre part, puisque ses éléments ne sont pas représentés explicitement, leur localisation et d'autres différences potentiellement importantes ne sont pas prises en considération. Mais avant tout, de nombreux phénomènes naturels résistent à la linéarisation.

Le développement d'un organisme cellulaire, les mouvements d'une nuée d'oiseaux ou les agitations d'une fourmilière sont des dynamiques qui ne peuvent pas être réduites à la combinaison linéaire des dynamiques de leurs composants. Pour cette raison, ces systèmes sont dits non-linéaires ou "systèmes complexes". Chris Langton précise que

"The key feature of nonlinear systems is that their primary behaviors of interest are properties of the interactions between parts, rather than being properties of the parts themselves, and these interaction-based properties necessarily disappear when the parts are studied independently."[Langton, 1989]

Cette particularité se résume, d'une façon plus parlante, dans la formule que le tout est plus que la somme de ses parties. Face à la difficulté de modéliser les systèmes complexes par l'approche descendante, le paradigme proposé par la vie artificielle est l'approche ascendante (*bottom-up*). Plutôt que de chercher à modéliser le phénomène en question par une définition globale, l'idée consiste à créer un modèle qui est lui-même un système complexe afin de reproduire le phénomène. De toute évidence, l'ordinateur est particulièrement adapté à la modélisation ascendante grâce à sa capacité à gérer une importante quantité de données. Ainsi, la recherche en vie artificielle repose en grande partie sur des simulations informatiques qui correspondent aux expériences en science traditionnelle.

Un trait typique des systèmes complexes, produit par les interactions entre ses parties, est le chaos déterministe, c'est-à-dire une forte sensibilité aux conditions initiales qui mène à des résultats qualitativement différents. Déjà à la fin du 19ème siècle, Henri Poincaré étudia les systèmes célestes composés de trois corps ou plus et constata :

"Une cause très petite, qui nous échappe, détermine un effet considérable que nous ne pouvons pas ne pas voir, et alors nous disons que cet effet est dû au hasard. (...) Il peut arriver que de petites différences dans les

conditions initiales en engendrent de très grandes dans les phénomènes finaux ; une petite erreur sur les premières produirait une erreur énorme sur les derniers. La prédiction devient impossible et nous avons le phénomène fortuit.” [Poincaré, 1908]

Vu que les caractéristiques clé d’un système complexe résultent de la multiplication d’interactions non linéaires, il est souvent difficile, voire impossible de prévoir son comportement global. On dit alors que comportement du système “émerge” des interactions de ses composants.

2.2 Emergence et morphogenèse

L’émergence se trouve au coeur de la vie artificielle. Son concept s’appuie sur l’existence de phénomènes bien observables, mais malgré son importance pour le domaine, la discussion autour d’une définition précise reste controversée. De manière générale, une propriété d’un système est considérée comme émergente, s’il ne s’agit pas d’une propriété d’un de ses composants et si elle se produit à un niveau d’organisation supérieur. Telle est la définition commune qui peut être trouvée dans de nombreux ouvrages qui introduisent les systèmes complexes [Bar-Yam, 1997, Flake, 2000].

L’émergence crée généralement des motifs inattendus dues aux limites de la compréhension humaine des systèmes complexes. Ainsi, un point de vue fréquent consiste à considérer qu’un phénomène est émergent s’il est imprévisible et irréductible, c’est-à-dire “si le moyen optimal de prédiction est la simulation” [Darley, 1994]. De même, l’“Oxford Companion to Philosophy” définit :

“A property of a complex system is said to be ‘emergent’ just in case, although it arises out of the properties and relations characterizing its simpler constituents, it is neither predictable from, nor reducible to, these lower-level characteristics.” [Honderich, 1995]

Un processus émergent repose essentiellement sur trois conditions générales [Renard, 2002] :

- Le processus est distribué, c’est-à-dire sans contrôle global.
- Le processus est autonome, c’est-à-dire sans influence externe.
- Le processus ne se trouve pas au même niveau que ses composants.

Le troisième point signifie que les concepts qui caractérisent le processus émergent sont différents des concepts utilisés pour caractériser le fonctionnement de ses composants. Ainsi, il a été suggéré qu’un phénomène est émergent si “sa description demande de nouvelles catégories qui ne sont pas nécessaires pour décrire le comportement des ses composants sous-jacents” [Gilbert, 1995].

Un “test d’émergence” a été proposé à l’image du test de Turing, dans le but d’évaluer le degré d’émergence dans un système donné. D’une part, ce système comporte des interactions élémentaires locales décrites par son concepteur en un langage L_1 . D’autre part, un observateur en parfaite connaissance de la conception décrit les propriétés globales du système en utilisant un langage L_2 . Si le langage L_2 diffère de

L_1 , alors on parle de surprise, et $L_2 - L_1$ indique l'ampleur de l'émergence [Ronald et al., 1999]. Ce test s'avère bien opérationnel dans le domaine de la vie artificielle. Il met en relief que l'émergence est essentiellement un processus cognitif qui dépend du niveau d'observation. Si un observateur dirige son attention au niveau des composants du système, il ne voit aucun processus émergent, mais uniquement un enchaînement de dynamiques simples qu'il maîtrise parfaitement. En revanche, s'il considère le système de manière globale, le processus émergent est visible. Afin d'approfondir la compréhension de ce phénomène, les sections suivantes en présentent quelques exemples célèbres.

2.2.1 Automates cellulaires

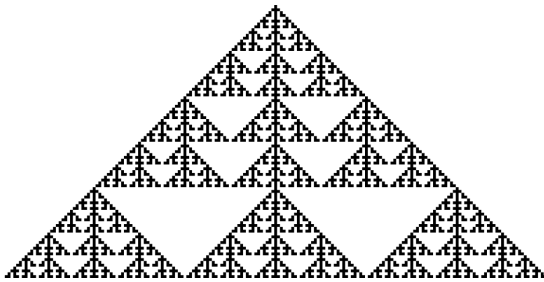
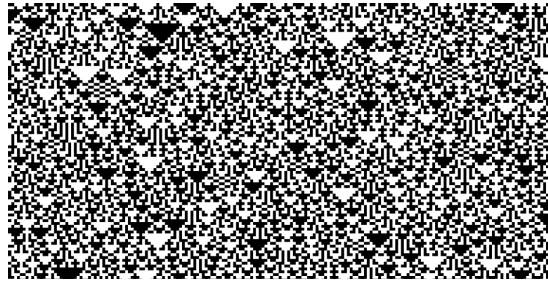
L'origine des automates cellulaires remonte aux travaux fondateurs de Stanislav Ulam [Ulam, 1962]. Il s'agit d'une grande classe de système complexes exhibant un comportement émergent et chaotique. Dans ces modèles, le temps et l'espace sont discrets, c'est-à-dire que le temps avance par pas et l'espace est représenté par une grille d'une dimension donnée. Il est généralement d'usage de supposer une grille infinie ou, dans des simulations informatiques, de connecter ses bords opposés afin d'obtenir une topologie toroïdale et sans frontières. Les cellules de la grille possèdent un ensemble de propriétés exprimées en variables dont les valeurs indiquent l'état actuel. Les états de toutes les cellules constituent l'état global de l'automate. Chaque cellule possède un voisinage, c'est-à-dire un ensemble de cellules dans son entourage dont l'état actuel affecte l'état de la cellule au prochain pas de temps selon un ensemble de règles de transition. Il est important de noter que les cellules sont mises à jour de manière simultanée. Ainsi, on peut formaliser un automate cellulaire par un quadruplet (d, G, S, f) , avec les spécifications :

- d , le nombre de dimensions de la grille.
- G , le voisinage cellulaire qui est pris en compte.
- S , un ensemble fini d'états d'une cellule.
- f , la fonction de transition entre les états.

Du fait que les changements d'état des cellules ne dépendent que de leur entourage, l'évolution d'un automate cellulaire est un processus déterministe basé sur des règles locales. Tout comportement global potentiel est donc émergent. Outre leur intérêt théorique pour l'étude de la non-linéarité, les automates cellulaires trouvent des applications dans la modélisation de phénomènes naturels aussi variés que les systèmes chimiques [Greenberg et al., 1978] et les galaxies spirales [Gerola and Seiden, 1978].

Triangle de Pascal

La visualisation graphique des automates à une dimension étant une ligne, la seconde dimension peut être utilisée pour représenter le temps. De cette manière, une nouvelle ligne s'ajoute au dessous de la précédente à chaque pas de l'automate. Dans le triangle de Pascal, les cellules possèdent les états potentiels 0 ou 1, et une seule règle de transition est appliquée : le nouvel état d'une cellule se calcule par la somme

FIG. 2.4 – *Triangle de Pascal*FIG. 2.5 – *Départ aléatoire*

de ses deux voisins modulo 2. Partant d’une seule cellule active, cet automate crée la géométrie émergente de la figure 2.4. Si par contre la configuration de départ consiste en une configuration aléatoire, un résultat bien différent est observé. La figure 2.5 montre que la forme régulière a disparu, mais la structure n’est pas pour autant entièrement aléatoire. De petits triangles et d’autres motifs émergent à travers l’automate à des moments imprévus. Cet exemple illustre qu’un système aussi simple qu’un automate cellulaire à une dimension peut produire des processus complexes supérieurs au niveau des cellules qui le composent.

Jeu de la vie

A la fin des années 60, John Conway conçut un automate bidimensionnel qu’il appela le “jeu de la vie”. De nos jours, il est probablement le plus connu de tous les automates cellulaires car malgré ses règles très simples, le jeu de la vie génère des motifs très complexes. Chaque cellule possède les deux états possibles 0 et 1, ou mort et vivant d’où le nom de l’automate. Le voisinage est défini comme l’ensemble des cellules adjacentes, diagonales comprises. Toute cellule a donc huit voisins. Concernant les transitions d’état, trois règles élémentaires sont appliquées :

- *Solitude* : Si une cellule vivante est entourée de moins de deux cellules voisines vivantes, elle meurt.
- *Etouffement* : Si une cellule vivante est entourée de plus de trois cellules voisines vivantes, elle meurt.
- *Reproduction* : Si une cellule morte est entourée de trois cellules voisines vivantes, elle naît.

Depuis sa première publication [Gardner, 1970], un grand nombre d’auteurs ont expérimenté avec cet automate cellulaire, et une multitude de structures émergentes ont été trouvées. De manière générale, une configuration initiale aléatoire se stabilise par la formation de motifs qui peuvent être classés en trois catégories :

- des “blocs”, c’est-à-dire des groupes de cellules stables qui n’évoluent plus (telles que les figures 2.6 A-C),
- des “oscillateurs” qui reviennent à leur forme originelle après un certain nombre de pas de temps (par exemple le “clignotant” de la figure 2.6 D)
- des “vaisseaux spatiaux”, à savoir des oscillateurs qui se déplacent au cours de leur cycle (comme le “planeur” de la figure 2.6 E).

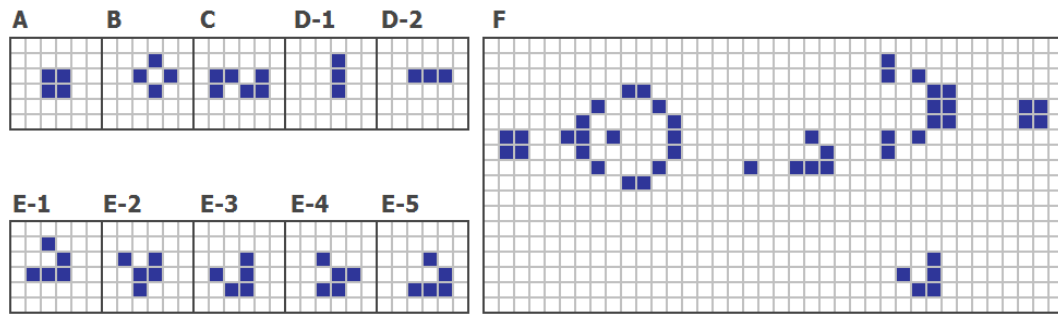


FIG. 2.6 – Quelques structures du jeu de la vie

A part ces formes principales, il existe de nombreuses autres configurations plus complexes qui méritent attention. A titre d'exemple, les “canons à planeurs” émettent un planeur à un rythme régulier. Plus étonnant encore, la “locomotive à vapeur” de la figure 2.7 se déplace dans l’automate en laissant une traînée de cellules vivantes sur son chemin. La découverte de telles structures peut paraître ludique et sembler avoir peu d’intérêt scientifique, pourtant le jeu de la vie est bien plus qu’un jeu. Il s’agit d’un modèle déterministe aux processus émergents nombreux et variés. Il a été montré que le jeu de la vie est universel, c’est-à-dire capable de reproduire le comportement d’une machine universelle de Turing [Berlekamp et al., 1982]. Une configuration qui peut être étendue à une machine universelle de Turing a même été implémenté au sein de l’automate [Rendell, 2002].

2.2.2 Biomorphs

Dans le but de démontrer l’efficacité de la sélection cumulative de l’évolution, le biologiste Richard Dawkins conçut un algorithme qui, partant d’un minimum de règles, génère une grande diversité de formes biomimétiques à l’écran [Dawkins, 1986]. A l’image de la biologie, l’algorithme intègre des génomes numériques qui spécifient la construction de formes dans un processus de morphogenèse. Ces formes sont baptisées “biomorphs” en référence aux peintures surréalistes de l’artiste Des-

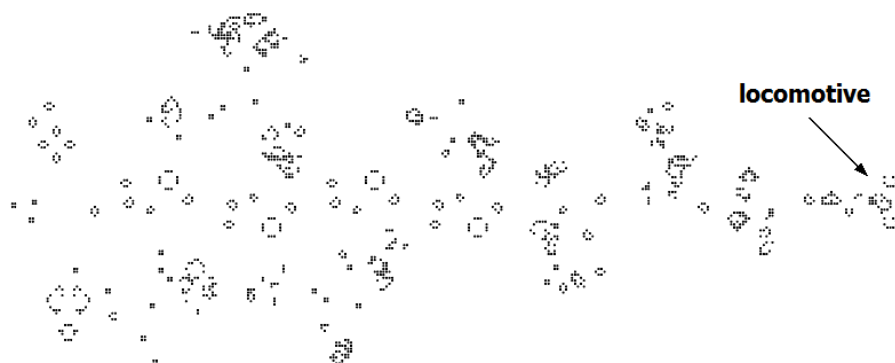
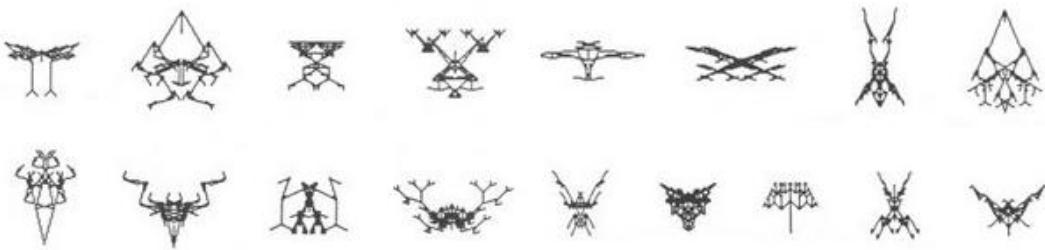


FIG. 2.7 – Locomotive à vapeur

FIG. 2.8 – *Biomorphs*

mond Morris. Inspiré par l’embryologie naturelle, Dawkins opta pour l’utilisation d’un algorithme récursif.

Dans sa version originelle, un biomorph est constitué d’un ensemble de neuf gènes dont chacun est un nombre entier. Les huit premiers gènes codent la direction et la longueur d’un embranchement, alors que le neuvième code la profondeur de la récursion. A travers un processus évolutif de mutations aléatoires et de sélection par un utilisateur, des créatures d’inspiration biologique ainsi qu’une variété d’autres objets émergent de leur description génotypique. La figure 2.8 affiche un panel de structures possibles. Le degré de cette émergence (ou la “surprise”, pour utiliser le terme opportun mentionné plus haut) est tout à fait remarquable. Dawkins était lui-même étonné de voir apparaître des formes si différentes de celles qu’il avait initialement prévues.

“Nothing in my biologist’s intuition, nothing in my 20 years’ experience of programming computers, and nothing in my wildest dreams, prepared me for what actually emerged on the screen. (...) I distinctly heard the triumphal opening chords of Also sprach Zarathustra (the ’2001 theme’) in my mind. I couldn’t eat, and that night ’my’ insects swarmed behind my eyelids as I tried to sleep.” [Dawkins, 1986]

Les biomorphs étaient dans un premier temps conçus à base d’une symétrie gauche-droite imposée. Dawkins enrichit ensuite le modèle par des gènes contrôlant l’activation d’une symétrie horizontale et verticale, ainsi que par plusieurs gènes qui décrivent des mécanismes de segmentation. Contrairement aux mutations à l’intérieur du système génétique, un tel ajout correspondrait en biologie à une modification du système lui-même telle qu’une augmentation du nombre de chromosomes. La ressemblance indéniable des biomorphs aux organismes biologiques permet de conclure que les concepts de récursivité et de symétrie sont des ingrédients essentiels de la morphogenèse naturelle.

2.2.3 Fractales

Le terme “fractale” vient du mot latin *fractus* qui signifie brisé. Il désigne des formes infiniment imbriquées qui se répètent à différentes échelles. La génération de fractales emploie typiquement des algorithmes récursifs qui permettent à une ou plusieurs fonctions de s’appeler elles-mêmes. Diverses figures fractales avaient été inventées et étudiées par des mathématiciens depuis la fin du 19^{ème} siècle, mais ces

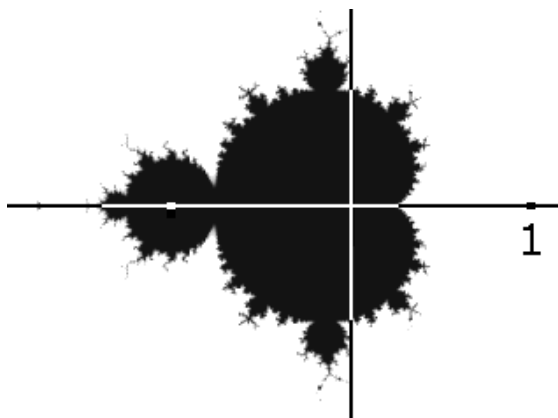


FIG. 2.9 – Fractale de Mandelbrot

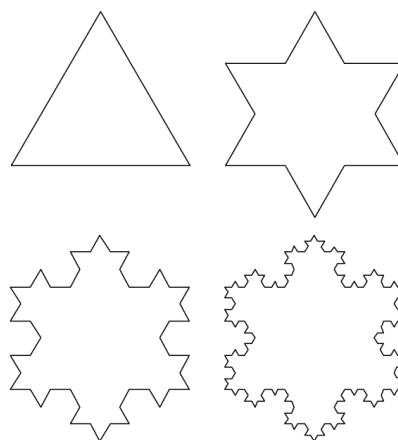


FIG. 2.10 – Flocon de Koch

travaux étaient d’abord restés sans lien entre eux. Une théorie unifiante ne se mit en place que dans les années 80 quand le mathématicien Benoît Mandelbrot fut le premier à analyser théoriquement les lois générales des formes autosimilaires dans le but de décrire la géométrie de la nature dont les formes irrégulières échappent à la géométrie classique :

“Clouds are not spheres, mountains are not cones, coastlines are not circles, and bark is not smooth, nor does lightning travel in a straight line.” [Mandelbrot, 1982]

L’ensemble de Mandelbrot

La célèbre fractale de Mandelbrot est la visualisation d’un certain sous-ensemble des nombres complexes. Il contient tous les points $c \in \mathbb{C}$ dont la transformation récursive

$$z_{n+1} = z_n^2 + c, z_0 = 0 \quad (2.2)$$

n’est pas une suite divergente. Cette récursion peut être considérée comme la migration d’un point initial c sur le plan complexe. Si les itérations tendent vers l’infini, et ceci est vrai dès que $|z_n| > 2$ pour un n , le point c est déclaré hors de l’ensemble de Mandelbrot. Pour les points faisant partie de l’ensemble, le calcul n’arrive jamais à terme et est en pratique arrêté au bout d’un certain nombre d’itérations. La figure 2.9 indique en noir tous les points qui appartiennent à l’ensemble de Mandelbrot. Elle possède la caractéristique d’autosimilarité, c’est-à-dire la structure se reproduit d’une façon similaire à toutes les échelles d’observation. Grâce à des algorithmes semblables, il est possible de faire émerger une infinité d’images surprenantes et d’une grande beauté [Mandelbrot, 2004].

L-systèmes

En 1968, Aristid Lindenmayer proposa un modèle de développement par un ensemble de règles de réécriture [Lindenmayer, 1968]. Le formalisme se base sur le

concept de grammaires formelles [Chomsky, 1957], mais les productions sont appliquées en parallèle au lieu de séquentiellement. Cette différence reflète la motivation biologique des L-systèmes qui est de décrire la morphogenèse comme un processus émergent du fonctionnement parallèle des unités qui constituent un organisme. A l'image des grammaires formelles, un L-système élémentaire est composé d'un triplet (A, ω, P) :

- A , un alphabet, c'est-à-dire un ensemble fini de symboles,
- ω , un axiome qui désigne le mot initial,
- P , un ensemble de règles de production définissant les transformations, décrites par "symbole prédécesseur \rightarrow symboles successeurs".

En partant de l'axiome, chaque dérivation consiste à remplacer, de manière parallèle, tous les caractères auxquels une règle de production est associée. Dans l'exemple

- $A = \{F, +, -\}$,
- $\omega = F ++F ++F$ et
- $P = F \rightarrow F - F ++F - F$

les premières itérations génèrent les chaînes

1. $F ++F ++F$
2. $F - F ++F - F ++F - F ++F - F ++F - F ++F - F$
3. $F - F ++F - F - F - F ++F - F ++F - F ++F - F - F - F ++F - F +$
 $+F - F ++F - F - F - F ++F - F ++F - F ++F - F - F - F ++F - F +$
 $+F - F ++F - F - F - F ++F - F ++F - F ++F - F - F - F ++F - F$
4. ...

Afin d'obtenir des formes géométriques, les mots obtenus par dérivation peuvent être vus comme une suite de commandes qui spécifient le dessin d'une figure. Pour cela, chaque symbole possède une interprétation graphique en terme de tracé, orientation et déplacement. Cette interprétation s'appelle la "géométrie de la tortue", en imaginant une tortue virtuelle qui se déplace dans un plan et laisse une trace derrière elle [Prusinkiewicz, 1986]. Supposons la spécification

- F : tracer un segment et avancer d'une unité,
- $+$: tourner à gauche de l'angle $\delta = 60^\circ$,
- $-$: tourner à droite de l'angle $\delta = 60^\circ$.

L'interprétation graphique de ce L-système correspond à la génération d'une forme fractale selon l'algorithme suivant. Partant d'un rectangle équilatéral, le tiers central sur chaque côté est remplacé par un nouveau triangle équilatéral (figure 2.10). En répétant ce processus une infinité de fois, on obtient le célèbre flocon de Koch, l'une des premières courbes fractales à avoir été décrite [von Koch, 1905].

L'ajout de deux caractères spéciaux permet de définir des L-systèmes qui créent des structures arborescentes. A l'aide d'une pile d'états de la tortue, des parenthèses sont utilisées pour indiquer le début et la fin de nouvelles branches provenant de la

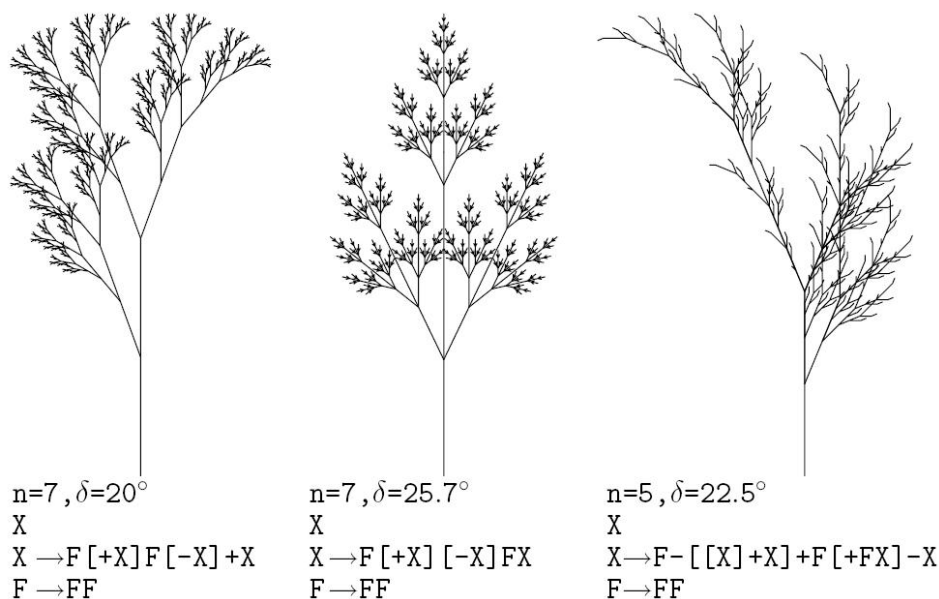


FIG. 2.11 – *L*-systèmes [Prusinkiewicz and Lindenmayer, 1990]

lignée principale. L'interprétation des parenthèses correspond donc aux commandes suivantes :

- [: empiler l'état courant de la tortue,
-] : dépiler l'état courant de la tortue.

La figure 2.11 montre trois exemples de formes obtenues après n pas d'itération d'un *L*-système parenthésé donné. Comme ces images le suggèrent, les capacités génératrices de ce formalisme sont particulièrement appropriées pour la simulation de la morphogenèse des végétaux. Ainsi, nous allons revenir à une présentation approfondie des *L*-systèmes dans le chapitre 3 lors de l'introduction des techniques de modélisation des plantes.

2.2.4 Systèmes multi-agents

Le concept d'émergence ne s'applique pas uniquement à la génération de formes ou de motifs, mais également au comportement d'un groupe d'individus. C'est-à-dire que les interactions d'un ensemble d'individus, ne possédant qu'un jeu de règles comportementales simples et des informations locales de leur environnement, peuvent aboutir à une configuration globale qui atteint une performance de niveau supérieur. Dans la nature, ce genre d'"intelligence répartie" se trouve principalement chez les insectes sociaux et les animaux qui se déplacent en formation. Les colonies de fourmis, de termites ou d'abeilles réalisent des constructions collectives sans que leurs membres aient une vision intégrante de l'architecture. Maintes espèces de poisson se déplacent en bancs, et certains oiseaux volent en formation, agissant ensemble d'un mouvement synchronisé, alors que chaque individu n'a qu'une perception locale de son environnement. Le domaine de la vie artificielle et celui de l'intelligence

artificielle s’inspirent de ces observations et reproduisent l’émergence comportementale dans des systèmes où s’organisent un ensemble d’entités informatiques appelées “agents”. Etant donné la relative jeunesse du domaine, il n’existe pas encore un consensus sur la définition d’un agent. Jacques Ferber [Ferber, 1995] proposa une synthèse de diverses définitions existantes. Ainsi, un agent est “une entité physique ou virtuelle

- qui est capable d’agir dans un environnement,
- qui peut communiquer directement avec d’autres agents,
- qui est mue par un ensemble de tendances (sous la forme d’objectifs individuels ou d’une fonction de satisfaction, voire de survie, qu’elle cherche à optimiser),
- qui possède des ressources propres,
- qui est capable de percevoir (mais de manière limitée) son environnement,
- qui ne dispose que d’une représentation partielle de son environnement (et éventuellement aucune),
- qui possède des compétences et offre des services,
- qui peut éventuellement se reproduire,
- dont le comportement tend à satisfaire ses objectifs, en tenant compte des ressources et des compétences dont elle dispose et en fonction de sa perception, de ses représentations et des communications qu’elle reçoit.”

Un système multi-agents est “un ensemble organisé d’agents” [Briot and Demazeau, 2001]. Les agents interagissent typiquement dans un environnement contenant des objets passifs complémentaires à manipuler, comme par exemple des ressources ou des données. Cette approche possède des applications dans une multitude de domaines scientifiques, et notamment dans la simulation individu-centrée en écologie [Grimm and Railsback, 2005].

Les agents “cognitifs”, issus du domaine de l’intelligence artificielle, possèdent une représentation de leur environnement, détiennent de propres intentions et potentiellement la capacité à apprendre au fil du temps grâce à une mémoire, exhibant ainsi un comportement individuel complexe auquel s’ajoute un comportement social. En revanche, les agents “réactifs” d’autant plus mis en oeuvre dans la vie artificielle, ont un comportement individuel simple du type stimulus-réponse, c’est-à-dire que leurs actions sont liées de façon réflexe à leur perception. Ce type d’agent peut être doté d’un potentiel d’apprentissage pour trouver la meilleure réponse immédiate à chaque stimulus [Sutton and Barto, 1998], ou s’adapter à long terme via une mémoire génétique et un processus d’évolution qui assure la survie et la reproduction des meilleurs individus. A titre d’exemple, nous évoquerons deux représentants d’agents réactifs ainsi que leur comportement émergent.

Les boïds

Les boïds se trouvent parmi les créatures les plus célèbres de la vie artificielle. Inventés au milieu des années 80 par Craig Reynolds [Reynolds, 1987], ces agents volants naviguent grâce à une perception locale de l’environnement et obéissent à trois règles simples modélisant l’attraction et la répulsion de chacun des individus (figure 2.12) :

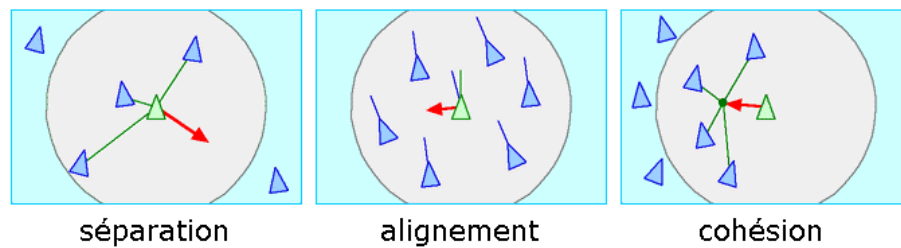


FIG. 2.12 – Les règles des boids [Reynolds, 2008]

- *Séparation* : éviter des collisions en maintenant une distance minimale avec les objets présents dans l’environnement, ainsi qu’avec les autres boids,
- *Alignement* : adapter la vitesse et direction aux boids situés dans le voisinage,
- *Cohésion* : rester près de ses voisins, c’est-à-dire se déplacer vers le centre perçu de la masse des boids présents dans le voisinage.

En dépit de leur simplicité, ces lois suffisent à engendrer une organisation complexe de l’ensemble des boids et à reproduire un comportement d’essaim d’un grand réalisme. Les résultats sont si convaincants que des méthodes similaires ont été utilisées pour animer des sociétés d’animaux au cinéma [Rennard, 2002].

Les algorithmes de colonies de fourmis

L’histoire de l’intelligence en essaim remonte aux études de Jean-Louis Deneubourg et son équipe [Deneubourg et al., 1983, Deneubourg and Goss, 1989] portant sur des comportements collectifs observés chez certains insectes sociaux. Dans une colonie de fourmis, les individus communiquent indirectement via des modifications de leur environnement, en déposant des signaux chimiques volatiles appelés “phéromones” qui représentent la trace de leur expérience collective. Les fourmis utilisent un certain type de phéromone pour marquer des pistes à suivre, par exemple entre leur fourmilière et un site de nourriture. Une colonie est ainsi capable de déterminer le plus court chemin vers une source à exploiter sans que les individus aient une vision globale de l’environnement. La figure 2.13 indique en trois étapes l’explication de ce phénomène.

1. La première fourmi découvre la nourriture F via un chemin quelconque puis revient au nid N en laissant derrière elle une piste de phéromone.
2. Les fourmis empruntent tous les chemins possibles, mais celles qui retournent le plus vite au nid ont suivi un trajet plus court les autres. Ce trajet, marqué par la phéromone, attire donc plus vite plus de fourmis qu’un trajet long.
3. La grande majorité de fourmis finit par utiliser le chemin le plus court, et les phéromones sur les autres chemins se perdent.

En s’inspirant de ces observations, Marco Dorigo a proposé la méthode d’optimisation par colonies de fourmis (*Ant Colony Optimization*) [Dorigo et al., 1996, Dorigo and Stützle, 2004]. Elle forme une classe d’algorithmes pour des problèmes d’optimisation qui portent sur la recherche du plus court chemin dans un graphe,

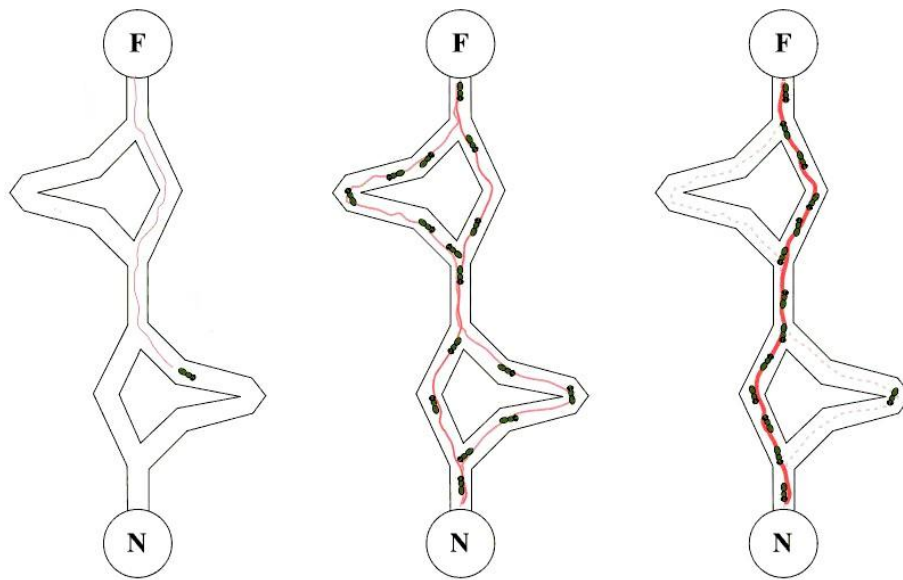


FIG. 2.13 – Principe des algorithmes de colonies de fourmis

tels dans le cas classique du voyageur de commerce [Dorigo and Gambardella, 1997]. L’avantage majeur de cette approche par rapport à d’autres heuristiques consiste en une capacité d’adaptation lorsque le graphe change dynamiquement. En effet, l’algorithme peut continuer à s’exécuter et réagir aux modifications en temps réel, ce qui est particulièrement approprié pour des optimisations de routage sur réseau [DiCaro and Dorigo, 1998].

2.3 Adaptation et évolution

En 1859, Charles Darwin publia sa théorie du mécanisme responsable pour l’évolution des espèces : la sélection naturelle [Darwin, 1859]. Cette hypothèse se base sur les deux prémisses suivantes :

- *Variation* : Les individus d’une espèce manifestent des variations qui sont héréditaires, c’est-à-dire transmises à la descendance.
- *Multiplication* : Les individus d’une espèce produisent plus de descendants que ne peuvent survivre car les ressources du milieu sont limitées.

La compétition pour les ressources conduit ainsi à une sélection des individus car seuls les plus aptes survivent et se reproduisent dans le milieu donné. Darwin appela cette dynamique “la lutte pour l’existence” (*struggle for existence*). Grâce à l’hérédité des traits, des caractéristiques avantageuses pour persister dans l’environnement finissent donc par prévaloir dans l’espèce.

Une grande difficulté pour Darwin consistait à fournir une explication de l’origine des variations et la façon dont elles sont transmises aux générations. Seulement quelques années plus tard, en 1866, le moine augustin Gregor Mendel, étudiant la formation des hybrides, observait la transmission des caractéristiques morpholo-

giques de pois à travers plusieurs générations. Il formula les principes d’une théorie d’hérédité par transmission d’unités élémentaires que nous appelons gènes aujourd’hui [Mendel, 1866]. Pourtant, ces travaux tombèrent dans l’oubli, et ce n’est qu’au début du siècle dernier qu’ils furent redécouverts et reconnus comme les bases de la génétique moderne.

Au milieu du siècle dernier, la convergence de la biochimie et de la génétique aboutit à la “théorie synthétique de l’évolution” [Mayr, 1942]. Elle trouva son apothéose quand James Watson et Francis Crick déchiffrèrent la structure en double hélice de l’ADN [Watson and Crick, 1953], ce qui permit de décrire les principes de l’évolution par mutation et sélection au niveau moléculaire. La théorie synthétique de l’évolution marque aussi le point de départ du développement d’algorithmes informatiques qui s’inspirent de l’évolution naturelle en adoptant des concepts biologiques tels que population, individu, chromosome, gène, croisement et mutation.

2.3.1 Algorithmes évolutionnaires

Le domaine de l’évolution artificielle cherche à développer des méthodes d’optimisation basées sur les mécanismes de l’évolution naturelle. Pour un problème donné, une population de solutions potentielles “évolue” au fil des générations vers une solution appropriée. L’avantage crucial de cette approche par rapport aux algorithmes d’optimisation plus traditionnels consiste en ce qu’elle permet de chercher une solution sans faire appel à une quelconque expression analytique du problème donné. Historiquement, quatre écoles majeures sont distinguées. Leurs différences portent essentiellement sur la représentation de l’information génétique, et aussi sur les opérateurs de reproduction et les procédures de sélection.

- *Les algorithmes génétiques*, initialement développés par John Holland [Holland, 1975] et largement propagés par David Goldberg [Goldberg, 1989], codent les informations génétiques sous la forme d’une chaîne binaire à taille fixe.
- *Les stratégies d’évolution*, conçues par Ingo Rechenberg et Hans-Paul Schwefel [Rechenberg, 1973, Schwefel, 1975] s’adressent aux problèmes d’optimisation continus par un ensemble de vecteurs de variables réelles.
- *La programmation évolutionnaire* de Lawrence Fogel et ses co-auteurs [Fogel et al., 1966] consiste à faire évoluer des automates à états finis par une suite de sélections et de mutations.
- *La programmation génétique*, proposée par John Koza, fait évoluer des programmes informatiques par une représentation en arbres d’expressions logiques dans lesquels les feuilles sont des constantes ou des variables et les noeuds sont des fonctions ou des instructions [Koza, 1992].

Au fil des années, ces approches se sont de plus en plus enrichies et mélangées, et de nos jours, leurs différences sont devenues si insignifiantes qu’il est discutable de maintenir une distinction entre ces variantes. David Fogel constate que

“It is no longer possible to identify a particular effort in evolutionary computation as a genetic algorithm, an evolution strategy, or an evolutionary program, simply by examining the representation chosen, the

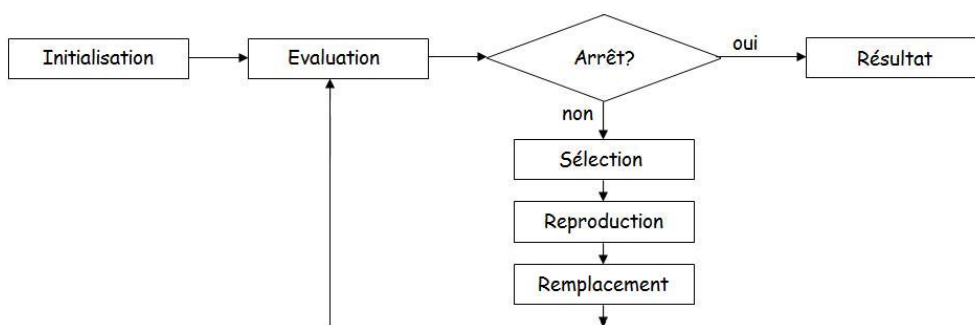


FIG. 2.14 – La boucle générationnelle

selection method, the use of self-adaptation, re-combination or any other factor. In fact, the practical utility of each of these terms has evolved to be essentially useless : Little or no information is conveyed by identifying a particular effort as a genetic algorithm, evolution strategy or evolutionary program.” [Fogel, 2000]

Ainsi, l’ensemble des travaux est aujourd’hui regroupé sous le nom d’“algorithmes évolutionnaires” (*evolutionary computation*).

Vu les origines historiques du domaine, il est ostensible que le choix du codage du problème est d’une importance fondamentale dans la conception d’un algorithme évolutionnaire. En milieu naturel, l’information génétique en forme d’ADN, le “génotype”, contrôle le développement d’un “phénotype” qui est son expression dans l’environnement. Par analogie, cette distinction existe également en évolution artificielle. Ici, le codage du génotype dans l’espace de recherche est interprété dans l’espace des solutions au problème. A titre d’exemple, en sous-section 2.2.2 les génotypes composés de neuf nombres entiers sont traduits en structures biomorphs. Dans certains cas d’application qui ne nécessitent pas de processus complexe de morphogénèse, les deux espaces sont identiques.

L’efficacité de l’algorithme dépend grandement du choix de ce codage car il doit limiter l’espace de recherche tout en fournissant des solutions satisfaisantes au problème. Une fois que le choix du codage est fait, les algorithmes évolutionnaires consistent à itérer une boucle générationnelle dont les caractéristiques principales sont présentées dans la section suivante.

2.3.2 La boucle générationnelle

La figure 2.14 indique le schéma classique du fonctionnement d’un algorithme évolutionnaire. Ce processus comprend plusieurs étapes avec un certain nombre d’éléments clés qui affectent la performance du système.

Initialisation

Tout d’abord, il est nécessaire de définir la taille de la population par génération. Elle ne doit pas être trop élevée pour des raisons de temps de calcul, ni trop faible pour que l’algorithme soit capable de trouver une solution convenable. Il

est également possible de varier la taille de la population en fonction de l'état de l'algorithme, en vue d'optimiser dynamiquement le compromis entre complexité et performance.

La composition de la population initiale risque de rendre plus ou moins rapide la convergence vers l'optimum global. Il est généralement d'usage d'adopter des stratégies stochastiques qui génèrent une population initiale d'individus non homogène couvrant une grande partie de l'espace génotypique. Une alternative consiste à recourir à des résultats antérieurs afin de partir sur une base plus judicieuse qu'une initialisation purement aléatoire. Des problèmes complexes peuvent être abordés de manière graduelle, c'est-à-dire partant d'une population de solutions capables de résoudre des problèmes similaires mais plus simples [Harvey et al., 1994]. Cette approche peut permettre d'accélérer la vitesse de convergence, mais elle a l'inconvénient d'introduire des biais potentiels qui entravent la découverte d'une solution optimale.

Evaluation

Chaque génotype apporte une solution potentielle au problème à résoudre. Cependant, ces solutions ne sont pas toutes de la même pertinence. Ainsi, une fonction d'évaluation mesure la performance des phénotypes afin de déterminer les individus qui sont actuellement les plus appropriés ou bien, pour rester dans la métaphore biologique, les plus adaptés. Dans la majorité des cas, il s'agit d'une valeur réelle appelée le "degré d'adaptation" (*fitness*). De toute évidence, cette fonction est propre au problème traité.

Test d'arrêt

Après la phase d'évaluation, il est à décider si les solutions sont suffisamment satisfaisantes pour quitter la boucle générationnelle. Quand un individu atteint la fitness maximale, il n'est pas nécessaire de poursuivre l'algorithme. Par contre, si une fitness maximale est inexistante ou inconnue, ou si l'algorithme risque de ne pas trouver de solution optimale en un temps raisonnable, d'autres conditions d'arrêt sont à spécifier. Différentes approches sont envisageables. Notamment, la boucle peut être quittée après

- un certain temps limité, ce qui peut être requis dans des applications qui demandent une solution en temps réel,
- un certain nombre d'itérations, ce qui permet entre autres de réaliser des séries d'expériences du même nombre de générations pour analyser des grandeurs statistiques,
- un certain nombre d'itérations durant lesquelles l'évolution stagne, c'est-à-dire la fitness de la meilleure solution n'augmente plus, ce qui permet de supposer que la population a atteint un maximum local de fitness,
- l'arrivée des solutions à un niveau de performance satisfaisant, c'est-à-dire leur fitness atteint un certain seuil.

Dans la pratique, une combinaison des critères énumérés est souvent utilisée. Les conditions d'arrêt appropriées dépendent largement du contexte de l'algorithme et demandent des choix aussi indispensables que les autres étapes de l'algorithme.

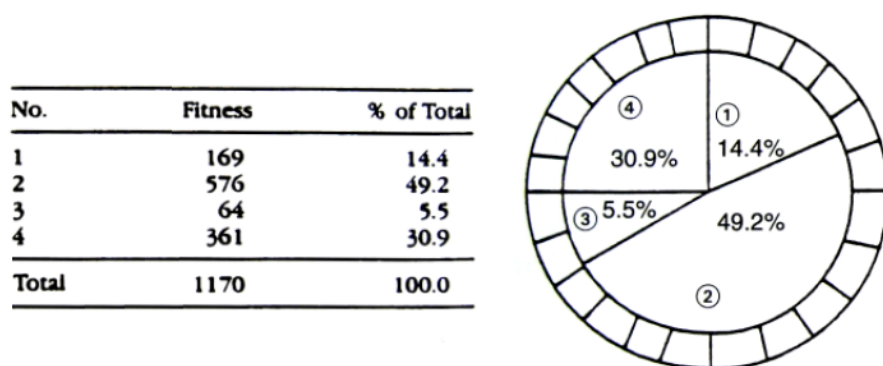


FIG. 2.15 – Sélection proportionnelle par roulette [Fogel, 2000]

Sélection

En biologie, le degré d'adaptation détermine la capacité de chaque individu à persister dans la population ainsi que sa propension à la reproduction. A l'image de la sélection naturelle, les solutions les plus performantes sont favorisées dans la transmission de leurs gènes à la génération suivante. Il existe de nombreuses techniques de sélection. Elles présentent différentes approches pour traiter le dilemme entre l'exploration de l'espace de recherche par diversité génétique et l'exploitation des meilleurs individus par pression sélective. Une trop forte pression sélective provoque la convergence prématurée dans un ou des optima locaux puisqu'elle tend à concentrer la recherche sur les meilleurs individus. En revanche, une pression sélective trop faible mène à une marche aléatoire des solutions et rend l'algorithme inefficace. Les méthodes principales sont :

- la *sélection par rang* [Whitley, 1989] qui consiste à ordonner les individus dans un ordre décroissant de leur fitness et à leur associer une probabilité de sélection dépendant uniquement de leur rang.
- la *sélection à la roulette* [Goldberg, 1989] qui associe la probabilité d'être retenu de manière proportionnelle à l'adaptation au problème. Si f_i est la fitness de l'individu i dans une population de la taille N , la probabilité d'être sélectionné est :

$$\frac{f_i}{\sum_{k=1}^N f_k} \quad (2.3)$$

Cette méthode correspond au principe d'une roue de la fortune pondérée où chaque individu est représenté par une portion proportionnelle à son adaptation. Figure 2.15 montre un exemple de quatre génotypes et les probabilités de sélection en fonction de leur fitness. Contrairement à la sélection par rang, les moins bonnes solutions ont également une chance d'être retenues. Cependant, si la population contient une solution particulièrement performante par rapport au reste de la population, ce super-individu occupera une grande partie de la surface de la roulette. Dans un tirage avec remise, il sera répliqué

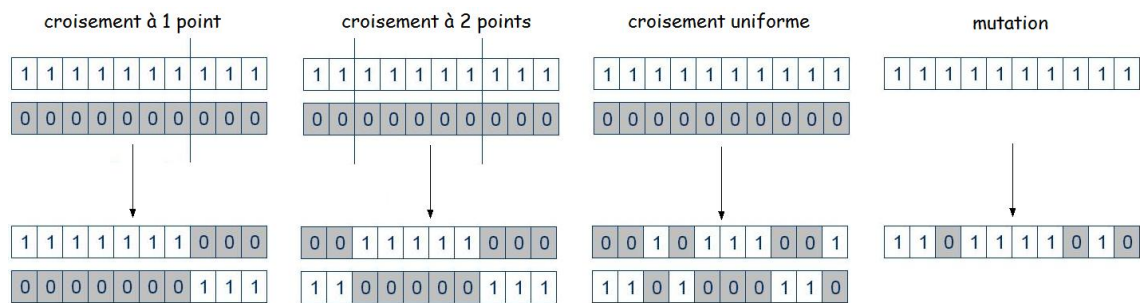


FIG. 2.16 – Croisement et mutation dans un algorithme génétique

majoritairement et diminuera la diversité génétique. En revanche, si les degrés d'adaptation sont trop uniformes, la sélection s'apparente alors à un tirage au sort aléatoire.

- la *sélection à la roulette avec reste stochastique* [Baker, 1987] qui est similaire à l'approche précédente, mais cette fois les individus sélectionnés sont désignés par un ensemble de points équidistants sur la roulette. De cette manière, la variance de la sélection est diminuée.
- la *sélection par tournoi* [Goldberg and Deb, 1991] qui utilise la sélection par roulette sur des paires ou des groupes d'individus. Un tournoi consiste à prendre aléatoirement un sous-ensemble d'individus et à en déterminer le meilleur. Le gagnant est retenu pour la création de la génération suivante. Cette méthode se rapproche de la compétition en milieu naturel car il considère les performances relatives des individus en les comparant entre eux. Il est possible d'augmenter la pression sélective en augmentant le nombre des individus par tournoi.

Reproduction

La reproduction est effectuée par le biais d'opérateurs de croisement et de mutation. De manière générale, l'opérateur de croisement recombine le matériel génétique existant des individus. Bien que l'inspiration soit toujours le milieu biologique, il existe moins de contraintes par rapport aux êtres vivants. En effet, un croisement peut avoir lieu entre un nombre illimité d'individus. L'opérateur de mutation introduit des valeurs nouvelles et aléatoires et permet de maintenir de la diversité dans la population.

Ces deux opérateurs sont appliqués avec des probabilités à définir judicieusement. Si elles sont trop faibles, l'algorithme est lent et peu efficace. En revanche, dans le cas de probabilités trop élevées, les opérateurs risquent de détruire trop de matériel génétique performant, ce qui se traduit par une recherche aléatoire sans progrès. À l'instar des étapes précédentes de l'algorithme, différents croisements et mutations peuvent être conçus. La figure 2.16 montre les opérateurs les plus utilisés dans les algorithmes génétiques classiques qui représentent les génotypes sous forme de chaîne binaire :

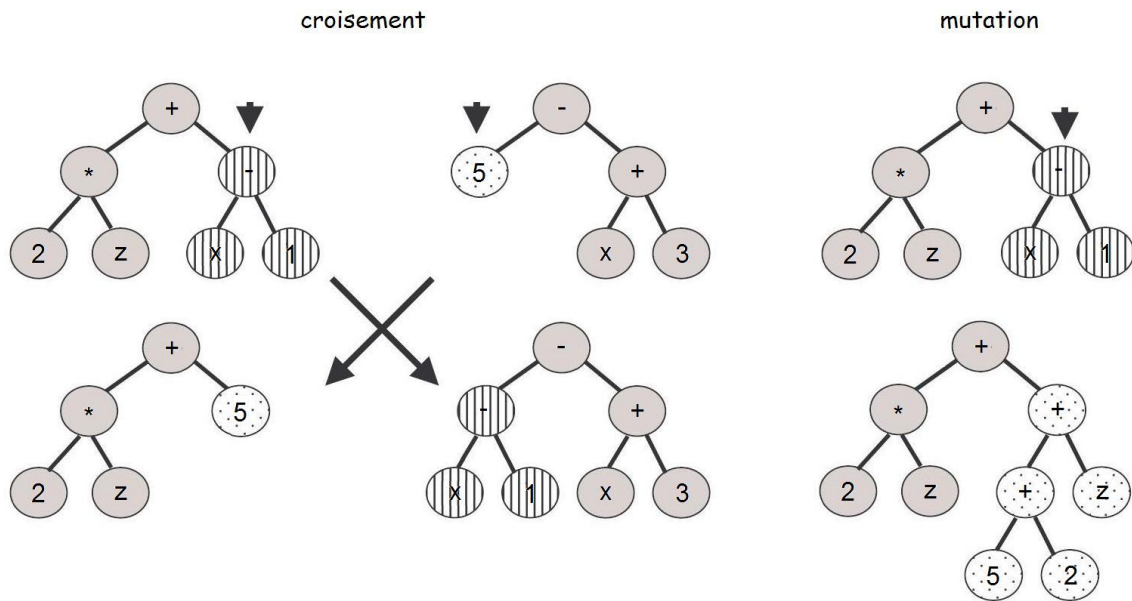


FIG. 2.17 – Croisement et mutation de la programmation génétique

- *le croisement à un point* [Holland, 1962] qui choisit un point aléatoirement le long des deux chaînes, puis remplace la fin du premier individu par celle du deuxième et inversement.
- *le croisement à deux points* [Spears and Jong, 1991] qui est identique au précédent à l'exception que les génotypes sont séparés en deux points.
- *le croisement uniforme* [Syswerda, 1989] qui échange les bits à chaque position indépendamment avec une probabilité de 0.5. Cette méthode peut être vue comme un croisement multi-point dont le nombre et la position des points sont déterminés aléatoirement.
- *la mutation bit flip* [Goldberg, 1989] qui inverse chaque bit de la chaîne avec une certaine probabilité.

Dans le cas des structures arborescentes de la programmation génétique, le croisement dit “standard” consiste à déterminer aléatoirement un noeud sur chacun des deux parents, puis à intervertir les sous-arbres enracinés au niveau de ces noeuds [Koza, 1992]. Au fil du temps, une variété de croisements complémentaires a été développée [Angeline and Kinnear, Jr., 1996]. Lors d'une mutation, le sous-arbre enraciné au niveau du noeud affecté est typiquement remplacé par un arbre créé de façon aléatoire (figure 2.17).

Remplacement

Quand les individus sélectionnés sont reproduits, une nouvelle population est mise en place. Ici, il est nécessaire de décider de la survie des solutions existantes et comment choisir les nouveaux individus qui feront partie de la population. D'une manière générale, deux méthodes principales de remplacement sont distinguées :

- *Remplacement générationnel* : La nouvelle population est entièrement formée à chaque génération. Certains individus enfants peuvent être une copie exacte des parents qui n'ont pas été perturbés par les opérateurs génétiques de croisement et mutation. Dans les versions dites "élitistes", le ou les meilleurs individus de chaque génération sont recopiés dans la population de la génération suivante, afin d'écartier la possibilité de perdre les solutions d'une pertinence déjà acquise.
- *Remplacement stationnaire (steady-state)* : Dans cette approche, seulement un ou quelques individus sont remplacés à la fois [Ryan, 2000]. Les individus à supprimer de la population sont typiquement les moins performants ou bien les plus âgés.

Les schémas de remplacement des stratégies d'évolution [Beyer and Schwefel, 2002] utilisent une sélection par tirage uniforme, c'est-à-dire sans faire appel à la fitness. A partir d'une population de taille μ , λ enfants sont générés par application des opérateurs génétiques. Dans le schéma (μ, λ) , les meilleurs μ enfants en terme de fitness deviennent les parents de la génération suivante. Dans le schéma $(\mu + \lambda)$, les meilleurs des $\mu + \lambda$ parents plus enfants constituent les parents de la génération suivante. Cette deuxième approche est donc élitiste car les solutions les plus performantes d'une génération ne sont pas perdues.

Comme les valeurs optimales des paramètres impliqués dans les différentes étapes (taille de la population, probabilités des opérateurs génétiques, etc.) sont souvent elles-mêmes inconnues et ne peuvent être améliorées que de façon expérimentale, il a été proposé d'utiliser une architecture de méta-algorithme : le premier pour trouver la solution optimale du problème et le deuxième pour trouver la valeur optimale des paramètres [Bäck, 1992]. Ces deux algorithmes tourneraient alors simultanément, mais de toute évidence le temps de calcul augmenterait en conséquence.

Vu les nombreux choix à effectuer lors de la conception d'un algorithme évolutionnaire, il en ressort qu'il ne s'agit aucunement d'une structure rigide si ce n'est le cheminement de la boucle générationnelle. Par conséquent, les éléments présentés dans ce chapitre doivent plutôt être considérés comme des briques afin d'agencer une heuristique propre au problème traité.

2.4 Plantes virtuelles

Dans le domaine de la vie artificielle, plusieurs recherches portent sur la mise en oeuvre des concepts d'émergence et d'adaptation au contexte du développement des plantes. Ces travaux se fondent sur trois motivations principales. Certains modèles sont destinés à la recherche pluridisciplinaire, dans le but de corroborer des hypothèses en biologie théorique, d'autres permettent d'explorer les dynamiques évolutionnaires de structures informatiques dans un contexte biologique intelligible. Finalement, certains modèles sont conçus pour l'intégration de structures biologiques aux mondes virtuels. Cette section présente quelques projets qui focalisent sur l'un ou l'autre de ces points de vue.

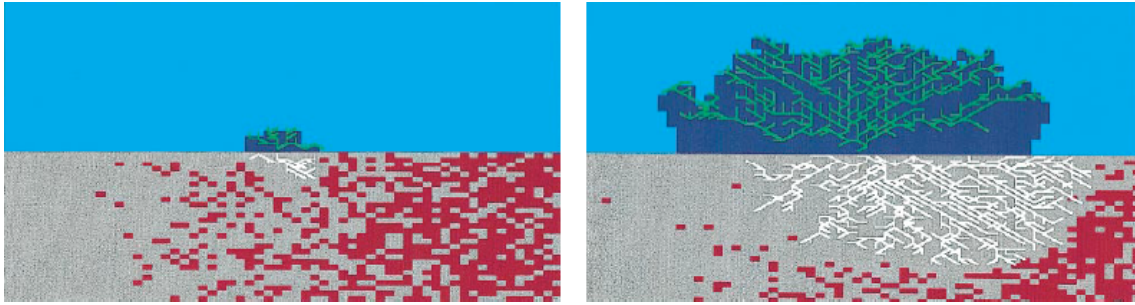


FIG. 2.18 – Croissance vers les ressources [Colasanti and Hunt, 1997]

2.4.1 Recherche en biologie

La première classe de modèles de plantes en vie artificielle met l’accent sur la comparaison des dynamiques qui émergent en simulation avec celles observées chez les plantes naturelles. Dans l’intention de tester la pertinence des hypothèses en biologie végétale, ces modèles sont destinés à reproduire des dynamiques naturelles à des niveaux de comportement individuel, populationnel ou évolutionnaire. Même si les hypothèses biologiques ne peuvent être prouvées par simulation, une telle étude permet néanmoins de les confirmer ou bien, si le résultat informatique ne concorde pas avec les observations naturelles, elle incite à les modifier ou à les rejeter.

Automate cellulaire

Ricardo Colasanti et Roderick Hunt conçurent un automate cellulaire qui simule la croissance de plantes 2D par l’assimilation et l’allocation de ressources aériennes et souterraines [Colasanti and Hunt, 1997, 2001]. Leur finalité était d’explorer à quel point un modèle basé sur l’émergence est capable de reproduire les propriétés fondamentales d’une plante naturelle.

Une plante est considérée comme un organisme auto-assembleur dans lequel l’organisation et le comportement émergent des interactions entre ses éléments constitutifs appelés “modules”. Les modules sont connectés sous forme de deux réseaux arborescents représentant des compartiments aérien et souterrain de la plante. L’environnement est basé sur une grille de cellules dont chacune contient un nombre d’unités de ressources ainsi que potentiellement un module de plante. La ressource aérienne est modélisée en tant qu’“unité lumineuse”, la ressource souterraine en tant qu’“unité minérale”. Un module est capable d’assimiler les ressources de sa cellule qui sont ensuite transportées à travers le réseau de la plante. Une unité de photosynthèse combiné avec une unité minérale permettent la génération d’un nouveau module.

Cette approche reproduit nombre de phénomènes observés chez les plantes naturelles tels qu’une courbe sigmoïde d’augmentation en biomasse et une plasticité en terme de croissance vers les ressources dans des environnements hétérogènes. La figure 2.18 montre le développement d’une plante qui étend ses racines vers les sites fertiles.

Bien que ce modèle n’intègre pas de dynamiques évolutionnaires, il se place

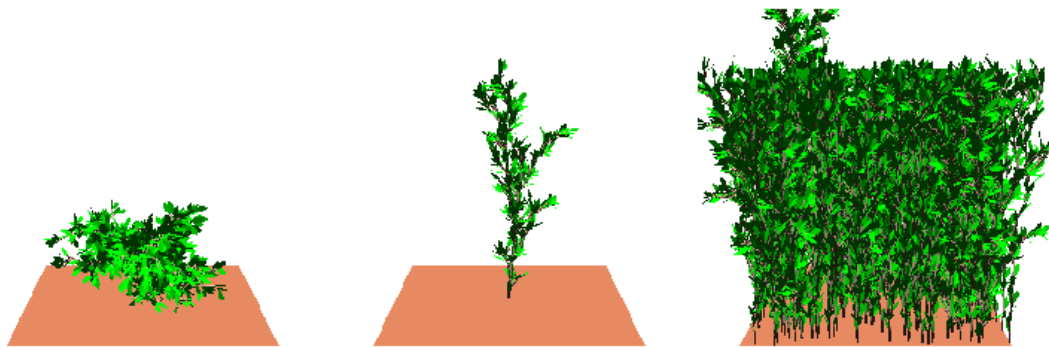


FIG. 2.19 – Morphologies de plantes évoluées en isolation et en compétition [Ebner et al., 2002]

néanmoins dans le cadre de la vie artificielle car il se focalise sur l'émergence de structures végétales à partir d'un jeu de règles de modules élémentaires en interaction. En particulier, l'utilisation de deux ressources environnementales pour la croissance d'une plante se rapproche des processus physiologiques du modèle qui sera proposé dans le chapitre 4.

Coévolution et compétition

Marc Ebner utilisa un modèle de plantes décrites par des L-systèmes dans le but de faire évoluer des structures végétales dans un environnement virtuel [Ebner et al., 2002, Ebner, 2003]. La définition de fitness des plantes est similaire à celle utilisée dans [Toussaint, 2003a] au sens où elle dépend de la capacité à capter de la lumière virtuelle par les feuilles ainsi que de la complexité de la morphologie. Un objectif majeur de ce projet consistait en l'étude de l'effet de compétition sur la morphologie des plantes en les laissant pousser sur un terrain virtuel limité avant l'évaluation de leur fitness. Il a été constaté que, pour accéder à la lumière, les plantes en compétition développent des architectures plus hautes et fines par rapport à celles évoluées en isolation (figure 2.19). Cette observation a été rapprochée du phénomène de la course aux armements, c'est-à-dire qu'en coévolution les espèces sont obligées d'évoluer de manière permanente pour ne pas être dépassées par les organismes avec lesquels elles sont en compétition [Dawkins and Krebs, 1979].

2.4.2 Evolution artificielle

Dans le cadre de l'évolution artificielle, l'un des sujets de recherche est l'exploration des dynamiques évolutives des L-systèmes en tant que codage génétique. L'espace phénotypique est le plus souvent vu comme un espace de formes végétales grâce à leur capacité à générer des structures arborescentes variées, mais d'autres interprétations phénotypiques ont également été utilisées [Hornby and Pollack, 2001a]. Même si la motivation biologique passe au second plan, elle se retrouve néanmoins dans le choix de la fonction de fitness qui reflète certaines contraintes biologiques dans la morphogenèse d'une plante naturelle.

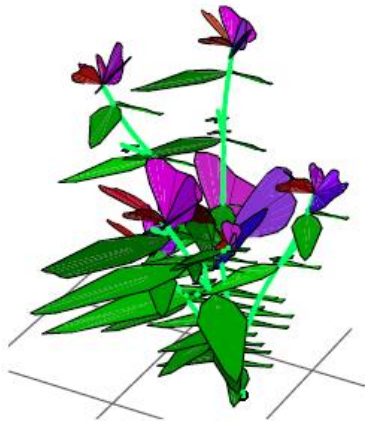


FIG. 2.20 – Plante virtuelle dans [Jacob, 1996a]

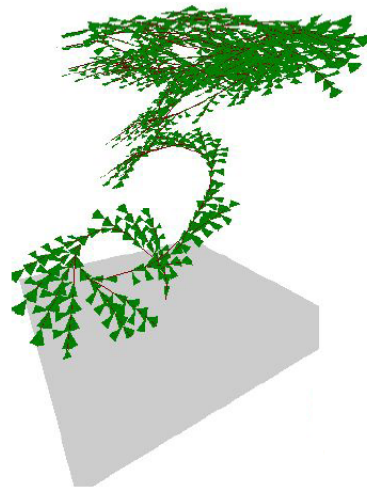


FIG. 2.21 – Plante virtuelle dans [Toussaint, 2003b]

Evolvica

Evolvica, développé par Christian Jacob, est un système qui adapte les méthodes de la programmation génétique classique aux L-systèmes contextuels en utilisant le langage *Mathematica* [Jacob, 1995, 1996a,b]. Ce langage est particulièrement approprié pour la manipulation et la visualisation d’expressions symboliques. En particulier, l’implémentation a permis de mettre en place des algorithmes d’évolution de (k, l) -L-systèmes qui encodent la croissance de plantes virtuelles (figure 2.20). La fitness des plantes est calculée par une fonction qui dépend du volume de l’individu et du nombre de ses fleurs et de ses feuilles, dans l’idée de refléter la capacité à capturer des ressources, à se reproduire et à faire de l’ombre sur des plantes voisines.

Mutations du second type

Les études de Marc Toussaint se concentrent sur l’efficacité d’un L-système évolutionnaire capable d’adapter sa stratégie de recherche par des mutations neutres [Toussaint, 2003a,b]. Ces L-systèmes sont dotés d’opérateurs génétiques particuliers appelés “mutations du second type”. Il s’agit de transitions entre deux représentations génotypiques qui génèrent le même phénotype. Parmi ces mutations figurent notamment l’opérateur M_1 qui extrait des séquences de symboles successeurs vers une nouvelle règle de production, et l’opérateur M_2 qui supprime une règle et remplace le symbole prédécesseur par les symboles successeurs dans la totalité des autres règles. A titre d’exemple, supposant l’alphabet $A = \{a, b, c, d\}$ et l’axiome $\omega = a$, la distance génétique des deux jeux de règles suivantes est une mutation du second type :

$$P1 = a \rightarrow bcbc \quad \begin{array}{c} \xrightarrow{M_1} \\ \xleftarrow{M_2} \end{array} \quad \begin{array}{l} P1 = a \rightarrow dd \\ P2 = d \rightarrow bc \end{array}$$

Les études sur ce système évolutionnaire sont effectuées à l’aide d’une représentation phénotypique sous forme de plantes artificielles (figure 2.21). La fitness d’une



FIG. 2.22 – *Panspermia*
[Sims, 1991]

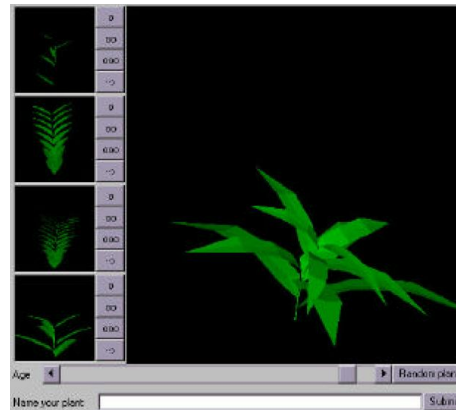


FIG. 2.23 – *Nerve Garden*
[Damer et al., 1998]

plante est fonction de la lumière captée par les feuilles du phénotype moins un coût de complexité qui dépend du nombre et de la masse des éléments composant sa morphologie.

Parmi les résultats de ce système, il a été montré que la neutralité n'est pas un trait redondant. En effet, l'évolution fait varier les représentations génétiques de la population via des mutations neutres, ce qui modifie la variabilité phénotypique et ainsi les chances de découvrir des individus plus performants. Durant les expériences, des innovations importantes en terme de progrès significatif en fitness étaient typiquement accompagnées d'une telle réorganisation.

2.4.3 Mondes virtuels

La troisième classe de modèles de plantes a pour but d'explorer la mise en oeuvre des concepts de la vie artificielle dans les environnements virtuels. En fournissant des géométries et des comportements inspirés de la biologie, ces modèles sont censés inciter à visiter les mondes virtuels, soit en les observant, soit en interagissant sous forme d'avatar. Leurs objectifs majeurs sont de divertir ou bien d'apprendre à l'utilisateur certaines dynamiques du monde réel.

Panspermia

En quête de nouvelles méthodes pour la création de formes esthétiques, l'artiste Karl Sims a été parmi les premiers à employer des algorithmes évolutionnaires interactifs. L'un de ses projets était destiné à l'évolution de structures végétales [Sims, 1991]. Dans *Panspermia*, des morphologies arborescentes basées sur une représentation génétique d'une vingtaine de paramètres émergent par l'application d'un algorithme récursif. A l'instar des biomorphs, le processus de sélection de la boucle générationnelle est effectué par un humain qui inspecte une population de ces plantes imaginaires et choisit selon ses critères esthétiques une partie des individus donnant naissance à une génération suivante. Les phénotypes obtenus sont ensuite sauvegardés pour des manipulations graphiques ultérieures. En effet, certains aspects visuels tels que les textures des branches et des feuilles ne participent pas au processus

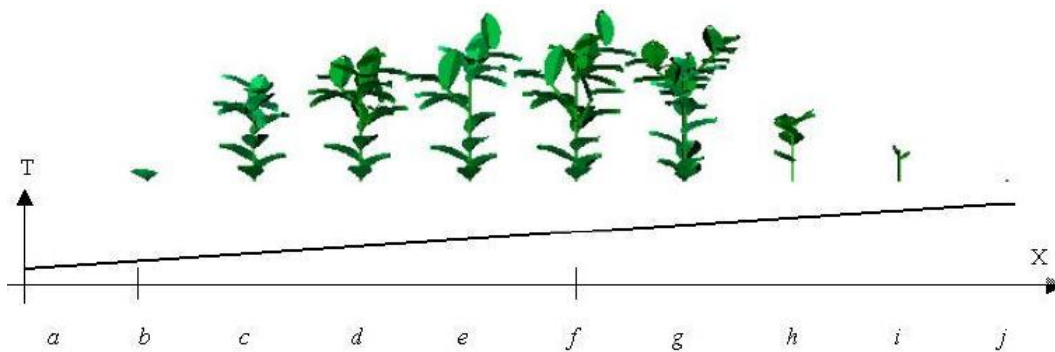


FIG. 2.24 – Croissance en fonction de la température dans *Second Garden* [Steinberg et al., 1999]

évolutionnaire. Une forêt de structures végétales créées à partir de ces méthodes est montrée dans la figure 2.22.

Nerve Garden

Initié par Bruce Damer, Nerve Garden est un monde virtuel multi-utilisateurs accessible au public d’Internet [Damer et al., 1998]. Le but de ce projet est la création d’un terrarium virtuel présentant des propriétés de croissance, de reproduction et de mortalité qui ressemblent à un écosystème simple, afin d’avancer dans la compréhension de la construction de futurs cyber-espaces. Un client Java est mis à disposition pour créer des morphologies de plantes en 3D à partir d’un formalisme L-systèmes (figure 2.23). Les utilisateurs peuvent visionner chaque stade de la croissance de leurs plantes. En outre, ils peuvent appliquer des mutations aléatoires pour introduire des variations dans les règles de production et ainsi générer de nouvelles morphologies. A tout moment, l’utilisateur peut sélectionner un individu et le soumettre dans un monde en ligne composé de plusieurs îles virtuelles.

Second Garden

Second Garden, développé par l’équipe du LIAP5, est destiné à des fins similaires de Nerve Garden. Il constitue également une étape vers la réalisation d’écosystèmes artificiels en ligne en simulant l’évolution de plantes virtuelles décrites par un formalisme L-systèmes [Steinberg et al., 1999, Sikora et al., 2000]. La croissance d’un individu est déterminée par son jeu d’informations génétiques ainsi que trois facteurs environnementaux qui affectent le développement des organes : la lumière, l’humidité et la température du milieu. La particularité de cette approche consiste à considérer une plante comme un système multi-agents. Selon le concept d’agents, les organes d’une plante interagissent d’une part indépendamment avec l’environnement. D’autre part, la croissance globale est un résultat émergent des comportements décrits au niveau des composants de la morphologie. La figure 2.24 montre la sensibilité à l’environnement par un ensemble d’individus qui poussent sous différentes températures. Les plantes du Second Garden ont été intégrées dans le monde virtuel “Second World” développé par Canal+ à la fin des années 90.

2.5 Synthèse

Ce chapitre a permis d'introduire deux principes essentiels de la vie artificielle. Les notions d'émergence et d'adaptation constituent le leitmotiv pour une grande partie des travaux de ce domaine. Plus particulièrement, les travaux de la section 2.4 ont illustré que le concept d'émergence joue un rôle important dans la modélisation de la morphogenèse des plantes. A l'exception de l'automate cellulaire de Colasanti et Hunt, les travaux intègrent un jeu d'informations génétiques encodant les règles de croissance. Suivant le concept d'adaptation, les génotypes sont soumis à un processus d'évolution en fonction de certains critères de sélection.

Les modèles de plantes évoqués offrent un éventail d'études évolutives effectuées d'un point de vue informatique et biologique. Hormis les images de synthèse de Karl Sims, ils sont fondés sur une description génétique à base de L-systèmes. Ce formalisme semble donc approprié pour décrire le développement morphologique dans un modèle évolutif de plantes. Cependant, il faut constater que les modèles exploitent surtout l'aspect visuel et morphologique des végétaux et intègrent peu de facteurs complémentaires qui conditionnent la vie d'une plante naturelle.

D'une part, les interactions entre plante et environnement sont inexistantes ou peu représentées. Bien que certains travaux comme *Second Garden* prennent en considération des variations de l'environnement pour que la croissance des plantes soit en partie influencée par le milieu dans lequel elle est plongée, ces paramètres ne sont que globaux et ne permettent pas de représenter des environnements hétérogènes. De plus, le développement des plantes modifie peu l'environnement au niveau local à défaut d'une modélisation plus détaillée de dynamiques microclimatiques. De ce fait, les possibilités d'interaction entre les plantes sont réduites.

D'autre part, la physiologie d'un végétal, c'est-à-dire les processus d'assimilation, de flux et d'allocation de ressources ne sont généralement pas pris en considération. L'absence de cette dimension empêche la description du phénomène de croissance à partir de processus métaboliques, ce qui rend impossible l'émergence d'un nombre de comportements influencés par la présence ou l'absence de ressources environnementales. Avec un tel degré de simplification au niveau individuel, la pertinence des résultats par rapport aux plantes réelles est limitée.

Quant au processus de reproduction, plusieurs modèles intègrent des unités morphologiques représentant des fleurs, toutefois ces éléments ne sont pas modélisés en tant qu'organes reproducteurs. Les plantes virtuelles ne sont donc pas en mesure d'effectuer un cycle de vie complet. Cette absence de capacité à se multiplier par floraison et maturation de graines rend irréalisables les études évolutives qui nécessitent la propagation d'une population de plantes sur un terrain.

Il est donc nécessaire que les modèles de plantes existant en vie artificielle soient enrichis aux échelles individuelle et populationnelle, afin de pouvoir répondre à la problématique de cette thèse. Les méthodes envisageables pour atteindre cet objectif seront discutées dans le chapitre suivant. Il présentera les techniques de modélisation des plantes développées par la communauté scientifique des biologistes.

Chapitre 3

La modélisation des plantes

*“And now let us contemplate the plant.
In its form it bears the living memory of evolution.”*

Rudolf Steiner

Les plantes constituent une part fondamentale de la vie sur Terre. En effet, des algues marines unicellulaires jusqu’aux arbres des forêts tropicales, les plantes génèrent l’oxygène et la nourriture qui permettent aux autres formes de vie d’exister. Du fait de cette importance, l’étude du monde des plantes touche à une grande variété de champs scientifiques et industriels tels que l’écologie, l’agronomie, la sylviculture ou le paysagisme.

En biologie végétale, tout comme dans la plupart des sciences, la modélisation s’est imposée en tant qu’outil de recherche indispensable. En effet, un modèle, c’est-à-dire une représentation simplifiée de la réalité, permet de décrire les dynamiques de phénomènes naturels à un niveau d’approximation donné. Quant à la modélisation des plantes, il existe un large éventail d’objectifs à des échelles spatiales et temporelles différentes, allant de la prédiction à long terme de la dynamique d’un écosystème jusqu’à la description des processus ayant lieu dans les organes d’une plante individuelle. Un seul modèle étant incapable de couvrir ces multiples besoins, une variété d’approches différentes s’est développée.

Afin de catégoriser ces approches, un schéma triangulaire de la modélisation des plantes a été proposé [Kurth, 1994]. La figure 3.1 indique qu’en haut du triangle se trouvent les modèles agrégés qui manipulent une ou plusieurs variables caractéristiques d’une communauté de plantes dans son ensemble. Les deux flèches le long des côtés désignent une augmentation en détail morphologique et en pertinence physiologique. En bas du triangle se situent les modèles au niveau de l’individu. A gauche, les modèles morphologiques (*structural models*) définissent l’organisation géométrique et topologique d’une plante. De l’autre côté, les modèles physiologiques (*process based models*) mettent l’accent sur la gestion des ressources et les relations fonctionnelles entre des parties essentielles d’un végétal. Finalement, les modèles structure-fonction (*functional-structural plant models*) constituent le couplage entre les deux types de modèles individuels.

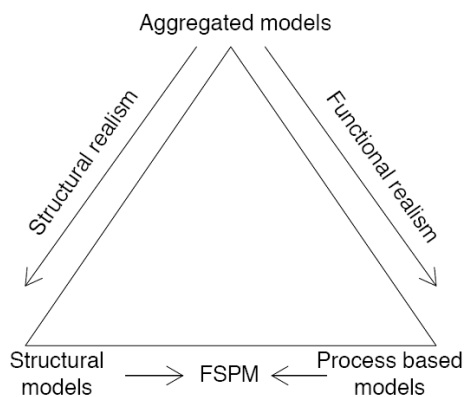


FIG. 3.1 – Triangle de la modélisation des plantes

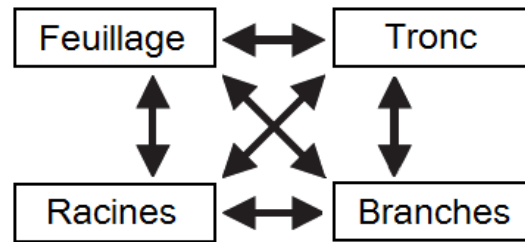


FIG. 3.2 – Compartimentation d'un modèle physiologique

Ce chapitre présente une introduction générale de la modélisation des plantes. Afin d'obtenir un aperçu des approches utilisées, nous considérerons en premier lieu les techniques de modélisation de plantes individuelles, à savoir les modèles physiologiques, morphologiques et structure-fonction. Au niveau populationnel, nous évoquerons les équations fondamentales en dynamique des populations, les modèles individu-centré d'écosystèmes de plantes ainsi que différents types de modèles de croissance et rendement. Le chapitre finira par une synthèse des idées à retenir pour répondre à la problématique de cette thèse.

3.1 Modèles physiologiques

Les modèles physiologiques sont orientés vers la représentation des processus métaboliques au sein d'une plante. L'attention est surtout portée sur les substances carboniques obtenues par photosynthèse car elles sont déterminantes pour sa croissance. Pour cet objectif, il n'est souvent pas nécessaire de modéliser en détail l'architecture morphologique de la plante. Elle est généralement divisée en un certain nombre de compartiments essentiels tels que feuillage, tronc, branches et réseau racinaire. Le développement global est déduit des processus qui se déroulent à l'intérieur et entre ces composants en interaction avec l'environnement [Mäkelä et al., 2000]. Les dynamiques sont typiquement exprimées par un système d'équations différentielles. La figure 3.2 montre un exemple d'une telle compartimentation.

Les premiers modèles physiologiques ont été conçus au début des années 70 et comprenaient un compartiment pour les feuilles et un autre pour les racines [Thornley, 1972a,b]. Dès lors, ce type de modèle a constamment été étendu et enrichi, par exemple par l'ajout de nouveaux compartiments tels que le tronc [Deleuze and Houllier, 1997] ou de nouvelles substances telle que l'eau [Sperry et al., 1998]. Ces modèles ont évolué jusqu'à devenir un outil éprouvé pour la description, l'analyse et la compréhension de la croissance d'arbres et de forêts [Landsberg, 2003].

Concernant l'utilisation du carbone au sein d'une plante, plusieurs processus clé peuvent être identifiés [Le Roux et al., 2000] :

- *Assimilation* : La photosynthèse permet d’accumuler du carbone en fonction de paramètres climatiques et l’état physiologique des feuilles. Le gain est ensuite mis à disposition pour son utilisation dans les autres processus.
- *Respiration* : La perte en carbone a généralement deux composantes, la croissance et la maintenance. D’une part, la plante respire lors de la synthèse de nouvelle biomasse, d’autre part elle consomme une partie de son carbone pour maintenir sa biomasse existante.
- *Stockage* : La gestion d’une réserve est généralement liée aux saisons, impliquant une accumulation de carbone avant l’hiver et sa mobilisation au printemps. Toutefois, la plupart des modèles physiologiques actuels ignorent ce processus.
- *Croissance* : L’allocation du carbone représente le problème central des modèles physiologiques, due à un manque de connaissances des mécanismes contrôlant ce processus chez les plantes naturelles [Cannell and Dewar, 1994]. Différentes conceptions ont été proposées. Les quatre approches les plus importantes seront présentées dans les sections suivantes.

3.1.1 Allocation empirique

Dans ce type de modèle, l’allocation ne se base sur aucun mécanisme, mais elle repose uniquement sur différents paramètres mesurés expérimentalement. A titre d’exemple, le modèle ECOPHYS [Rauscher et al., 1990] utilise une matrice de coefficients d’allocation qui indique la proportion de ressources accordée à chaque composante de la plante. Cette méthode peut donner des résultats précis et s’avère efficace dans la mesure où l’assimilation par photosynthèse est directement traduite en taux de croissance des différents compartiments. Cependant, elle est limitée par les conditions dans lesquelles les données ont été relevées. Dans le cas de scénarios qui quittent ce domaine de validité, la pertinence de l’approche est contestable.

3.1.2 Allocation allométrique

Cette approche considère que la plante optimise son développement par la maintenance de relations “allométriques”, c’est-à-dire des dépendances implicites entre ses différentes parties. L’allocation des ressources est donc basée sur un certain en-

$$\sigma_s = \frac{1}{W_s} \cdot \frac{dC}{dt}$$

$$\sigma_r = \frac{1}{W_r} \cdot \frac{dN}{dt}$$

$$\frac{W_s}{W_r} = \pi \cdot \frac{\sigma_r}{\sigma_s}$$

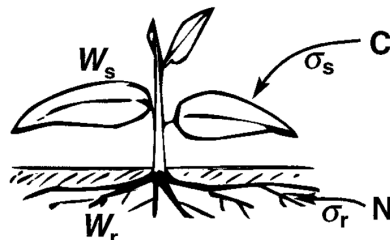


FIG. 3.3 – *Equilibre fonctionnel*
[Lacointe, 2000]

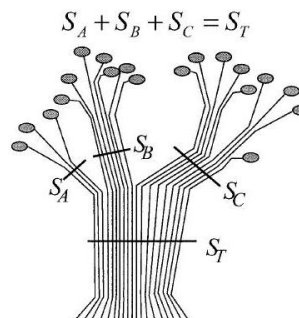


FIG. 3.4 – *Pipe model*
[Godin, 2000]

semble de règles qui décrivent des motifs de croissance observés chez les plantes naturelles. Le flux de carbone est considéré comme une conséquence plutôt qu'un facteur déterminant de la croissance [Lacointe, 2000].

Le principe de l'équilibre fonctionnel (*functional balance*) décrit l'allocation des ressources entre la partie aérienne et souterraine. Il indique qu'à long terme l'assimilation du carbone par le feuillage et celle de substances nutritives par les racines se trouvent en équilibre avec leur utilisation respective pour le développement de la plante. Une baisse de lumière provoque une croissance augmentée de feuilles afin de compenser la défaillance de photosynthèse. De même, une faible présence de minéraux dans le sol conduit à une croissance augmentée de racines [Davidson, 1969, Brouwer, 1983]. Le principe peut être décrit mathématiquement par

$$\frac{W_s}{W_r} = \pi * \frac{\sigma_r}{\sigma_s} \quad (3.1)$$

où σ_s et σ_r dénotent les taux d'assimilation de carbone et minéraux, W_s et W_r la biomasse des parties aérienne et souterraine de la plante, et π une constante (figure 3.3).

Une autre relation allométrique majeure est le principe du modèle tubulaire (*pipe model*). Il impose une contrainte d'allocation des ressources entre le feuillage et les structures ligneuses [Shinozaki et al., 1964, Valentine, 1985]. Selon la version originelle, une certaine quantité d'aubier est nécessaire pour conduire de l'eau à une certaine quantité de feuillage de sorte que le rapport entre la surface transversale conductrice d'aubier S et la biomasse foliaire W_f au dessus de cette hauteur est une constante :

$$W_f = \eta * S \quad (3.2)$$

avec un paramètre η qui dépend de l'espèce concernée. En particulier, cette relation implique que la somme des surfaces transversales d'aubier est à peu près constante pour toutes les hauteurs de la plante (figure 3.4). LIGNUM [Perttunen et al., 1996] est un modèle structure-fonction dont la partie physiologique repose en grande partie sur ces relations allométriques.

Bien que la maintenance de ce type de corrélations soit d'une importance capitale dans la croissance des plantes, l'approche ne reflète pas les véritables mécanismes de flux et répartition des ressources responsables de ces observations. Les deux systèmes mécanistes suivants offrent une solution à cette faiblesse conceptuelle.

3.1.3 Allocation source-puits

Dans cette approche, la partition des ressources est considérée comme le résultat d'une interaction entre différents compartiments en compétition. Les substances migrent des compartiments producteurs (les sources telles les feuilles ou les racines) vers des compartiments consommateurs (les puits tels les bourgeons apicaux ou les fruits). Si les ressources disponibles ne sont pas suffisantes pour satisfaire les demandes de tous les puits, une heuristique est nécessaire afin de décider quelle quantité de substances sera allouée à chaque compartiment. Deux solutions majeures existent [Le Roux et al., 2000].

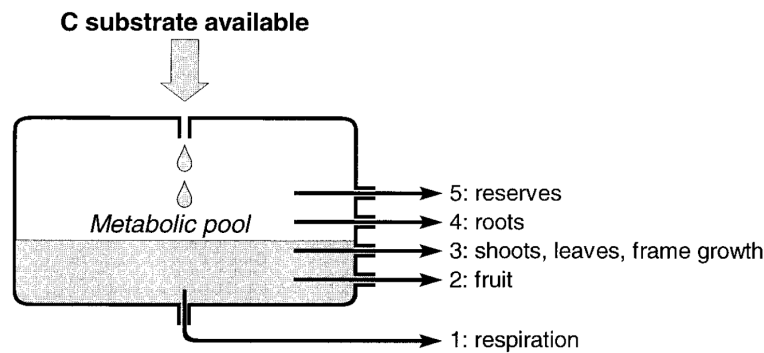


FIG. 3.5 – Principe d'allocation hiérarchique [Baumgärtner et al., 1990]

L'approche proportionnelle distribue les ressources de manière relative à l'importance des différentes demandes des compartiments qui se trouvent en compétition [Warren-Wilson, 1967]. En même temps, la quantité maximale demandée ne peut pas être dépassée. Etant donnée une quantité de ressources R à partager, le montant de ressources R_j attribué à un puits j avec une demande A_j se calcule donc par

$$R_j = \min\left(R \frac{A_j}{\sum_k A_k}, A_j\right). \quad (3.3)$$

A partir de cette variante élémentaire, de nombreuses extensions ont été développées. A titre d'exemple, le modèle SIMWAL [Balandier et al., 2000] prend également en compte l'effet de la distance entre source et puits.

La deuxième manière de distribution est hiérarchique, c'est-à-dire le compartiment ayant la plus haute priorité est servi d'abord, puis les composants de niveaux de priorité inférieurs sont traités (figure 3.5). Dans le modèle PEACH [Grossman and De Jong, 1994], la priorité d'un puits est basée sur la proximité aux sources. Les fruits, les feuilles et les branches sont considérés comme étant les plus proches de la source de carbone, suivis du tronc et des racines.

3.1.4 Allocation transport-résistance

Etant donné que la diffusion des ressources s'apparente à long terme à un équilibre de concentrations entre les compartiments d'une plante, John Thornley a proposé d'estimer le transport des substances assimilées selon la théorie de Münch [Münch, 1930]. La formulation originelle comprend deux compartiments, aérien et souterrain, qui chacun contiennent trois variables : la biomasse, la réserve de carbone et celle d'azote. Les ressources assimilées par photosynthèse et absorption racinaire sont déposées dans les réserves appropriées. Le transport noté T d'une substance dépend du gradient de concentration ΔP et une résistance au flux R qui assure la maintenance de ce gradient :

$$T = \frac{\Delta P}{R}. \quad (3.4)$$

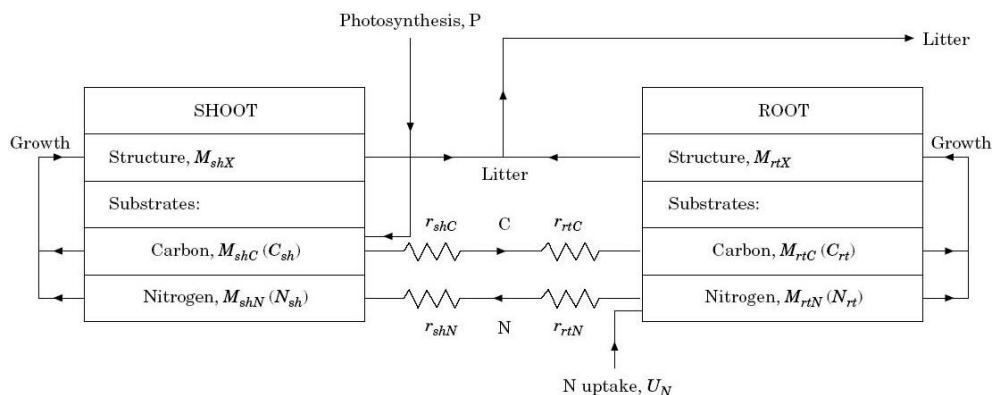


FIG. 3.6 – Le modèle transport-résistance [Thornley, 1998]

Il a été montré que le modèle exhibe des comportements qualitativement équivalents si une gestion de l'eau est ajoutée et si l'azote redescend des feuilles aux racines via le phloème [Dewar, 1993].

L'approche transport-résistance engendre un certain nombre de relations allométriques sans les avoir explicitement formulées. Une version modifiée à deux substrats a été élaborée pour le modèle FORDYN destiné à simuler les dynamiques des écosystèmes forestiers [Luan et al., 1996]. Cependant, malgré son intérêt conceptuel, l'approche reste rarement utilisée. En effet, le problème principal consiste à estimer des jeux de paramètres appropriés pour une pertinence quantitative [Lacointe, 2000].

La compartimentation et le peu de paramètres des modèles physiologiques permettent de décrire la croissance des plantes à une échelle de détail simple et intelligible. Cependant, l'objectif du modèle peut demander une description plus complexe de l'architecture spatiale, comme par exemple le calcul du rayonnement de lumière dans un feuillage ou la représentation de la géométrie d'une canopée, c'est-à-dire de la strate supérieure d'une communauté de plantes. Dans ce cas, il faut considérer d'autres formalismes capables de reproduire le développement morphologique végétal.

3.2 Modèles morphologiques

Le début des études de la morphologie de plantes remonte aux années 70. À cette époque, les botanistes Francis Hallé et Roelof Oldeman menèrent des études comparatives de nombreuses espèces tropicales et conçurent des modèles qui définissent le développement architectural d'un arbre [Hallé and Oldeman, 1970, Hallé et al., 1978]. Vers la même période apparurent les premières simulations informatiques de croissance arborescente à l'image des végétaux. Le travail pionnier fut effectué par Hisao Honda qui représenta le houppier d'un arbre à l'aide d'un modèle basé sur la bifurcation répétée de branches [Honda, 1971]. À part son intérêt scientifique, la représentation de la croissance des plantes dans l'espace est largement appliquée dans le domaine des images de synthèse [Weber and Penn, 1995, Deussen et al., 1998].

Trois types majeurs de décomposition des informations morphologiques peuvent être distingués [Godin, 2000] :

- *global*, modélisant la forme d’une plante à un niveau grossier avec ou sans agencement spatial. Dans le premier cas, les compartiments sont représentés par des formes géométriques. Les modèles physiologiques se servent typiquement de cette approche.
- *modulaire*, en considérant une plante comme une composition répétée de modules élémentaires tels que les organes feuille, fruit ou racine connectés par une topologie arborescente. Cette technique de décomposition est la plus utilisée en modélisation des plantes.
- *multi-échelle*, définissant une hiérarchie des unités constitutives, c’est-à-dire travaillant avec une superposition de plusieurs représentations modulaires dans un même modèle, ce qui augmente le degré de détail au prix d’une plus grande demande de paramètres et de données.

Ayant abordé la représentation globale dans la partie physiologique, nous nous pencherons dans cette section sur les deux autres types de représentation morphologique à travers les formalismes les plus rencontrés dans la littérature.

3.2.1 L-systèmes

Les L-systèmes introduits dans la section 2.2.3 constituent une approche modulaire largement adoptée dans la modélisation des plantes. Nous rappelons que ce formalisme permet de simuler la morphogenèse d’une structure géométrique à partir de règles de développement locales. Afin de décrire la croissance d’un végétal dans l’espace, l’interprétation de la tortue est étendue à trois dimensions [Abelson and diSessa, 1982]. L’idée consiste à représenter l’orientation de la tortue dans l’espace par trois vecteurs \vec{H} , \vec{L} , \vec{U} qui désignent les directions vers l’avant, vers la gauche et vers le haut. Ces vecteurs sont d’une longueur unitaire, perpendiculaires les uns aux autres et possèdent la relation $\vec{H} \times \vec{L} = \vec{U}$. La figure 3.7 montre la disposition de ces vecteurs ainsi que les symboles communément utilisés pour spécifier les rotations dans l’espace [Prusinkiewicz and Lindenmayer, 1990].

Le formalisme de la section 2.2.3 est appelé D0L-systèmes, ce qui veut dire qu’il est déterministe (D) car un symbole donne toujours naissance aux mêmes symboles, et hors contexte (0), c’est-à-dire la règle de production d’un symbole ne dépend pas de ses voisins. Comme cette variante basique s’avère trop rudimentaire pour modéliser convenablement la croissance d’un organisme, plusieurs extensions ont été développées.

L-systèmes stochastiques

Un système déterministe produit toujours le même résultat à partir des mêmes paramètres d’entrée. Cependant, chez les plantes naturelles de nombreuses contingences physiologiques et environnementales interviennent dans leur croissance. Les L-systèmes stochastiques permettent de représenter ces facteurs imprévisibles en évitant la régularité dans le développement. Ici, plusieurs règles peuvent posséder

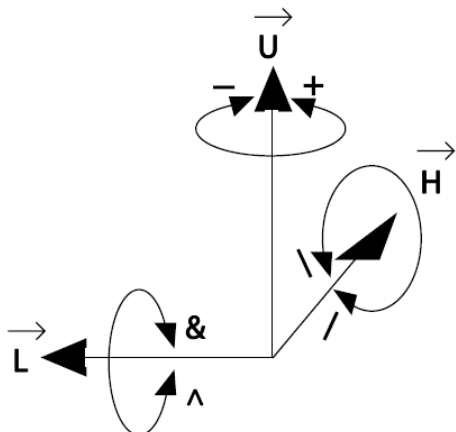


FIG. 3.7 - *La tortue en trois dimensions*



FIG. 3.8 - *L-système stochastique*
[Prusinkiewicz and Lindenmayer, 1990]

le même symbole prédécesseur, et à chaque règle est associée une probabilité de déclenchement. Dans l'exemple suivant, les probabilités de production sont indiquées au dessus des flèches.

- $A = \{F, +, -\}$,
- $w = F$,
- $P1 : F \xrightarrow{0.33} F[+F]F[-F]F$,
- $P2 : F \xrightarrow{0.33} F[+F]F$,
- $P3 : F \xrightarrow{0.34} F[-F]F$.

Chaque production est sélectionnée avec à peu près la même probabilité d'un tiers. La figure 3.8 montre plusieurs morphologies qui ont émergé à partir de ce système. Il est visible que les structures sont toutes différentes mais semblent néanmoins appartenir à la même "espèce".

L-systèmes paramétriques

Depuis les débuts des L-systèmes, il a été proposé d'associer aux symboles des paramètres numériques [Lindenmayer, 1974]. Cette extension permet de transmettre plus d'information par symbole et de pouvoir spécifier davantage de conditions pour le déclenchement d'une règle. Considérons le L-système paramétrique

- $A = \{X(.,.), F(.), +(.), -(.), !(.)\}$
- $\omega = X(100, w_0)$
- $P = X(s, w) : s \geq \min \rightarrow$
 $!(w)F(s)[+(\alpha_1)/(\varphi_1)X(sr_1, wq^e)][+(\alpha_2)/(\varphi_2)X(sr_2, w(1-q)^e)]$

Dans cet exemple, la règle de production est déclenchée tant que la condition $s \geq \min$ est satisfaite. Le paramètre du symbole F désigne la longueur, et le symbole $!$ définit l'épaisseur du trait à dessiner par la tortue. Les rotations sont spécifiées en

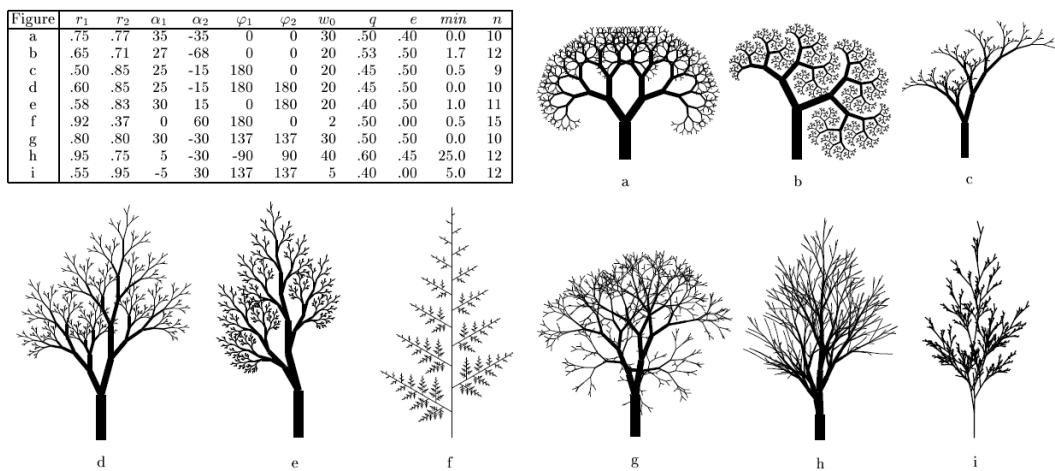


FIG. 3.9 – Différents jeux de paramètres d'un L-système paramétrique [Prusinkiewicz et al., 1996]

degré. La figure 3.9 montre l'exploration de l'espace paramétrique de ce système à travers une série d'exemples. La variation des constantes révèle la possibilité de générer une grande richesse de structures à partir du même L-système.

L-systèmes contextuels

Il est également possible d'appliquer les règles de production en fonction des symboles situés au voisinage du symbole à remplacer. Cette propriété s'avère utile dans la modélisation d'interactions entre les parties adjacentes d'une plante telles que le flux de nutriments ou d'hormones.

Un 2L-système possède des règles qui considèrent le contexte des deux côtés. Un symbole produit des symboles successeurs si et seulement s'il est précédé d'un certain contexte gauche et suivi d'un certain contexte droit. Pour la détermination du contexte les commandes de rotation de la tortue sont généralement ignorées. Les productions d'un 1L-système ne considèrent le contexte que d'un côté uniquement. Plus généralement, un (k, l) -L-Système tient compte de k symboles vers la gauche et l symboles vers la droite. Les règles d'un L-système contextuel sont spécifiées par la notation

contexte gauche < prédécesseur > contexte droit \rightarrow successeurs.

Les productions contextuelles peuvent créer des conflits de priorité lors du remplacement d'un symbole. De manière générale, si deux productions sont applicables, la règle vérifiant plus de contexte est sélectionnée.

L-systèmes ouverts

Jusqu'ici, le développement des L-systèmes était vu comme un processus clos. Cependant, la croissance d'une plante naturelle est en grande partie influencée par le milieu qui l'entoure, tant au niveau global comme la gravité, le vent ou la quantité de

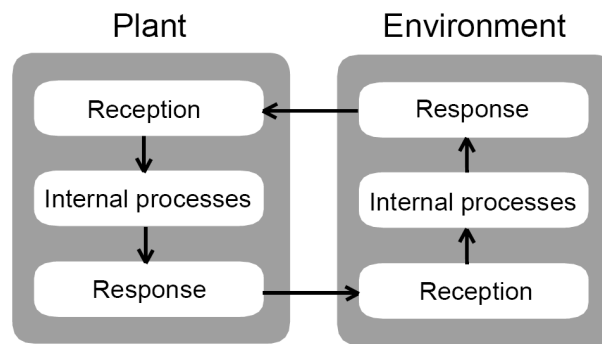


FIG. 3.10 – *Communication entre les processus plante et environnement*
[Mech and Prusinkiewicz, 1996]

lumière, qu’au niveau local comme la rencontre d’un obstacle physique. En retour, la plante modifie elle-même l’environnement, par exemple en créant de l’ombre. La figure 3.10 montre le principe de cet échange bidirectionnel d’information.

Un premier pas vers l’inclusion de facteurs globaux a été réalisé par l’introduction de systèmes qui permettent de modifier le jeu des règles de production en réponse à un changement dans l’environnement [Rozenberg, 1973]. Les L-systèmes sensibles à l’environnement rendent également compte de facteurs locaux en utilisant des symboles de requête à l’environnement [Prusinkiewicz et al., 1994]. Chaque pas de production est effectué à l’instar des L-systèmes paramétriques, sauf que les paramètres des symboles de requête restent indéfinis jusqu’à l’interprétation géométrique. Pendant le parcours de la tortue sont associées à ces symboles des valeurs en fonction de leur position et de leur orientation dans l’espace. Cependant, les plantes n’émettent pas de signaux vers leur milieu.

Afin de modéliser cet aspect, les L-systèmes ouverts enrichissent la communication avec l’environnement par un symbole qui représente un échange de données dans les deux sens. Le milieu dévient donc un processus actif capable de réagir aux informations provenant de la plante [Mech and Prusinkiewicz, 1996].

Les L-systèmes permettent de générer des structures ressemblant au développement morphologique d’une plante en général. Ils s’avèrent néanmoins peu appropriés quant à la modélisation pertinente d’une espèce naturelle donnée car, selon le concept d’émergence, une plante y est spécifiée par un jeu de règles de production et un processus de développement. Il est généralement difficile de déduire ces règles à partir d’un résultat observé.

3.2.2 Graphe multi-échelles

Une approche plus ambitieuse que la représentation modulaire consiste à décomposer la structure globale d’une plante en sous-structures, puis de décomposer de nouveau ces sous-structures jusqu’à un niveau de détail approprié. A chaque échelle, la structure de la plante est décrite par un graphe, et tous les graphes sont intégrés au sein d’un “graphe multi-échelles” qui explicite les relations de décomposition entre les éléments. Ce principe d’architecture hiérarchique rend compte de différents

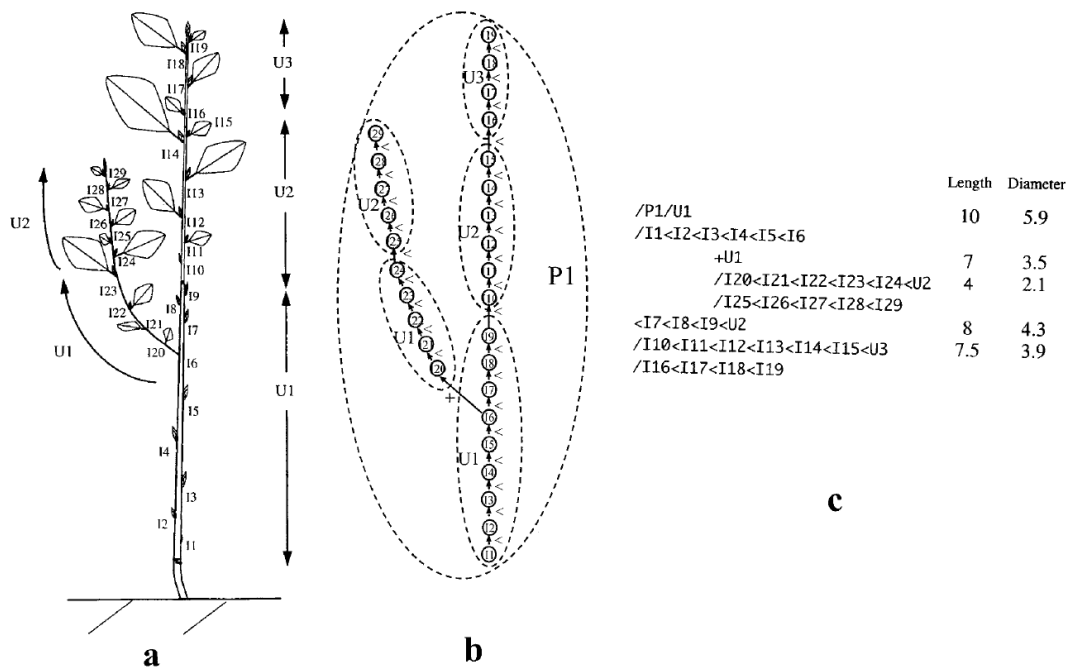


FIG. 3.11 – D’une plante à sa description dans le logiciel AMAPmod [Godin et al., 1997]

niveaux d’organisation dans la description de l’architecture des plantes [Godin et al., 1998].

L’unité mixte de recherche AMAP, associant des chercheurs de nombreux organismes français et étrangers, vise à acquérir et organiser des connaissances sur le développement des plantes naturelles [AMAP, 2008]. Cette recherche a permis l’élaboration de méthodes multi-échelles qui gèrent à différents niveaux (plante, axe, unité de croissance, entre-noeud) les données qualitatives et quantitatives de la morphologie des plantes. Des analyses numériques sont réalisées à partir de maquettes issues de descriptions d’arbres réels. Les résultats de ces observations peuvent être utilisés pour simuler le développement architectural des plantes. La figure 3.11 montre un exemple du passage d’un individu (a) à un graphe multi-échelles (b) puis à sa description dans le logiciel AMAPmod (c) [Godin et al., 1997].

Grâce à la richesse d’informations qui peuvent être décrites dans un graphe multi-échelles, cette approche offre la capacité de répondre à bien plus d’objectifs de modélisation que celles utilisant des représentations d’un moindre degré de détail, c’est-à-dire à l’échelle modulaire ou globale. En revanche, l’approche est moins concise, et cette complexité augmente le coût en ressources informatiques ainsi que la quantité de données botaniques requises pour la mise en place d’un tel modèle [Godin, 2000].

3.3 Modèles structure-fonction

Selon la classification de la figure 3.1, les modèles structure-fonction représentent le couplage entre les modèles physiologiques et morphologiques. Ils décrivent le développement architectural d'une plante dans le temps, contrôlé par des processus physiologiques qui, eux, sont influencés par des facteurs environnementaux [Godin and Sinoquet, 2005]. Ce type de modèle est particulièrement approprié pour l'étude de problèmes dans lesquels la structure spatiale est un facteur essentiel contribuant à l'explication du comportement de la plante. Ceci est d'autant plus valable pour les questions concernant les interactions plante-environnement en milieu hétérogène [Sievänen et al., 2000]. Des exemples d'applications sont [Vos et al., 2007] :

- l'étude de la compétition interspécifique et intraspécifique, c'est-à-dire les différentes options que possèdent les plantes pour occuper l'espace et avoir accès aux ressources,
- l'observation de réponses physiologiques à des signaux environnementaux qui affectent l'allocation des ressources et ainsi la morphologie,
- l'évaluation d'alternatives morphologiques, entre autres en vue d'optimiser la production de fleurs ou de fruits.

De manière générale, deux chemins mènent à la construction d'un tel modèle : un modèle morphologique peut être étendu par des dynamiques physiologiques, ou un modèle physiologique est enrichi de détail morphologique [Sievänen et al., 2000]. Les sections suivantes évoqueront trois représentants typiques de modèles structure-fonction.

3.3.1 L-PEACH

Destiné à simuler la croissance végétative et reproductive des arbres fruitiers, PEACH est l'un des premiers modèles physiologiques [Grossman and De Jong, 1994]. Il est basé sur le concept source-puits et regroupe les différents types d'organe en compartiments. L'allocation des ressources aux compartiments puits s'effectue en fonction de leur capacité de compétition et de leur proximité des compartiments sources. Cependant, tout comme la plupart des modèles physiologiques, le modèle ignore les interactions entre l'architecture de la plante et la répartition des ressources. Il est ainsi impossible d'utiliser PEACH pour simuler la fonction des organes individuels et pour capturer leur influence sur l'allocation du carbone. Il est également impossible de simuler des différences de taille et de qualité dans la croissance d'organes individuels en fonction de leur position dans la canopée [Le Roux et al., 2000].

Pour pallier à ces limitations, PEACH a été enrichi d'une description morphologique basée sur le formalisme des L-systèmes ouverts. L-PEACH prend en compte les processus d'allocation et de transport du carbone en intégrant le concept source-puits au niveau de chaque organe au lieu de chaque type d'organe [Allen et al., 2005]. Les composants de la plante sont sensibles à des signaux locaux de l'environnement et participent individuellement à la compétition pour la répartition du carbone. Les racines ne sont pas explicitement modélisées, mais représentées en forme de cylindre ayant des dimensions proportionnelles à celles du réseau racinaire considéré.



FIG. 3.12 – Croissance d’un arbre fruitier par L-PEACH [Allen et al., 2007]

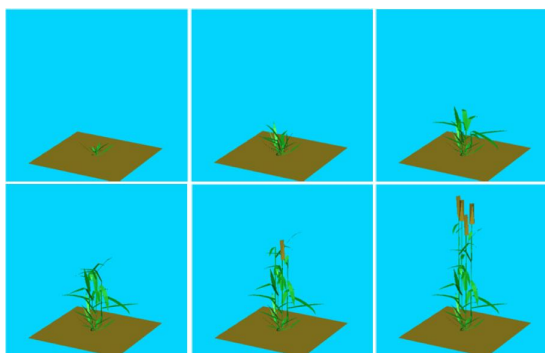


FIG. 3.13 – Croissance du blé par ADEL-wheat [Fournier et al., 2004]

L-PEACH est particulièrement approprié pour étudier l’effet de différentes morphologies sur le rendement d’un arbre fruitier, et pour simuler les interactions simultanées de multiples facteurs qui affectent sa croissance, tels que la quantité de fruits produits ou leur taux de maturation. La figure 3.12 montre la simulation d’un individu après quatre ans de croissance et de taille régulière. L’agrandissement du côté droit indique que les fruits sur des branches à production faible sont de taille plus importante que sur des branches fournies.

3.3.2 AMAP

Les différentes générations des logiciels AMAP sont un exemple de modèle morphologique de plantes dont les aspects physiologiques ont été enrichis. La première version du modèle permet de décrire la croissance d’un végétal à partir de descriptions botaniques grâce à la notion d’“axe de référence”, c’est-à-dire une suite de phases physiologiques d’un méristème typique qui sert de maquette pour tous les méristèmes de la plante [de Reffye et al., 1990]. Basé sur ce concept, le logiciel AMAPSim [Barczy et al., 1997] permet de représenter le développement d’une plante en fonction des divers processus de construction mis en évidence au moyen de l’analyse architecturale et d’observations botaniques réalisées sur le terrain. Une plante y est considérée comme le résultat du fonctionnement d’un ensemble de méristèmes qui subissent des tests d’accroissement.

Le modèle AMAPpara intègre des connaissances physiologiques telle que la photosynthèse et la transpiration et simule la croissance de plantes en parallèle. Des interactions avec l’environnement telles la gêne de contact entre des couronnes voisines, l’influence de la lumière ou d’un stress climatique sont prises en compte dans le modèle. En outre, un module du logiciel permet de considérer le développement d’une structure végétale d’un point de vue mécanique [de Reffye et al., 1997, 1999].

L’évolution permanente de ce savoir-faire se poursuit dans une collaboration franco-chinoise appelée Greenlab, ayant pour but d’optimiser la mathématisation et la formalisation des modèles de plantes. En particulier, le projet vise à pouvoir simuler les interactions des plantes avec leur environnement dans des applications agronomiques [de Reffye and Hu, 2003].

3.3.3 ADEL

Tandis que les deux exemples précédents étaient orientés vers la modélisation d'arbres, ADEL-maize [Fournier and Andrieu, 1999] est destiné à simuler les dynamiques d'une plantation agricole. Le modèle utilise une représentation architecturale du développement du maïs qui repose sur le formalisme des L-Systèmes. Deux modules de microclimat permettent d'intégrer des processus physiologiques en réponse à des conditions environnementales. Le premier module estime, pour chaque organe, le rayonnement reçu afin de calculer l'offre en matière carbonique. Le second module détermine les températures des zones de croissance des organes, ce qui contrôle les vitesses de déroulement des différents processus. ADEL-maize montre la capacité à simuler des effets de densité et de compétition sur le développement des feuilles et de la tige des épis.

Basé sur les mêmes concepts de modélisation, ADEL-wheat [Fournier et al., 2003] est conçu pour simuler le développement architectural de la partie aérienne du blé. Le modèle des plantes est couplé avec un modèle de lumière adapté aux conditions naturelles et permet de calculer de manière quantitative l'interception du rayonnement lumineux durant toutes les étapes de croissance. La figure 3.13 montre un exemple de croissance d'épis de blé à différentes phases de développement.

3.4 Modèles de communautés de plantes

Une classe importante de modèles s'adresse aux dynamiques des communautés de plantes du fait que leur gestion joue un rôle essentiel dans notre société, que ce soit au niveau écologique ou agronomique. Les modèles agrégés possédant des données moyennes peuvent être distingués des modèles individuels. Dans ces derniers, un nombre d'individus se développent simultanément et en compétition selon le paradigme des systèmes multi-agents.

3.4.1 Dynamique des populations

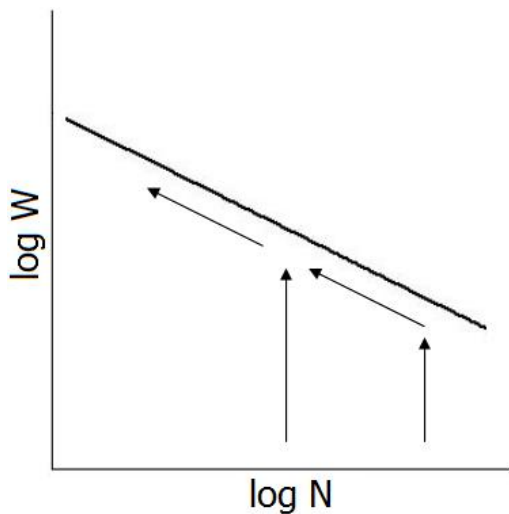
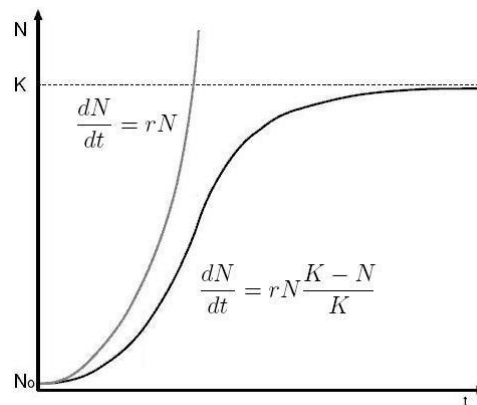
Le concept de la population au sein de communautés écologiques, ainsi que l'étude de leur croissance, leur stabilité et leur déclin sont d'une importance primordiale en biologie [Berryman, 2002]. Les modèles en dynamique des populations utilisent des équations mathématiques dans lesquelles des paramètres agrégés tels que la densité ou la biomasse totale d'une population sont modélisés.

Self-thinning

La loi de l'éclaircie naturelle (*self-thinning*) décrit la mortalité progressive lors de la croissance d'une monoculture équienne [Yoda et al., 1963, Westoby, 1984]. Cette dynamique est exprimée mathématiquement par

$$W = CN^{-\frac{3}{2}} \quad (3.5)$$

où W dénote la biomasse moyenne d'un individu de la population, N la densité des plantes et C une constante. Dans un graphe à échelle logarithmique, cette

FIG. 3.14 – *Self-thinning*FIG. 3.15 – *Croissance logistique*

équation représente une droite à pente négative déterminant la biomasse maximale d'une plante pour une densité donnée (figure 3.14). La trajectoire d'une monoculture équiennne en croissance augmente jusqu'à ce qu'elle rejoigne la ligne d'éclaircie naturelle, puis cette courbe tend à suivre cette même ligne. En d'autres termes, une fois la limite atteinte, la densité de la population diminue avec l'augmentation de la biomasse des plantes qui la composent. Cette baisse en densité est le résultat de la mort de certains individus.

Croissance logistique

Une étude fondamentale en dynamique des populations concerne l'accroissement d'une seule espèce dans un terrain aux ressources limitées. Elle peut être appliquée au phénomène d'invasion d'un nouvel environnement, ce qui est particulièrement important en vue de l'équilibre d'un écosystème. Lors d'une telle invasion, les écologistes distinguent trois phases : introduction, colonisation et naturalisation [Groves and Burdon, 1986]. Après l'introduction de l'espèce dans la nouvelle région, sa population augmente de manière exponentielle durant une phase explosive de colonisation. Cependant, comme l'espace et les ressources d'un environnement naturel sont limités, la compétition intraspécifique, c'est-à-dire entre les individus d'une seule espèce, influence le développement, la fertilité et la survie des individus, et finalement arrête la croissance de la population. L'espèce est naturalisée dans son nouvel environnement lorsqu'elle établit une population constante qui se perpétue dans le temps.

Déjà au 19ème siècle, Pierre François Verhulst proposa l'équation de la croissance logistique pour estimer le développement de l'effectif N d'une population [Verhulst, 1838] :

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{K - N}{K}. \quad (3.6)$$

La constante positive r dénote le taux de croissance de la population, et K le nombre maximal d'individus que peut comporter la population, aussi appelé la

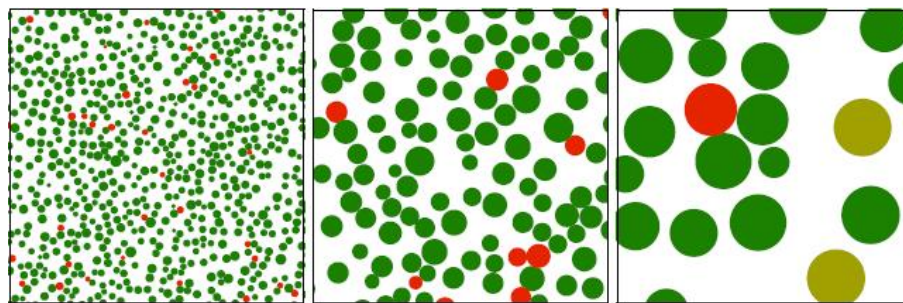


FIG. 3.16 – L'éclaircie naturelle dans un modèle d'écosystèmes de plantes [Deussen et al., 1998]

“capacité biotique du milieu” pour l'espèce considérée (figure 3.15).

L'influence mutuelle entre deux populations A et B peut être traduite par le couplage de deux formules de croissance logistique, ce qui résulte dans les équations de compétition interspécifique de Lotka-Volterra [Lotka, 1924, Volterra, 1926] :

$$\frac{dN_A}{dt} = r_A N_A \frac{K_A - N_A - a_{AB} N_B}{K_A}. \quad (3.7)$$

$$\frac{dN_B}{dt} = r_B N_B \frac{K_B - N_B - a_{BA} N_A}{K_B}. \quad (3.8)$$

Les coefficients de compétition a_{AB} et a_{BA} indiquent le degré d'influence d'une espèce sur le taux de croissance de l'autre espèce.

Les modèles en dynamique des populations permettent la description simple de processus populationnels à un haut niveau d'abstraction, mais ils supposent une certaine homogénéité dans la composition de la population car des différences entre les individus ainsi que leur distribution dans l'espace ne sont pas prises en compte.

3.4.2 Modèles d'écosystèmes

Ces modèles sont destinés à la simulation et la visualisation de scènes complexes en considérant l'effet de compétition au voisinage des plantes individuelles. L'approche se sert de plusieurs niveaux d'abstraction.

Dans une première phase de simulation, la distribution spatiale de la population est déterminée en utilisant une description simple des plantes individuelles, typiquement dans un environnement 2D [Firbank and A.R., 1985]. Chaque plante y est représentée par un cercle qui spécifie le voisinage dans lequel son développement est influencé par d'autres individus. Si deux cercles se recoupent, les plantes correspondantes se trouvent en compétition, et le résultat de cette interaction dépend d'un nombre de règles basées sur des considérations biologiques. Cette approche montre l'émergence de dynamiques populationnelles importantes telles que l'éclaircie naturelle (figure 3.16). Dans les premiers modèles, la plus petite plante meurt, c'est-à-dire son cercle est supprimé de la scène [Deussen et al., 1998]. Des modèles plus élaborés distinguent également la compétition symétrique et asymétrique [Alsweis



FIG. 3.17 – Rendu final d’un paysage dans [Deussen et al., 1998]

and Deussen, 2005] ou aérienne et souterraine [Alsweis and Deussen, 2006]. En outre, la définition des L-systèmes “multi-set” permet de modéliser des groupes de plantes au lieu de plantes individuelles, et de générer des distributions spatiales de façon analogue à la croissance en amas et à la succession [Lane and Prusinkiewicz, 2002].

Lors de la deuxième phase de simulation, les formes simples sont substituées par des modèles morphologiques plus détaillés, dans le but de générer des images 3D photoréalistes de la scène calculée précédemment (figure 3.17).

3.4.3 Modèles de croissance et rendement

Les modèles de croissance et rendement sont des outils d’aide à la décision pour la gestion des communautés de plantes, et plus particulièrement des forêts, en décrivant leur croissance, mortalité et reproduction dans le temps. Un tel modèle peut consister en une seule équation mathématique, ou bien être composé d’un jeu de sous-modèles corrélés formant un système de simulation complexe. La figure 3.18 montre une classification récente identifiant différentes approches principales qui ont émergé. Tout comme le triangle de la modélisation des plantes cité plus haut, ce schéma ne représente qu’un support de discussion sans vouloir spécifier des classes de modèles discrètes.

Le graphe distingue les modèles empiriques des modèles mécanistes. Les modèles mécanistes, généralement utilisés par les scientifiques, décrivent les dynamiques d’un peuplement en fonction d’un nombre de processus écologiques tels que la photosynthèse et la respiration des plantes ou les cycles de l’eau et des minéraux dans l’environnement. Ainsi, ces modèles sont appropriés pour étudier des scénarios variés qui sont différents de ceux observés en nature, par exemple dans le cadre d’une

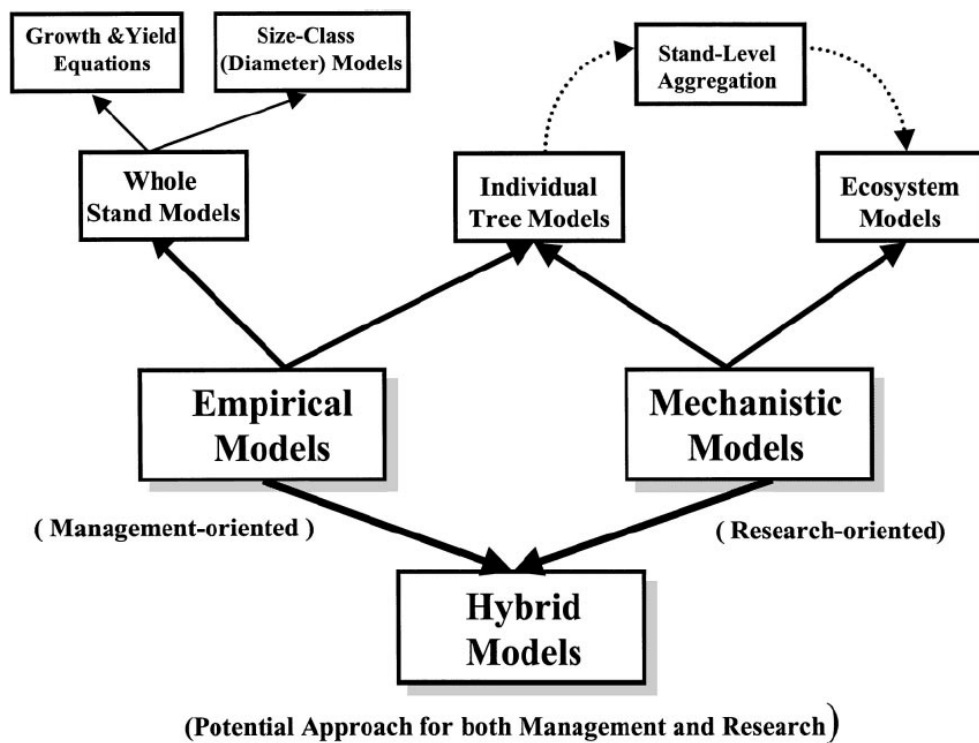


FIG. 3.18 – Les modèles de croissance et rendement [Peng, 2000]

prévision long terme d'une forêt sous des changements de conditions environnementales. Néanmoins, les modèles mécanistes requièrent une compréhension approfondie de la communauté de plantes étudiée. De manière générale, ceci implique également une complexité de calcul et de paramétrage importante. Quant à l'utilisation dans la gestion des forêts, les modèles mécanistes tendent à posséder une pertinence quantitative plus faible que les modèles empiriques [Landsberg and Gower, 1997].

Les modèles empiriques se basent essentiellement sur des données obtenues par observation. Ils sont utilisés par les forestiers pour prédire la dynamique des forêts et pour explorer des alternatives de gestion. Ces modèles sont généralement faciles à mettre en place, nécessitent peu de paramétrage et possèdent une grande pertinence quantitative pour des échelles de temps à court et moyen terme, c'est-à-dire des périodes pendant lesquelles les conditions environnementales ne changent pas. Cependant, par leur caractère empirique, les modèles contribuent généralement peu à la compréhension des processus responsables pour les dynamiques d'une forêt. Aussi, ces modèles sont limités aux conditions environnementales sous lesquelles les données ont été récoltées, et ils perdent leur pertinence dès qu'il s'agit d'analyser des scénarios inconnus tels que les conséquences d'un changement climatique ou d'un nouveau stress environnemental [Shugart et al., 1992].

La figure 3.18 indique que les modèles empiriques sont de nouveau divisés en modèles "whole stand" qui traitent une communauté de plantes dans son ensemble, et en modèles individuels représentant chaque végétal séparément afin de produire des dynamiques au niveau populationnel.

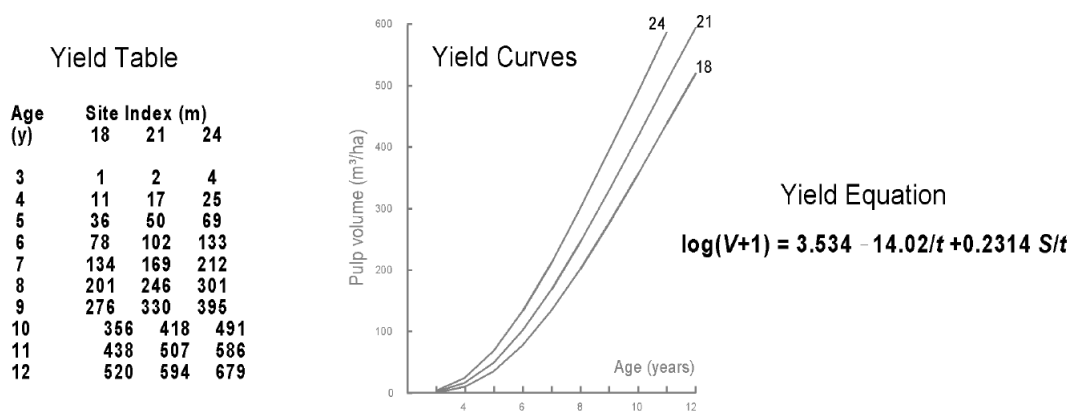


FIG. 3.19 – Table, graphe et équation de rendement [Tomboc, 1977]

Modèles “whole stand”

Les modèles “whole stand” sont des modèles dont les unités de base sont des variables agrégées concernant la population entière tels que la surface d’une parcelle et le nombre, la hauteur, le volume ou la biomasse des plantes par parcelle. Il est supposé que les facteurs principaux qui déterminent la croissance d’une forêt sont ceux qui émergent au niveau du peuplement [Shugart, 1984]. Ces modèles sont simples et robustes et nécessitent peu de paramètres, mais en revanche ils ne fournissent que des informations d’ordre général sur la dynamique future du peuplement et n’intègrent aucune précision concernant les arbres individuels.

Les tables de croissance et rendement sont l’une des plus anciennes méthodes de prédiction. En Chine, elles ont déjà été utilisées il y a 350 ans afin d’estimer l’évolution de peuplements équiennes, c’est-à-dire d’un âge homogène [Voukila, 1965]. Les premières tables en Europe ont été développées en Allemagne dans le 18ème siècle [Vanclay, 1994]. Basées sur des mesures réelles, elles fournissent des résultats quantitatifs d’une valeur applicable et pertinente dans le cadre des mesures et de la précision des données disponibles.

Une telle table peut comprendre uniquement deux colonnes de nombres. À gauche se trouve l’âge du peuplement et à droite le volume prévu à cet âge. D’autres colonnes peuvent indiquer la production pour différents sites. L’index d’un site est une mesure de productivité utilisée par les forestiers. Il indique la hauteur dominante du peuplement à un certain âge. Une table de croissance et rendement peut aussi être spécifiée graphiquement en tant que série de courbes, représentant l’âge en abscisse et le volume produit en ordonnée. Finalement, de manière plus concise, une expression en équation mathématique est possible. Toutefois, les coefficients d’une telle équation possèdent peu de signification par rapport aux paramètres physiques, chimiques ou biologiques du milieu car ils sont déterminés par analyse mathématique telle que des techniques de régression [Alder, 1995]. La figure 3.19 montre les trois versions table, graphe et équation de croissance et rendement pour le développement d’*Eucalyptus deglupta* dans les Philippines.

Ces modèles étant basés sur des données historiques, ils ont l’avantage de rendre des prédictions crédibles dans le cadre des données utilisées [Vanclay, 1994]. Sous

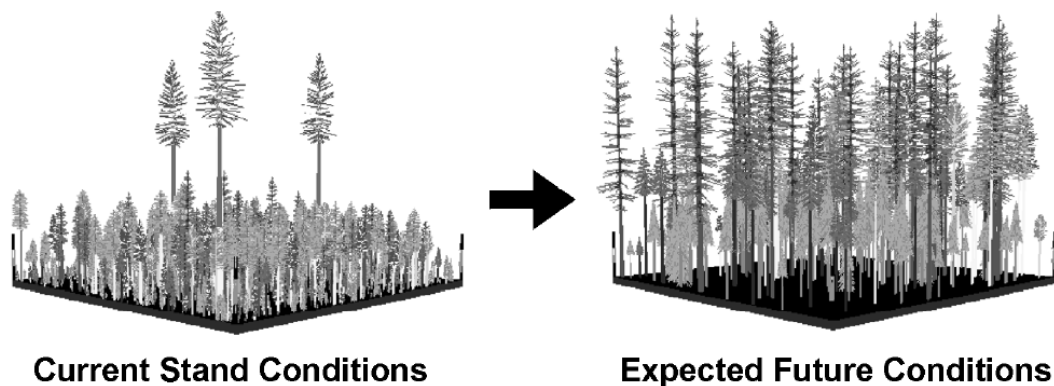


FIG. 3.20 – Exemple de prédiction du FVS [Greenough et al., 1999]

forme d'équation, ils ont aussi l'avantage de pouvoir être étudiés analytiquement et de bénéficier d'une solide base en calcul différentiel ou matriciel. Les informations fournies peuvent être suffisantes pour un peuplement homogène, du même âge de la même espèce, elles risquent néanmoins d'être trop générales pour une application à des peuplements hétérogènes où le nombre des espèces crée des difficultés à caractériser le peuplement par un petit nombre de variables [Vanclay, 1994].

Modèles “size class”

Afin de pallier à cette faiblesse, les modèles “size class” utilisent des classes d'arbre comme unité de base pour la modélisation. Le nom fait référence à la taille des arbres comme critère de classification parce que la taille, ou plus particulièrement le diamètre du tronc, est le critère le plus souvent utilisé. Déjà en 1898, le forestier français François de Liocourt observait que la distribution des diamètres des arbres dans un peuplement de structure inéquienne, c'est-à-dire d'âges variés, tend à former une courbe en J inversée, et que le rapport entre le nombre d'arbres appartenant à des classes de diamètre adjacentes est défini par une constante [De Liocourt, 1898]. Cependant, d'autres critères tels que l'espèce ou l'âge peuvent être également utilisés.

Les modèles “size class” sont capables de mieux représenter l'hétérogénéité dans un peuplement que les modèles précédents, tant au niveau des tailles qu'au niveau des espèces ou de l'âge. Ils ont l'avantage de rester simples tout en fournissant des informations d'un degré de détail suffisant pour la plupart des objectifs en gestion des forêts. Cependant, des peuplements hétérogènes comprenant beaucoup d'espèces et un large panel de différentes classes sont difficiles à réaliser [Vanclay, 1994].

D'une certaine façon, ces modèles peuvent être considérés comme un compromis entre les modèles “whole stand” et les modèles individuels. S'il existe une seule classe possédant une taille infinie, la méthode est un modèle “whole stand”. Si la largeur des classes est infiniment petite de sorte que chaque arbre se trouve dans une classe à part, la méthode équivaut à la modélisation individuelle de la section suivante.

Modèles individuels

Ce type est actuellement le plus détaillé de la famille des modèles de croissance et rendement. Il inclut des données de chaque arbre individuel du peuplement telles que la hauteur, le diamètre ou la taille du houppier. L'approche connaît des modèles indépendants et dépendants de la distance.

Les modèles indépendants de la distance représentent chaque individu du peuplement séparément, mais ils ignorent leur position exacte sur le terrain. L'un des premiers modèles de ce type était JABOWA [Botkin et al., 1972]. Il s'agit d'un modèle par trouée (*gap model*) qui focalise sur la prédiction de succession des espèces dans une communauté de plantes et simule la dynamique d'une forêt basée sur les processus de naissance, croissance, compétition et mortalité des individus. Les parcelles modélisées sont de petite taille, à savoir 10x10m. De cette manière, tous les arbres d'une parcelle sont considérés en compétition de sorte que leurs coordonnées précises ne sont pas nécessaires. Chaque arbre possède les trois attributs âge, hauteur et diamètre qui sont utilisés pour déterminer la compétition entre les individus de la parcelle. Initialement conçu pour les bois de la Nouvelle-Angleterre aux Etats-Unis, le modèle a été adapté à maintes autres forêts [Botkin, 1993].

Un autre modèle indépendant de la distance largement employé est le "Forest Vegetation Simulator" (FVS). Il simule la croissance et la mortalité d'un peuplement d'arbres en tenant compte de caractéristiques telle que l'espèce, le diamètre, la hauteur et largeur du houppier. Il est capable de simuler des peuplements complexes composés de beaucoup d'espèces et âges différents [Teck et al., 1996]. Grâce à ses qualités, le FVS est actuellement utilisé sous forme d'une vingtaine de variantes géographiques pour la gestion de forêt en Amérique du nord. Le modèle a aussi été enrichi d'une gestion de perturbations telles que des incendies, des maladies ou des infestations d'insectes. La Figure 3.20 montre un exemple de prédiction obtenue par une simulation du FVS. L'avantage évident des modèles indépendants de la distance est qu'ils ne nécessitent pas de coordonnées des arbres qui sont généralement difficiles à fournir dans le cadre de données réelles. Cependant, ce manque de spatialité ne permet pas de rendre compte de certains mécanismes d'interaction entre individus, ce qui limite la précision des informations concernant le développement d'un arbre individuel.

En revanche, les modèles dépendants de la distance intègrent la position des arbres afin de simuler le développement de chaque individu du peuplement en fonction de la compétition avec ses voisins. Le représentant le plus ancien de cette classe de modèles est FOREST, conçu pour simuler des peuplements hétérogènes des pays du nord [Ek and Monserud, 1974]. Dans ce modèle, les processus de croissance sont influencés par la position des arbres sur la parcelle simulée. A chaque pas de croissance, les information spatiales sont condensées en un index de compétition. Un arbre meurt si la probabilité de survie tombe au dessous d'un seuil qui dépend de sa capacité de compétition. Ce type de modèle fournit des informations plus détaillées sur les arbres individuels et le développement du peuplement dans son ensemble que tout autre approche. Cependant, deux inconvénients existent. D'une part, les modèles sont difficiles à mettre en place à partir de mesures réelles car des données sur les coordonnées précises d'un ensemble de plantes sont peu communes. D'autre

part, les parcelles gérées par les modèles dépendants de la distance risquent de ne pas être suffisamment grandes pour constituer une représentation fiable du peuplement entier [Vanclay, 1994].

3.5 Synthèse

Dans ce chapitre, nous avons abordé les problématiques liées à la modélisation et à la simulation des plantes. Au niveau populationnel, les équations en dynamique des populations et les modèles “whole stand” décrivent le développement d’une communauté de plantes via un ensemble de variables agrégées. Les modèles d’écosystèmes de plantes et les modèles individuels de croissance et rendement représentent chaque individu de la communauté et permettent d’intégrer des informations plus détaillées concernant la croissance et la compétition au sein des peuplements. Pour simuler des scénarios à long terme, les plantes sont dotées d’un mécanisme de reproduction leur permettant d’établir des communautés capables de se perpétuer dans le temps.

Au niveau individuel, nous avons vu que la conception d’un modèle de plantes est essentiellement fondée sur des choix concernant le couplage entre sa structure et sa fonction. Selon l’objectif de l’étude il existe de nombreuses approches de modélisation qui varient en détail morphologique et en pertinence physiologique. Les modèles de ce chapitre sont généralement orientés vers la simulation pertinente de la croissance de plantes naturelles, dans le but de décrire ou même de prévoir le développement de scénarios s’approchant au plus de la réalité. Pour répondre à ce besoin, les modèles sont souvent spécialisés, que ce soit au niveau de l’architecture du modèle lui-même ou bien au niveau d’un paramétrage précis via des données botaniques. En ne représentant qu’une certaine espèce ou famille d’espèces végétales, les modèles sont plus aptes à donner des résultats quantitatifs satisfaisants.

Cependant, deux points majeurs empêchent l’utilisation directe de ces modèles pour la problématique abordée dans cette thèse. D’une part, le développement des plantes n’est pas basé sur une description génétique dans le sens de l’évolution artificielle. Même si le comportement de chaque individu est spécifié par un jeu de paramètres, ces informations ne sont généralement pas conçues pour être traitées par des mécanismes évolutifs comme par exemple l’application d’opérateurs génétiques.

D’autre part, l’exigence de pertinence quantitative mène à des représentations de plantes bien plus complexes que celles des modèles développés dans le domaine de la vie artificielle. Or, une augmentation de la complexité est généralement accompagnée d’une augmentation en calcul informatique. L’application d’algorithmes évolutifs demandant l’évaluation de beaucoup d’individus pendant un grand nombre de générations est difficilement réalisable pour de simples raisons de temps et de moyens informatiques.

Bien qu’aucune des approches évoquées ne semble directement applicable pour étudier les dynamiques évolutives de communautés de plantes, cet état de l’art a cependant permis de dégager certains points clés qui méritent d’être pris en compte pour la mise en place d’un nouveau modèle de plantes. Ce modèle sera présenté dans le chapitre suivant.

Chapitre 4

Le modèle proposé

“S’il n’y a pas de solution, c’est qu’il n’y a pas de problème.”

Devise Shadok

Les deux chapitres précédents ont abordé différentes approches concernant la modélisation des plantes. Dans les travaux du domaine de la vie artificielle en section 2.4, le développement des végétaux est typiquement vu comme un processus de morphogenèse à partir d’une description génétique. Par souci de simplification, les dynamiques physiologiques et environnementales ne sont pas ou peu présentes. En contraste, les modèles structure-fonction en section 3.3, conçus dans le cadre de la simulation informatique en biologie végétale, sont caractérisés par le couplage entre les aspects morphologique et physiologique d’une plante ainsi que par une représentation pertinente de paramètres environnementaux. Toutefois, ces modèles ne possèdent généralement pas de composante génétique, ce qui empêche la réalisation d’études à l’échelle évolutionnaire.

L’objectif de ce chapitre est de présenter et de valider un nouveau modèle de plantes destiné à répondre aux questions de la problématique de cette thèse. Le modèle se situe à mi-chemin entre les deux approches évoquées ci-dessus. D’une part il contient tous les éléments majeurs d’un modèle structure-fonction, à savoir une architecture 3D combinée avec une gestion des ressources. D’autre part il est fondé sur des concepts de la vie artificielle du fait que les plantes virtuelles sont des structures émergentes et adaptatives à base de règles de croissance. Suivant la célèbre remarque d’Albert Einstein, le modèle se veut “aussi simple que possible, mais pas plus simple” [Calaprice, 2000].

Les deux premières sections détailleront le modèle de l’environnement et des plantes virtuelles. Ensuite, dans le but de vérifier sa pertinence aux niveaux individuel et populationnel, le chapitre décrira une série d’expériences de validation.

4.1 Environnement

L’environnement physique est modélisé par un espace 3D continu d’une étendue $e_x \times e_z$. Selon la configuration, les bords opposés sont potentiellement connectés, ce

qui mène à une topologie toroïdale. L'espace est constitué de deux parties appelées le ciel et le sol. Le ciel fournit la lumière que les feuilles des plantes capturent pour la photosynthèse. Le sol contient des minéraux assimilables par les racines. Ces deux ressources sont d'une importance primordiale pour la croissance des plantes naturelles [Westoby et al., 2002]. D'autres ressources comme l'eau ou le CO_2 ne sont actuellement pas intégrées au modèle, ce qui correspond à la supposition qu'elles soient à valeur constante et suffisante.

La plupart des interactions entre les plantes naturelles et leur milieu dépend de la distribution spatiale des organes végétaux [Godin and Sinoquet, 2005]. Afin de rendre compte de l'hétérogénéité de l'environnement dans le modèle, le sol et le ciel sont découpés en "voxels", c'est-à-dire des blocs 3D élémentaires dont chacun contient des ressources locales. Chaque objet de la simulation est situé dans un certain voxel. Si sa géométrie n'est pas entièrement incluse dans un seul bloc, le point central est décisif. La taille des voxels influe sur la précision des résultats, mais aussi sur la complexité des calculs. Au cas où l'environnement n'est pas toroïdal, les ressources à l'extérieur des limites du terrain sont nulles.

4.1.1 Ciel

Un modèle de lumière permet d'estimer la distribution de l'éclairement dans le feuillage des plantes. Une méthode pertinente consiste à utiliser la géométrie exacte, à savoir la taille, la position et l'orientation de chaque partie morphologique, cependant elle s'avère problématique en terme de calcul lorsque la canopée des plantes à considérer possède un grand nombre d'éléments [Chelle and Andrieu, 2007]. Ainsi, le modèle de ciel proposé se sert d'une approche plus simple.

La lumière virtuelle est présente dans un cube de dimension $e_x \times e_h \times e_z$, produite par des sources lumineuses émettant des rayons parallèles à l'image du soleil. Chaque source est paramétrée par une valeur L représentant l'irradiance, c'est-à-dire l'intensité en lumière, et par un vecteur (l_x, l_y, l_z) indiquant la direction. L'irradiance totale d'un voxel résulte de la somme de toutes les sources lumineuses. Notons que les expériences décrites dans cette thèse n'utilisent qu'une instance de lumière qui est typiquement verticale.

Le ciel est divisé en $c_x \times c_h \times c_z$ voxels. Tout objet m situé dans un voxel du ciel crée de l'ombre. Pour chaque source lumineuse, l'irradiance des voxels suivant la direction de lumière est diminuée en multipliant l'intensité avec un facteur d'ombrage θ_m . Dans l'optique de réduire les temps de calcul, l'effet d'ombrage d'un objet ne dépend pas de sa surface présentée à la lumière, mais de son volume V_m . Il est donc défini par

$$\theta_m = \max\left(1 - \frac{V_m}{V}, 0\right) \quad (4.1)$$

où

$$V = \frac{e_x e_h e_z}{c_x c_h c_z} \quad (4.2)$$

dénote le volume d'un voxel du ciel. La figure 4.1 indique le principe d'ombrage pour une seule source lumineuse.

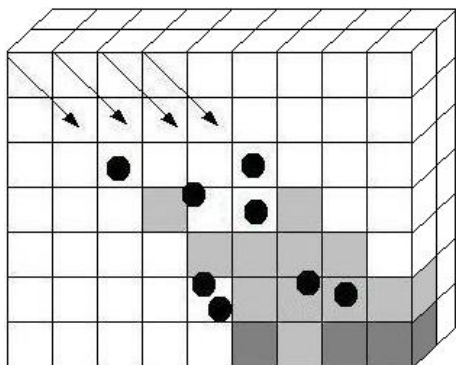


FIG. 4.1 – Effet d'ombrage dans les voxels du ciel

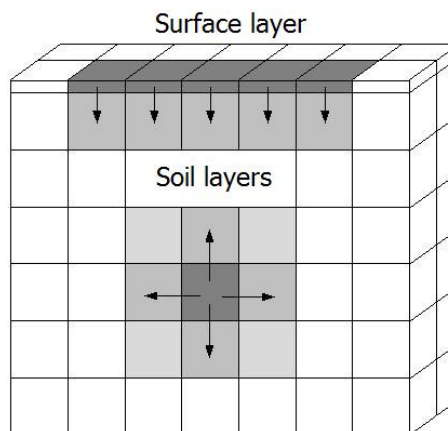


FIG. 4.2 – Infiltration et diffusion dans les voxels du sol

4.1.2 Sol

Un modèle de sol représente les dynamiques souterraines de substances chimiques comme par exemple la transformation de matière organique ou l'altération et l'écoulement des minéraux [Gherini et al., 1985, Cosby et al., 1986]). De nouveau, le modèle proposé opte pour une description simplifiée de la chimie du sol.

Le sol est un cube de dimension $e_x \times e_d \times e_z$ divisé en $s_x \times s_d \times s_z$ voxels. Les voxels du sol contiennent la seconde ressource importante pour la croissance des plantes, à savoir une quantité agrégée en minéraux. La concentration initiale est typiquement homogène et de valeur C dans chaque voxel. Afin d'estimer la propagation des nutriments dans le sol, leur flux est modélisé comme une diffusion basée sur la première loi de Fick [Fick, 1855]. Le voisinage utilisé est celui de Von Neumann aux trois dimensions, c'est-à-dire qu'il ne comprend que les voxels voisins contigus de premier ordre sans compter les diagonales. Chaque voxel a donc six voisins. La diffusion est un mouvement passif des régions les plus riches vers les régions les plus pauvres. Le mouvement de minéraux entre le voxel v et son voisin w est

$$N_{w \rightarrow v} = DS_{vw} \frac{N_w - N_v}{d_{vw}}. \quad (4.3)$$

N_v et N_w représentent la quantité de minéraux dans les voxels v et w , S_{vw} leur surface de contact, d_{vw} la distance entre leur centre, et D le coefficient de diffusion. Les S_{vw} et d_{vw} prennent leur importance lors d'un découpage autre que cubique de l'environnement. Si par exemple le voxel w se situe au dessus du voxel v , l'équation 4.3 se réécrit par

$$N_{w \rightarrow v} = Dv_x v_z \frac{N_w - N_v}{v_d} \quad (4.4)$$

avec les dimensions

$$v_x = \frac{e_x}{s_x}, v_d = \frac{e_d}{s_d}, v_z = \frac{e_z}{s_z} \quad (4.5)$$

d'un voxel du sol. Les voxels de la couche de surface ne possèdent pas de profondeur ($v_d = 0$) et servent uniquement à accueillir les minéraux déposés à partir de la composante aérienne de l'environnement. Ces ressources s'infiltrent graduellement, c'est-à-dire d'un voxel de surface s vers un voxel v de la première couche du sol avec une vitesse qui dépend du taux d'infiltration I :

$$N_{s \rightarrow v} = IS_{sv} \frac{N_s}{d_{sv}} = Iv_x v_z \frac{N_s}{v_d/2}. \quad (4.6)$$

La figure 4.2 est une représentation schématique des principes de diffusion et d'infiltration. Le modèle du sol respecte un cycle minéral simplifié. Tous les nutriments assimilés par une plante virtuelle sont rendus au sol après sa mort, de sorte que la quantité totale de minéraux dans l'environnement est constante.

4.2 Plante virtuelle

Une plante virtuelle est un agent réactif constitué d'une partie aérienne (*shoot*) et souterraine (*root*). Leur morphologie est décrite par un formalisme L-système. Le shoot produit des substances carboniques par photosynthèse, et le root assimile les minéraux du sol. Les compartiments dépendent l'un de l'autre par un échange de ressources. En effet la croissance, c'est-à-dire la production de nouvelle biomasse, demande la présence des deux ressources de carbone et de nutriments. Sous cet aspect, le modèle est proche de l'automate cellulaire évoqué en section 2.4.1. Dans l'optique d'effectuer des expériences évolutives, les paramètres déterminant la morphologie et la physiologie d'une plante sont enregistrés dans un génome artificiel mutable. L'évolution peut ainsi agir sur ces traits en favorisant la reproduction des individus qui sont les plus adaptés par rapport à un processus de sélection donné.

Les sections suivantes présentent le modèle des trois différentes composantes d'une plante virtuelle : morphologie, physiologique et génétique.

4.2.1 Morphologie

Les structures du shoot et du root sont toutes les deux décrites par un L-système dont l'alphabet est détaillé dans le tableau 4.1. Les caractères minuscules l, f, s, b, r et c représentent les modules végétaux feuille, fleur, graine, branche, racine fine et racine grossière. En tant que symboles du L-système, il s'agit de terminaux qui ne seront plus remplacés par les règles de production. Les feuilles et les racines fines sont responsables de l'assimilation des ressources, alors que les branches et les racines grossières créent les structures permettant à la plante de s'étendre dans l'espace. Les fleurs et les graines sont les modules impliqués dans le processus de reproduction.

Les caractères majuscules constituent les symboles non-terminaux et dénotent les prédécesseurs de règles. Dans la morphologie de la plante, ils correspondent aux apex où l'individu continue à croître. Finalement, six symboles spéciaux indiquent les rotations de la tortue dans l'espace selon la notation conventionnelle [Prusinkiewicz and Lindenmayer, 1990].

Notons qu'une condition est imposée à la composition des successeurs d'une règle de production : les symboles non-terminaux se situent à la fin de la chaîne entière ou

TAB. 4.1 – L'alphabet du L-system utilisé

Symbole	Compartiment	Fonction
l	shoot	terminal capturant la lumière
f	shoot	terminal produisant une fleur
s	shoot	terminal produisant une graine
b	shoot	terminal déterminant une branche de structure
r	root	terminal assimilant les minéraux du sol
c	root	terminal déterminant une racine de structure
$A..Z$	shoot/root	non-terminals représentant un apex
[]	shoot/root	terminals indiquant une ramification
$+ - / \backslash \& \sim$	shoot, root	terminals indiquant une rotation 3D

à la fin d'une expression parenthésée, c'est-à-dire directement devant une parenthèse fermante. Ceci assure que les apex d'une plante se trouvent toujours à l'extrémité d'un branchement de sorte que tout terminal produit garde sa position spatiale d'origine jusqu'à sa disparition. Pour les simulations informatiques, cette contrainte apporte un allègement important en terme de calcul. Elle reflète la croissance des plantes naturelles ligneuses au sens où un axe lignifié ne peut plus s'allonger ou changer d'orientation. La figure 4.3 montre la représentation schématique d'un exemple d'une morphologie. Les L-systèmes du modèle proposé incorporent les quatre extensions évoquées dans la section 3.2.1. Ils sont :

- *paramétriques* : Cette extension aux L-Systèmes basiques est indispensable pour modéliser le développement végétal en fonction d'états internes de la plante. A chaque module est associée une variable représentant sa biomasse. Ce paramètre conditionne l'application des règles de production du fait qu'un apex ne se développe que quand sa biomasse atteint un certain seuil. En revanche, quand la biomasse d'un module tombe à zéro, son symbole est supprimé.
- *stochastiques* : Un symbole non-terminal peut être le prédécesseur de plusieurs règles de production. Dans ce cas, la règle à déclencher est déterminée par une sélection à la roulette, c'est-à-dire de manière proportionnelle à un poids associé à chaque règle.
- *contextuels* : Le contexte gauche d'un apex peut être pris en compte pour l'application d'une règle de production. Le contexte droit n'est pas considéré parce que les apex se trouvent toujours au bout d'un branchement.
- *ouverts* : L'application d'une règle peut dépendre de l'accès aux ressources, c'est-à-dire l'intensité de la lumière et la concentration des minéraux. Dans ce cas, la règle est seulement déclenchée si une quantité minimale en ressources, respectivement r_{sh} et r_{rt} pour les compartiments shoot et root, est disponible dans l'environnement local.

Une règle de L-système est appliquée dès que la biomasse du non-terminal atteint le coût nécessaire pour la production de la chaîne successeur. Cette valeur dépend des biomasses initiales des modules qui seront générés. En plus des nouveaux modules, l'apex paie le grossissement de la structure entre lui et le pied de plante. Cette

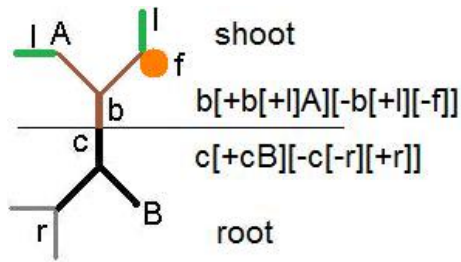


FIG. 4.3 – Exemple d'une morphologie simple

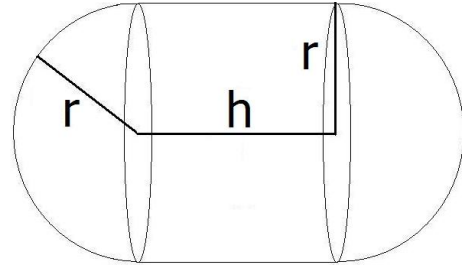


FIG. 4.4 – Géométrie d'une capsule

stipulation est basée sur le principe du “pipe model” présenté en section 3.1.2 et assure que le coût de croissance augmente avec la distance du pied de la plante. A titre d'exemple, supposons que dans la figure 4.3 la règle de production

$$A \rightarrow b[+l][-l]A \quad (4.7)$$

soit associée à l'apex A . Le déclenchement de cette règle demande donc une biomasse de

$$X = (X_b + 2X_l + X_A) + 2X_b. \quad (4.8)$$

où X_σ dénote la biomasse initiale d'un module qui correspond au symbole σ .

La géométrie des modules est basée sur des “capsules”, c'est-à-dire des cylindres aux extrémités arrondies (figure 4.4). Cette forme est particulièrement appropriée pour une détection de collision rapide [Taylor and Massey, 2001]. Les dimensions exactes d'un module m dépendent de sa biomasse actuelle X ainsi que des deux paramètres densité D_m et rapport hauteur-rayon R_m de ce type de module. Une capsule avec $R_m = 0$ correspond à une sphère. Le volume du module étant

$$V = \frac{X}{D_m}, \quad (4.9)$$

la hauteur h et le rayon r de la capsule correspondante se calculent par

$$r = \sqrt{\frac{V}{\pi(R_m + \frac{4}{3})}} \quad (4.10)$$

et

$$h = R_m r. \quad (4.11)$$

4.2.2 Physiologie

Les processus physiologiques sont inspirés du modèle transport-résistance de la section 3.1.4. Cette approche a été choisie parce qu'elle est fondamentalement mécaniste sans faire appel à des règles empiriques ou allométriques d'allocation de ressources. Autant que possible, la notation des variables de ce modèle sera utilisée telle qu'elle est écrite dans [Thornley, 1998]. Chacun des deux compartiments d'une

plante virtuelle assimile les ressources disponibles dans son environnement aérien ou souterrain. Comme la figure 3.6 l'indique, la partie aérienne capture la lumière et place le carbone photosynthétisé dans la réserve M_{shC} , et la partie racinaire absorbe les minéraux pour les déposer dans la réserve M_{rtN} .

La version originelle du modèle transport-résistance contient deux variables M_{shX} et M_{rtX} qui représentent la biomasse totale des compartiments. Dans le modèle proposé, ces valeurs correspondent à la somme des biomasses de tous les modules dont les compartiments sont composés. En revanche, les deux compartiments possèdent chacun une réserve en biomasse initiale, respectivement M_{shI} et M_{rtI} , qui est mobilisée lors de la germination de la plante virtuelle. L'assimilation, le transport et l'utilisation des ressources dépendent en grande partie de leurs concentrations

$$C_{sh} = \frac{M_{shC}}{M_{shX}}, \quad (4.12)$$

$$C_{rt} = \frac{M_{rtC}}{M_{rtX}}, \quad (4.13)$$

$$N_{sh} = \frac{M_{shN}}{M_{shX}}, \quad (4.14)$$

$$N_{rt} = \frac{M_{rtN}}{M_{rtX}} \quad (4.15)$$

dans les deux compartiments de la plante.

Assimilation

Pour une feuille l_i , le montant de carbone P_i fixé par photosynthèse est déterminé par

$$P_i = I_i \frac{k_C X_l}{1 + \frac{C_{sh}}{J_C}}. \quad (4.16)$$

I_i indique l'irradiance du voxel dans lequel la feuille est positionnée, k_C le taux d'assimilation et X_l la biomasse d'une feuille. Le dénominateur freine la photosynthèse en fonction de la concentration actuelle en carbone et une constante d'inhibition J_C . L'assimilation des minéraux par une racine fine r_i est modélisée par l'équation analogue

$$U_i = N_i \frac{k_N X_r}{1 + \frac{N_{rt}}{J_N}} \quad (4.17)$$

où N_i indique la concentration des minéraux du voxel de la racine r_i , k_N un taux d'absorption, X_r la biomasse d'une racine fine et J_N une constante d'inhibition.

Dans ces deux définitions, le modèle transport-résistance originel intègre un facteur complémentaire qui réduit l'assimilation des ressources en fonction de l'augmentation de la biomasse de la plante. Ce frein modélise le phénomène de gêne mutuelle entre les modules capteurs d'un même individu, c'est-à-dire l'auto-ombrage des feuilles et la compétition des racines pour les minéraux. Comme dans le modèle

proposé cette gène est un phénomène émergent de la morphologie, le facteur a été supprimé des équations.

Transport

Le transport des ressources entre le shoot et le root dépend de leur différence de concentration, ainsi que des résistances ρ_C et ρ_N :

$$T_{C,sh \rightarrow rt} = \frac{C_{sh} - C_{rt}}{\frac{\rho_C}{M_{shX}} + \frac{\rho_C}{M_{rtX}}}, \quad (4.18)$$

$$T_{N,rt \rightarrow sh} = \frac{N_{rt} - N_{sh}}{\frac{\rho_N}{M_{rtX}} + \frac{\rho_N}{M_{shX}}}. \quad (4.19)$$

Production

Dans les deux compartiments, la biomasse produite est calculée en fonction de la biomasse initiale, d'un taux de croissance et d'un coût de la vie. La mobilisation de la réserve de la graine s'élève à

$$I_{sh} = k_{mob} M_{shI}, \quad (4.20)$$

$$I_{rt} = k_{mob} M_{rtI} \quad (4.21)$$

avec une constante de mobilisation k_{mob} . Le taux de croissance se calcule par

$$G_{sh} = \frac{k_G M_{shX} C_{sh} N_{sh}}{1 + \frac{M_{shX}}{K_G}}, \quad (4.22)$$

$$G_{rt} = \frac{k_G M_{rtX} C_{rt} N_{rt}}{1 + \frac{M_{rtX}}{K_G}} \quad (4.23)$$

et dépend de deux constantes k_G et K_G . Ce dernier paramètre permet de réduire la vitesse de croissance avec l'augmentation de la biomasse. Notons que le dénominateur n'existe pas dans la formulation originelle du modèle transport-résistance. Il a été ajouté afin de contrôler la croissance excessive de plantes possédant des morphologies qui minimisent l'effet d'auto-ombrage, comme par exemple les individus de la figure 5.7. La perte en tissu mort et la production de détritux d'une plante sont représentées par un "coût de la vie" qui s'élève à

$$L_{sh} = \frac{k_{lit} M_{shX}}{1 + \frac{K_{M,lit}}{M_{shX}}}, \quad (4.24)$$

$$L_{rt} = \frac{k_{lit} M_{rtX}}{1 + \frac{K_{M,lit}}{M_{rtX}}} \quad (4.25)$$

contient les deux paramètres k_{lit} et $K_{M,lit}$. Pour les plantes dont la biomasse est grande par rapport à $K_{M,lit}$, le coût de la vie est donc un processus linéaire. Les minéraux perdus sont déposés dans le voxel de surface au niveau du pied de la plante. La nouvelle biomasse produite par compartiment intègre les trois dynamiques précédentes, c'est-à-dire

$$X_{sh} = I_{sh} + G_{sh} - L_{sh}, \quad (4.26)$$

$$X_{rt} = I_{rt} + G_{rt} - L_{rt}. \quad (4.27)$$

Allocation

Cette biomasse est distribuée aux modules puits de la morphologie, à savoir aux apex et, dans le shoot, également aux modules reproducteurs en train de fleurir ou de produire une graine. L'importance de demande en ressource d'un module m_i est spécifiée par un poids w_i du type de ce module. Ainsi, le module m_i du shoot reçoit la part de biomasse

$$X_i = X_{sh} \frac{w_i}{\sum w_j}, \quad (4.28)$$

et dans le root un module m_i reçoit

$$X_i = X_{rt} \frac{w_i}{\sum w_j}. \quad (4.29)$$

Dans ces équations, le dénominateur dénote la demande de tous les puits du compartiment. A noter que si X_{sh} ou X_{rt} sont négatifs, c'est-à-dire si le coût de la vie dépasse la production, les modules perdent une partie de leur biomasse.

Dynamique des réserves

Une plante virtuelle possède six réserves. D'une part, M_{shI} et M_{rtI} spécifient la quantité de biomasse disponible respectivement pour le shoot et le root lors de la germination. D'autre part, les réserves de la partie aérienne M_{shC} et M_{shN} , ainsi que celles de la partie racinaire M_{rtC} et M_{rtN} , contiennent le carbone et les minéraux assimilés par l'individu. La valeur de ces variables change sous les effets de mobilisation, d'assimilation, de transport et de croissance décrits précédemment :

$$\frac{dM_{shI}}{dt} = -I_{sh}, \quad (4.30)$$

$$\frac{dM_{rtI}}{dt} = -I_{rt}, \quad (4.31)$$

$$\frac{dM_{shC}}{dt} = \sum P_i - f_C G_{sh} - T_{C,sh \rightarrow rt}, \quad (4.32)$$

$$\frac{dM_{rtC}}{dt} = T_{C,sh \rightarrow rt} - f_C G_{rt}, \quad (4.33)$$

$$\frac{dM_{shN}}{dt} = T_{N,rt \rightarrow sh} - f_N G_{sh}, \quad (4.34)$$

$$\frac{dM_{rtN}}{dt} = \sum U_i - f_N G_{rt} - T_{N,rt \rightarrow sh}. \quad (4.35)$$

Les paramètres f_C et f_N spécifient les proportions des ressources carbone et minéraux dans la biomasse de la plante.

Cycle de vie

Au fil de son existence, une plante virtuelle passe par plusieurs phases de développement : graine, croissance juvénile, maturité sexuelle, reproduction et mort. En état de graine, les expressions du L-système du shoot et du root commencent tous les deux par un seul apex, à savoir le symbole non-terminal A . Une certaine quantité de biomasse initiale X_{seed} est partagée entre les réserves M_{shI} et M_{rtI} , permettant à la jeune plante de développer ses premiers modules. Ensuite, la croissance demande l'acquisition des ressources qui se trouvent dans l'environnement.

La floraison n'est possible qu'après une période juvénile, comme chez la plupart des plantes naturelles [Sax, 1962]. Quand un individu atteint son âge de maturité sexuelle a_{mat} , les modules fleurs initient une période d'inflorescence. Ils se comportent désormais comme des puits de ressources participant à la demande de nouvelle biomasse dans l'équation 4.28. Quand le seuil de biomasse X_{flower} est atteint, une fleur est capable de produire une graine.

Du fait que les agents pollinisateurs tels que le vent ou les insectes ne soient pas modélisés, la pollinisation a lieu avec une probabilité p_{poll} par pas de temps. Si elle réussit, le module fleur est remplacé par un module graine, et la biomasse de la fleur fanée est rendue à l'environnement. La graine contient une copie mutée du génotype de la plante mère (voir la section suivante). Après l'accumulation d'une quantité X_{seed} en biomasse, la graine est considérée comme mûre et dispersée aléatoirement au voisinage de la plante mère à une distance maximale de d_{seed} . Le module graine redevient un module fleur et peut ainsi produire une nouvelle inflorescence.

Dans un terrain pauvre en ressources, la biomasse des modules puits d'une plante, c'est-à-dire apex, fleur et graine, risque de devenir nulle, ce qui mène à leur suppression de la morphologie. Un individu qui ne possède plus aucun module puits est considéré comme mort. En vue de simplification du processus de vieillissement, la durée de vie des plantes virtuelles est limitée par un âge maximal. Ainsi, si la plante ne périt pas par manque de ressources, elle meurt après la période a_{max} . Tous les nutriments d'une plante morte sont rendus à l'environnement. Les minéraux des racines sont placés dans les voxels correspondants, et ceux de la partie aérienne dans les voxels de surface situés au dessous des modules en question. Le cycle de carbone n'étant pas modélisé, il est supposé que cette ressource s'évapore des plantes mortes.

4.2.3 Génotype

Les paramètres décrits dans les deux sections précédentes sont réunis en tant que jeu d'informations génétiques, le génotype, qui peut être soumis à des processus de variation et de sélection selon les principes de l'évolution artificielle. Le génotype intègre les valeurs réelles

$$\begin{aligned} - & 0 \leq rotH_{sh}, rotU_{sh}, rotL_{sh} < 2\pi, \\ - & 0 \leq rotH_{rt}, rotU_{rt}, rotL_{rt} < 2\pi \end{aligned}$$

comme paramètres morphologiques, spécifiant en radian le mouvement de la torue lors d'une commande de rotation. Le génotype contient également tous les paramètres physiologiques d'une plante :

- $0 \leq k_C, k_N$: les taux d'assimilation (équations 4.16 et 4.17), spécifiant la vitesse à laquelle la plante est capable de capturer les ressources de l'environnement,
- $0 \leq J_C, J_N$: les paramètres d'inhibition (équations 4.16 et 4.17) qui freinent l'assimilation des ressources dans le cas d'une saturation,
- $0 \leq f_C, f_N \leq 1$: les taux d'utilisation des ressources (équations 4.32 à 4.35), déterminant la proportion de carbone et de minéraux impliquée dans la production de biomasse,
- $0 \leq \rho_C, \rho_N$: les résistances du transport des ressources (équations 4.18 et 4.19), contrôlant la vitesse des flux de ressources entre les deux compartiments de la plante,
- $0 \leq k_G, K_G$: les paramètres de croissance (équations 4.22 et 4.23), représentant le taux et le frein de production de nouvelle biomasse,
- $0 \leq k_{lit}, K_{M,lit}$: les paramètres du coût de la vie (équations 4.24 et 4.25) qui conditionnent le taux de détritux,
- $0 \leq k_{mob}$: le taux de mobilisation (équations 4.20 et 4.21) qui définit la vitesse à laquelle la biomasse initiale d'une graine est disponible pour la croissance,
- $0 \leq r_{sh}, r_{rt}$: les ressources minimales pour le déclenchement d'un apex, faute de quoi la règle de production n'est pas appliquée même si la biomasse est suffisante,
- $0 \leq X_{flower}$: la biomasse d'une fleur considérée comme épanouie et prête à la pollinisation,
- $0 \leq p_{poll} \leq 1$: la probabilité de fécondation en tant que paramètre agrégé des activités d'agents pollinisateurs,
- $0 \leq X_{seed}$: la biomasse d'une graine, considérée comme mûre, qui sera dispersée dans l'environnement,
- $0 \leq d_{seed}$: la distance maximale de la dispersion d'une graine autour de la plante mère,
- $0 \leq a_{max}$: l'âge maximal d'une plante,
- $0 \leq t_{mat} \leq 1$: le seuil de maturité sexuelle par rapport à a_{max} , c'est-à-dire que $a_{mat} = t_{mat} * a_{max}$. La modélisation de ce seuil en tant que valeur relative à a_{max} crée un dilemme entre longévité et arrivée rapide à la maturité.

Quant aux paramètres J_C , J_N et K_G qui se situent au dénominateur, une valeur de zéro indique exceptionnellement que ce facteur est dans ce cas inhibé dans l'équation. Pour chaque type de module (feuille l , branche b , fleur f , racine grossière c , racine fine r , apex A, \dots, Z), le génotype spécifie

- $0 \leq w$: le poids qui spécifie son importance en tant que puits (équations 4.28 et 4.29). Cette valeur n'est strictement positive que pour les types apex et fleur et graine,
- $0 < X$: la biomasse initiale (équations 4.8, 4.16 et 4.17)
- $0 \leq R$: le rapport hauteur-rayon de la capsule (équations 4.10 et 4.11) ,
- $0 < D$: la densité (équations 4.9) , sinon zéro.

Finalement, le génotype comprend les règles de production des L-systèmes pour le shoot et le root. Bien que ces L-systèmes soient potentiellement contextuels et stochastiques, ils sont restreints aux DOL-systèmes pour la totalité des études

évolutionnaires. Dans un tel jeu de règles, le premier symbole prédécesseur est A , le second symbole B et ainsi de suite. Cette contrainte a été ajoutée dans l’optique de réduire, dans un premier temps, l’espace de recherche génétique pour une meilleure compréhension des résultats.

Les opérateurs génétiques

Le génotype des plantes virtuelles contient des variables réelles et des règles de L-systèmes, et des opérateurs différents sont appliqués pour ces deux types de données. Au niveau des paramètres réels, un opérateur de mutation et un opérateur de croisement sont définis.

- *muteValue* : cet opérateur effectue une “mutation uniforme” [Michalewicz, 1992] avec une probabilité p_{value} et en fonction d’un paramètre $0 \leq v_{value} \leq 1$ spécifiant, de manière proportionnelle, la variation maximale :

$$x \xrightarrow{\text{muteValue}} y \in [x(1 - v_{value}), x(1 + v_{value})]. \quad (4.36)$$

- *crossValues* : afin de maintenir la métaphore de gènes contenus dans un génotype, l’opérateur de croisement est “discret” [Mühlenbein and Schlierkamp-Voosen, 1993], c’est-à-dire qu’il sélectionne au hasard l’une des valeurs correspondantes des deux génotypes et la recopie vers l’individu descendant.

De manière générale, seulement une partie des variables réelles sont soumises à l’évolution pour une étude donnée, tandis que les autres constituent des paramètres fixes de l’expérience. Cette limitation permet une analyse plus précise des dynamiques évolutionnaires d’un nombre choisi d’éléments du génotype.

Les opérateurs génétiques des L-systèmes sont inspirés de la littérature [Hornby and Pollack, 2001a, Ebner et al., 2002]. Notons qu’il s’agit d’une définition préliminaire de mutations et de croisements, étant donné que la priorité des recherches de cette thèse réside dans l’étude des adaptations des plantes virtuelles sous un angle biologique et non dans l’optimisation du système évolutionnaire. Peu d’analyses sur les opérateurs des L-systèmes d’un point de vue fondamental, ainsi que sur leur efficacité, ont été effectuées à ce jour. Une recherche approfondie à ce sujet fera donc partie des perspectives de cette thèse.

Deux types d’opérateurs sont nécessaires pour explorer la totalité de l’espace de recherche des D0L-systèmes. D’une part, trois opérateurs de mutation modifient le nombre des règles :

- *deleteRule* : une règle est supprimée du L-système, ainsi que tous les non-terminaux correspondants dans les chaînes successeurs. Afin de combler la règle manquante, les symboles prédécesseurs et les non-terminaux du L-système sont renommés. De plus, les références vers la règle disparue sont supprimées. Exemple :

$$\begin{array}{l} A \rightarrow bl+B \\ B \rightarrow l[B]A \end{array} \xrightarrow{\text{deleteRule supprime } A} \begin{array}{l} A \rightarrow l[A] \end{array}$$

- *insertRule* : une règle est ajoutée au L-système. Le symbole prédécesseur est celui qui suit dans l'alphabet, la chaîne successeur est vide. Exemple :

$$\begin{array}{ccc} A \rightarrow bl+B & & A \rightarrow bl+B \\ B \rightarrow l[B]A & \xrightarrow{\text{insertRule}} & B \rightarrow l[B]A \\ & & C \rightarrow \epsilon \end{array}$$

- *duplicateRule* : une règle du L-système est dupliquée. Le symbole prédécesseur est celui qui suit dans l'alphabet, la chaîne successeur est celle d'une règle aléatoire existante. Exemple :

$$\begin{array}{ccc} A \rightarrow bl+B & & A \rightarrow bl+B \\ B \rightarrow l[B]A & \xrightarrow{\text{duplicateRule duplique } A} & B \rightarrow l[B]A \\ & & C \rightarrow bl+B \end{array}$$

Chacun de ces opérateurs est déclenché avec une probabilité p_{rule} . D'autre part, cinq opérateurs de mutation travaillent sur les chaînes successeurs. Ils sont appliqués à chaque règle des L-systèmes avec la probabilité p_{symbol} . Afin d'éviter des imbrications erronées, les parenthèses sont ignorées lors de la sélection aléatoire de symboles.

- *deleteSymbol* : un symbole est effacé. Si l'action résulte dans une parenthèse vide, celle-ci est également supprimée. Exemple :

$$A \rightarrow bl+A \xrightarrow{\text{deleteSymbol}} A \rightarrow b+A$$

- *insertSymbol* : un symbole est inséré. La position dans la chaîne est entièrement aléatoire à l'exception des sites qui suivent un non-terminal. Le type du nouveau symbole dépend d'une probabilité p_{insert} . La probabilité de créer une commande de rotation est $p_{insert}/2$, tout comme celle de générer un module terminal aléatoire. La probabilité d'apparition d'un non-terminal, tiré aléatoirement entre les symboles prédécesseurs des règles existantes, s'élève à $1 - p_{insert}$. Afin de maintenir l'intégrité du génotype, un nouveau non-terminal est encadré de parenthèses. Exemple :

$$A \rightarrow bl+A \xrightarrow{\text{insertSymbol}} A \rightarrow bl[A]+A$$

- *permuteSymbols* : deux symboles adjacents sont échangés, à moins que l'un des deux soit une parenthèse ou un non-terminal. Exemple :

$$A \rightarrow bl+A \xrightarrow{\text{permuteSymbols}} A \rightarrow b+lA$$

- *duplicateSymbol* : un symbole est inséré une seconde fois devant sa propre position dans la chaîne. La nouvelle instance est encadrée de parenthèses s'il s'agit d'un non-terminal. Exemple :

$$A \rightarrow bl+A \xrightarrow{\text{duplicateSymbol}} A \rightarrow bbl+A$$

- *replaceSymbol* : un symbole est remplacé par un autre. Le symbole remplaçant est sélectionné comme dans l'opérateur *insertSymbol*. Exemple :

$$A \rightarrow bl+A \quad \xrightarrow{\text{replaceSymbol}} \quad A \rightarrow b^{\wedge}+A$$

Finalement, deux opérateurs de croisement sont définis pour les DOL-systèmes :

- *crossRules* : cet opérateur agit au niveau des règles entières et remplace au hasard, via un croisement discret, les règles d’un génotype par celles de l’autre génotype ayant le même symbole prédécesseur. A noter que le nombre des règles pouvant varier lors de l’évolution, cet opérateur n’a pas d’effet si le deuxième génotype ne dispose pas d’une règle correspondante. Exemple :

$$\begin{array}{l} A \rightarrow bl+[A]B \\ B \rightarrow l[\&B]A \\ A \rightarrow [lB]/f \\ B \rightarrow -lf[A] \end{array} \quad \xrightarrow{\text{crossRules}} \quad \begin{array}{l} A \rightarrow bl+[A]B \\ B \rightarrow -lf[A] \end{array}$$

- *crossBrackets* : cet opérateur se rapproche du croisement des sous-arbres de la programmation génétique. A l’instar de *crossRules*, il sélectionne l’une des deux règles puis remplace avec une probabilité p_{bracket} une expression imbriquée dans la chaîne successeur par une expression imbriquée de la règle correspondante du deuxième génotype. Au cas où $p_{\text{bracket}} = 0$, *crossBrackets* est identique à *crossRules*. Exemple :

$$\begin{array}{l} A \rightarrow bl+[A]B \\ B \rightarrow l[\&B]A \\ A \rightarrow [lB]/f \\ B \rightarrow -lf[A] \end{array} \quad \xrightarrow{\text{crossBrackets, } p_{\text{bracket}}=1} \quad \begin{array}{l} A \rightarrow bl+[lB]B \\ B \rightarrow l[A]A \end{array}$$

4.3 Validations

Le modèle de la section précédente a été implémenté dans le cadre d’une plateforme de simulation appelée “Darwin’s Park”. Le nom suggère que ce logiciel est destiné à l’étude des dynamiques évolutives qui émergent entre différents acteurs d’un écosystème virtuel. Développé en C++, Darwin’s Park utilise la librairie “Object-Oriented Graphics Rendering Engine” [Ogre, 2008] pour la représentation graphique en 3D et le moteur physique “Open Dynamics Engine” [ODE, 2008] pour la détection de collision. Une brève introduction de l’architecture et du fonctionnement de la plateforme est fournie dans l’annexe B.

Une fois un modèle conçu, il est indispensable de vérifier son bien-fondé par une phase de validation. En effet, si les plantes virtuelles sont censées rendre des résultats fiables au niveau évolutif, nous devons nous assurer qu’elles reproduisent les phénomènes les plus essentiels en adéquation qualitative avec les plantes naturelles à des échelles de temps inférieures, à savoir individuelle et populationnelle.

Pour démontrer la pertinence de leur modèle de plantes, Colasanti et Hunt identifièrent cinq dynamiques fondamentales de comportement végétal que “tout modèle de croissance réaliste devrait posséder” [Colasanti and Hunt, 1997] :

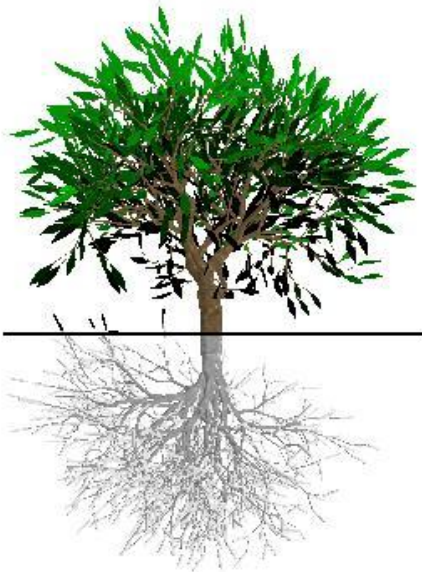


FIG. 4.5 – *Croissance droite sous des conditions standards*

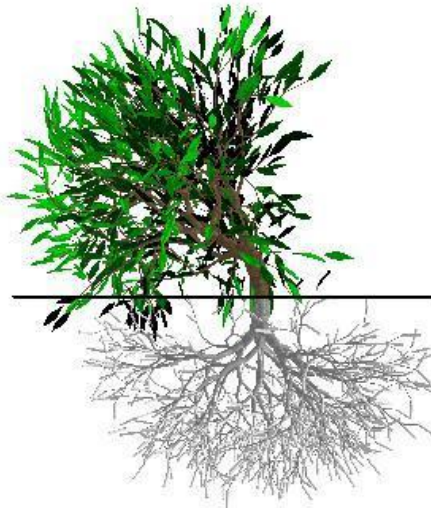


FIG. 4.6 – *Phototropisme vers une lumière venant de gauche*

- une croissance vers les ressources [Hutchings, 1988], afin d’optimiser la photosynthèse et l’assimilation des minéraux,
- une courbe sigmoïdale de croissance individuelle [Evans, 1972, Hunt, 1982], c’est-à-dire une augmentation initialement exponentielle en biomasse qui finit par diminuer et s’approcher d’une limite supérieure,
- l’équilibre fonctionnel [Davidson, 1969, Brouwer, 1983] qui provoque une plus forte croissance du compartiment, aérien ou souterrain, dont assimilation des ressources s’avère insuffisante (section 3.1.2),
- la courbe de l’éclaircie naturelle [Yoda et al., 1963, Westoby, 1984], représentant la mortalité dans une monoculture équienne (3.4.1),
- le principe de l’exclusion compétitive [Gause, 1934, Hardin, 1960] qui décrit les effets de compétition entre différentes populations végétales (3.4.1).

Les étapes de validation s’inspirent des points évoqués ci-dessus. Au niveau individuel, il sera vérifié que le processus de morphogenèse exhibe des traits typiques de la croissance d’une plante en interaction avec son milieu. Deux types de comportement individuel seront étudiés. Le premier type concerne les réponses morphologiques selon les ressources disponibles dans l’environnement. Le second type porte sur les réponses physiologiques en fonction de certaines contraintes du milieu.

Au niveau populationnel, les interactions entre les plantes au sein d’une communauté seront mises à l’épreuve, en s’assurant de la pertinence du modèle par rapport aux prédictions théoriques de la dynamique des populations. Il sera considéré en particulier le phénomène de la compétition parce qu’il est d’une grande importance pour la majorité des dynamiques évolutives.

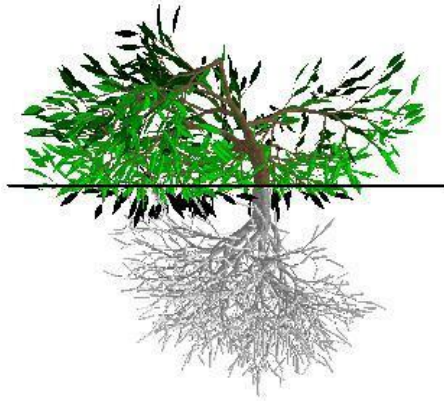


FIG. 4.7 – *Phototropisme vers une lumière venant du bas*

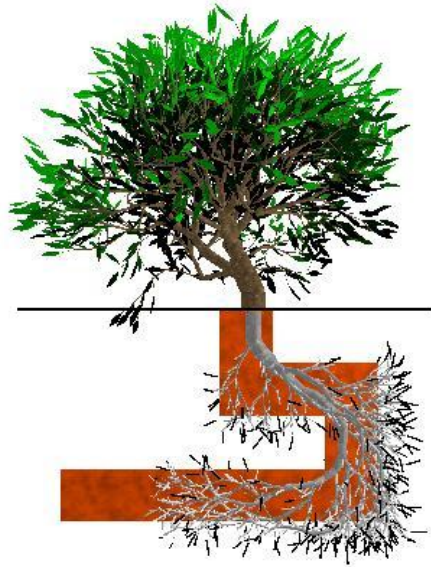


FIG. 4.8 – *Chimiotropisme des racines*

4.3.1 Réponses individuelles

Afin d’observer les réponses individuelles des plantes à l’hétérogénéité de l’environnement, différents génotypes ont été définis en s’inspirant des paramétrages de modèles apparentés [Colasanti and Hunt, 1997, Thornley, 1998, Ebner et al., 2002]. Comme propriété clé commune à chaque “espèce”, l’activation des apex dépend de l’accès aux ressources ($r_{sh} = r_{rt} = 0.5$). Le paramétrage complet d’un tel génotype peut être consulté dans l’annexe C1.

Réponses morphologiques

La première série d’expériences porte sur la capacité à développer des morphologies différentes en réponse à l’environnement, appelée la “plasticité phénotypique” [Pigliucci, 2001]. La figure 4.5 montre une espèce qui pousse de manière équilibrée en hauteur et en largeur dans un environnement dit standard, défini par une lumière verticale d’intensité 1 dans les voxels du ciel et une présence de minéraux inépuisable de concentration 1 dans les voxels du sol. La figure 4.6 illustre la propriété de “phototropisme”, c’est-à-dire la croissance en direction d’une source lumineuse. L’intérêt fonctionnel du phototropisme est d’accéder au meilleur ensoleillement possible afin d’optimiser la photosynthèse [Firn, 1994]. Dans l’exemple présenté, la plante est soumise à une lumière horizontale venant de gauche, de sorte que les feuilles et les apex du côté droit se trouvent graduellement dans l’ombre. Par conséquent, seuls les apex du côté gauche de la partie aérienne continuent à se développer et la plante se courbe dans la direction de la source lumineuse.

La lumière pour la croissance de la plante de la figure 4.7 provient verticalement du sol. L’individu s’adapte en développant des branches courbées vers le bas. Cette contrainte n’est pas réaliste d’un point de vue strictement biologique, mais elle illustre le potentiel des simulations informatiques à étudier de nouveaux scénarios

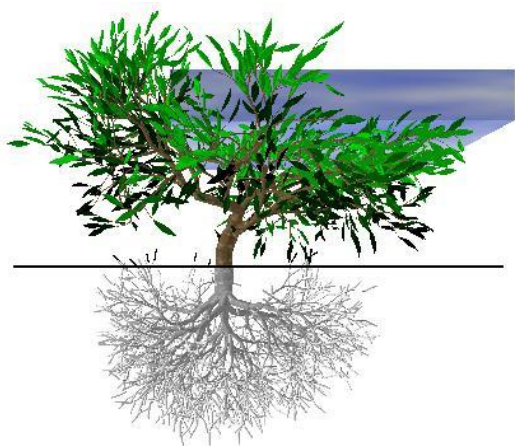


FIG. 4.9 – Collision avec un obstacle

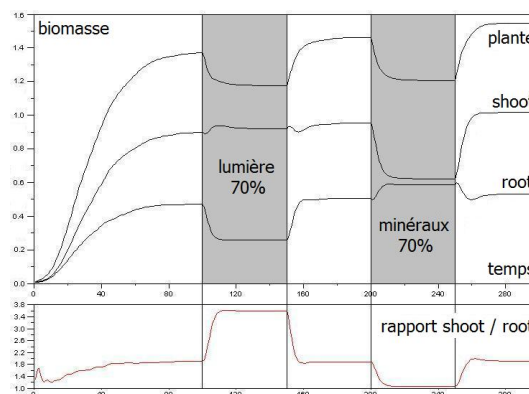


FIG. 4.10 – Allocation de ressources selon l'équilibre fonctionnel

environnementaux. Notons que, tout comme dans le modèle de [Ebner et al., 2002], il n'existe pas de vérification de collision entre les modules des plantes et la surface du sol pour des raisons de vitesse de simulation. Les branches de la partie aérienne ne continuent pas à pousser dans le sol parce que les voxels souterrains ont une intensité de lumière égale à zéro.

Chez les plantes naturelles, les apex des racines sont également sensibles à l'accès des nutriments [Filleur et al., 2005]. Une telle réaction à une stimulation chimique s'appelle "chimiotropisme" [Newcombe and Rhodes, 1904]. Pour démontrer ce comportement chez les plantes virtuelles, l'individu de la figure 4.8 croît dans un sol où les minéraux n'existent que dans un couloir étroit prédéfini. Le développement du réseau racinaire suit cette disposition spécifique des ressources.

La quatrième simulation concerne la validation des réponses par rapport à une ressource implicite du milieu : l'espace. Afin de simuler la gêne spatiale, la croissance de modules qui entrent en collision avec des objets déjà existants est abandonnée. Toutefois, le calcul géométrique requis pour la détection de collisions augmente considérablement la complexité d'une simulation de sorte qu'il est typiquement désactivé à moins d'être indispensable pour le but de l'expérience. Sans activation de collisions, l'effet de l'encombrement physique entre les objets d'un même voxel reste néanmoins représenté par une baisse des ressources explicites en lumière ou en minéraux. Pendant la croissance de la plante de la figure 4.9, la collision est vérifiée pour les modules branches b . L'individu rencontre une plaque transparente qui empêche sa croissance droite.

Ces simulations valident en particulier la première dynamique végétale évoquée, c'est-à-dire la croissance des plantes virtuelles vers les ressources. Les vidéos de ces résultats peuvent être téléchargées du site web du Laboratoire d'Intelligence Artificielle de Paris 5 [LIAP5, 2008].

Réponses physiologiques

En plus de réponses morphologiques, les plantes réelles s'adaptent à leur environnement en modifiant les flux et l'allocation des ressources dans l'organisme. Dans le modèle proposé, ce type de comportement émerge grâce aux dynamiques des équations transport-résistance.

Le graphe supérieur de la figure 4.10 montre la courbe de croissance d'une plante virtuelle et ses réponses à un accès variable des ressources. Initialement, l'individu est exposé à un environnement qui fournit les conditions standards de la section précédente. La première phase de croissance est exponentielle comme chez les plantes naturelles [Salisbury and Ross, 1992]. Le graphe inférieur indique que la simulation mène à une stabilisation du rapport entre la biomasse des deux parties d'une plante, pourtant la partie aérienne développe plus de biomasse que le réseau racinaire. Ce phénomène est dû à l'auto-ombrage dans le feuillage, tandis que les racines ne rencontrent pas de telles dynamiques dans le sol. En effet, la performance réduite des feuilles ombragées mène à un taux d'assimilation plus faible par unité de biomasse que celui des racines. Selon le principe de l'équilibre fonctionnel, l'allocation des ressources se décale en faveur du compartiment aérien.

Après 100 unités de temps, la plante atteint sa taille maximale, c'est-à-dire que le coût de la vie et la production de biomasse entrent en équilibre, de sorte que la croissance exhibe une courbe sigmoïdale. Cette simulation valide la deuxième dynamique végétale.

Quand la lumière est atténuée, la plante subit une perte globale de biomasse accompagnée d'une allocation augmentée des ressources vers le shoot. Quand la lumière est rétablie, le rapport des deux biomasses repasse à sa valeur initiale, et la plante retrouve son ancien équilibre. De même manière, l'allocation des ressources change en faveur des racines quand la concentration des minéraux du sol est réduite.

La figure 4.11 montre une série d'individus qui ont poussé dans des environnements constants à ressources réduites. De manière générale un manque de ressources produit une faible croissance au niveau de la plante entière, mais les morphologies présentées révèlent également des priorités d'allocation : en fonction du type de la ressource déficiente, les plantes exhibent un plus grand volume du compartiment aérien ou souterrain. Ainsi, la troisième dynamique végétale est observée.

Une caractéristique complémentaire du modèle transport-résistance concerne le

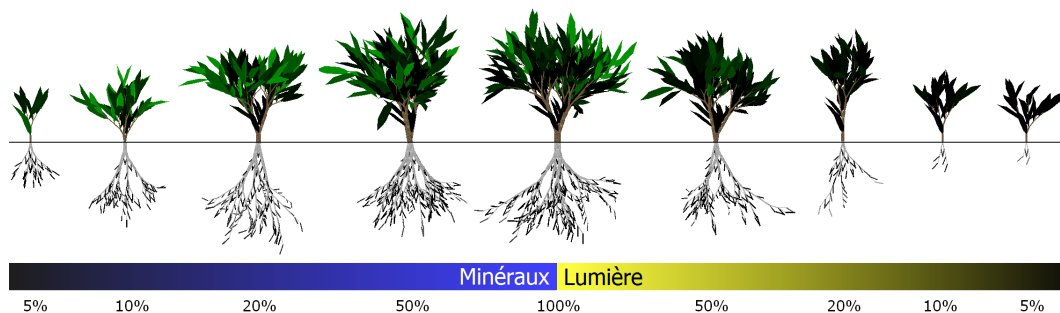


FIG. 4.11 – Différences de morphologie dues à l'équilibre fonctionnel

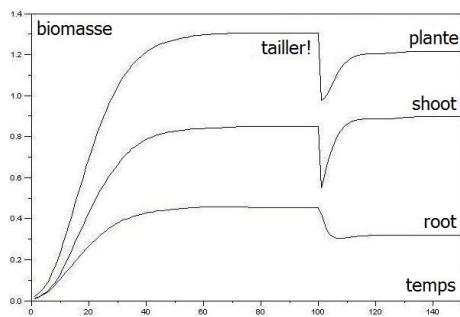


FIG. 4.12 – Rétablissement de biomasse après la taille

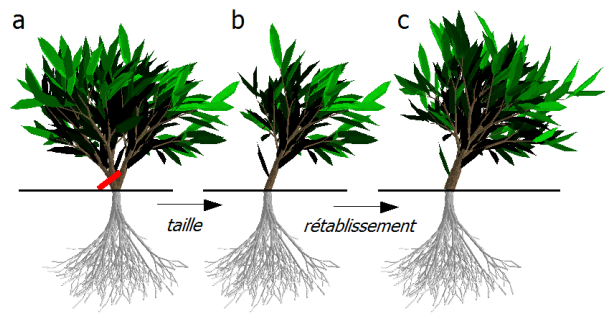


FIG. 4.13 – Rétablissement après la taille

rétablissement après une perte subite de biomasse telle que l'amputation d'une partie de la morphologie. La figure 4.12 trace l'activité physiologique d'une plante lors d'un événement de taille au niveau de la partie aérienne. L'individu régénère sa biomasse, mais il ne retrouve pas ses valeurs initiales. En effet, la morphologie repoussée engendre un changement dans le degré d'auto-ombrage et donc de photosynthèse (figure 4.13). En conséquence de l'équilibre fonctionnel, le rapport de biomasse entre le houppier et les racines a trouvé un nouvel équilibre.

4.3.2 Dynamiques populationnelles

Après avoir abordé des expériences de validation au niveau individuel, le regard se portera sur les aspects liés aux interactions dans une communauté de plantes engendrant les dynamiques vues en section 3.4.1. La compétition peut être définie comme “la tendance pour des plantes voisines à utiliser le même quantum de lumière, de nutriment, d'eau ou de volume d'espace” [Grime, 1979]. D'une part, la compétition “intraspécifique” a lieu entre les individus de la même espèce. La figure 4.14a montre deux plantes aux génotypes identiques ayant poussé à peu de distance. Leur séparation, visualisée dans la figure 4.14b, révèle la gêne mutuelle tant au niveau aérien

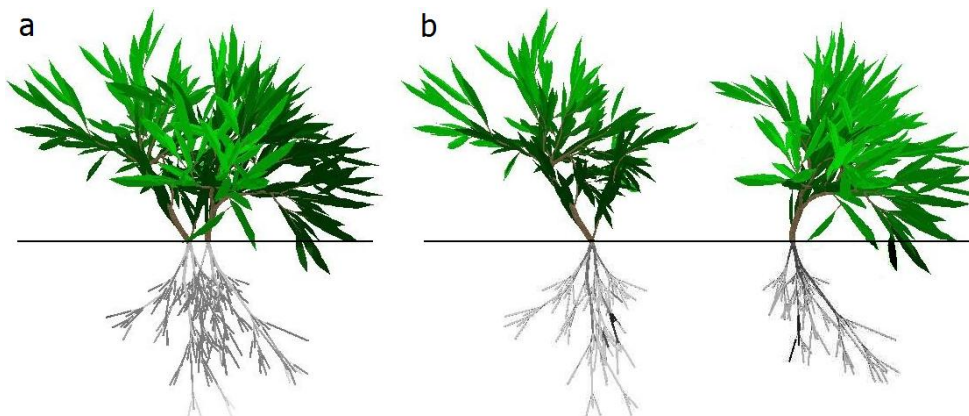


FIG. 4.14 – Interactions au sein d'une même espèce

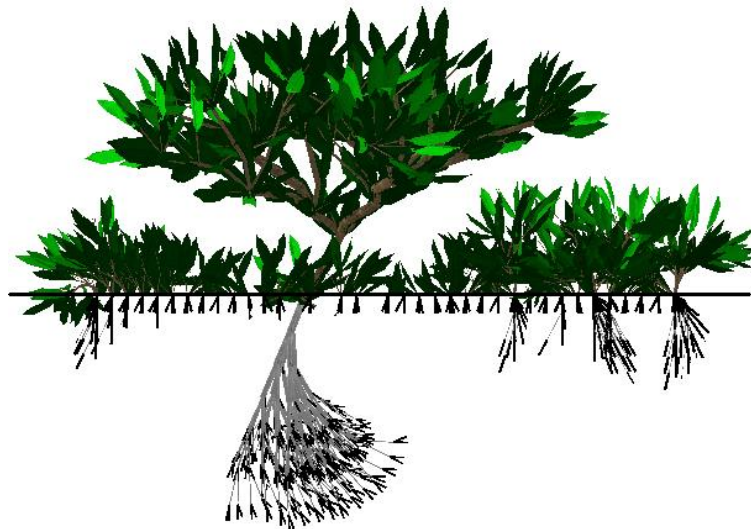


FIG. 4.15 – *Interactions entre différentes espèces*

que souterrain. D’autre part, la compétition “interspécifique” détermine la relation entre différentes espèces d’une communauté. A titre d’illustration, l’espèce herbacée de la figure 4.15 se développe mal au dessous du houppier de l’arbre dû à un manque de lumière.

Eclaircie naturelle

Pour l’émergence de la quatrième dynamique végétale, c’est-à-dire l’étude du phénomène de l’éclaircie naturelle dans une monoculture équienne, n graines d’une espèce virtuelle sont placées de façon aléatoire sur un terrain limité et toroïdal. Le nombre des plantes est si élevé par rapport à la taille du terrain que les individus entreront inévitablement en interaction au cours de leur développement. La totalité des paramètres peut être consultée dans l’annexe C2. Durant une période de 100 unités de temps, la densité N et la biomasse W d’un individu moyen sont enregistrées à 10 intervalles réguliers.

La figure 4.16 montre le résultat moyen de 10 simulations à partir de cinq quantités de graines différentes. Après une période de croissance initiale durant laquelle la biomasse des plantes augmente sans gêne mutuelle, les populations subissent une éclaircie dont les trajectoires suivent une ligne droite. Ces trajectoires semblent cependant posséder une inclinaison légèrement plus faible que $-3/2$. En effet, cette valeur se déduit par une réflexion théorique qui idéalise la morphologie des plantes en tant que cubes [Yoda et al., 1963]. Il existe donc une certaine divergence entre le résultat des simulations et cette prédiction. L’élément essentiel de l’éclaircie naturelle est la relation linéaire entre le logarithme de la biomasse et le logarithme de la densité d’une population [Vandermeer and Goldberg, 2003]. Sur la plateforme, des pentes entre -1.5 et -1.1 ont été observées selon l’espèce virtuelle étudiée.

Les deux dernières validations portent sur des dynamiques qui intègrent le processus de reproduction : la croissance logistique et la compétition interspécifique

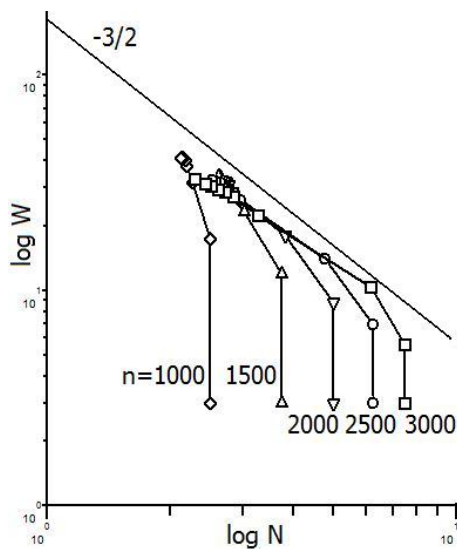


FIG. 4.16 – L'éclaircie naturelle sur la plateforme

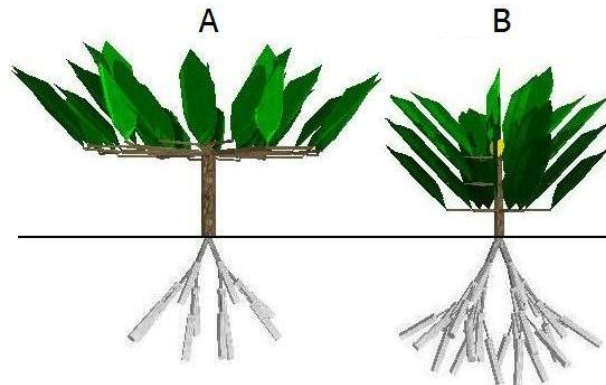


FIG. 4.17 – Morphologie des espèces mises en compétition

selon Lotka-Volterra. Dans cette optique, deux espèces *A* et *B* capables de se reproduire et de se propager ont été modélisées. Comme les scénarios populationnels ne considèrent pas d'effets évolutifs, l'application d'opérateurs génétiques est désactivée pour les simulations du reste de ce chapitre. Toute graine contient donc le même génotype que la plante mère. Les deux espèces, décrites dans l'annexe C3, possèdent un paramétrage identique à l'exception des règles de production du houppier qui procure à l'espèce *A* une couronne plus haute et plus large (figure 4.17). Par rapport aux simulations individuelles, la complexité morphologique d'un individu adulte est réduite pour qu'une grande quantité de plantes puisse être simulée en un temps raisonnable. La relation aux plantes naturelles est néanmoins maintenue en interprétant les modules feuille ou racine comme des amas de leur type. En effet, la réduction du nombre de modules par plante est une méthode permettant d'adapter le modèle à un niveau d'abstraction souhaité.

Croissance logistique

Pour étudier l'invasion d'une population de plantes virtuelles dans un terrain, une graine de l'espèce *A* est placée dans un environnement limité et toroïdal. La densité N de la population est enregistrée durant 1000 pas de temps. Considérant l'âge maximal d'une plante de 50 pas de temps, cette période représente au moins vingt générations. Des expériences plus longues ne sont pas nécessaires car le système se stabilise à cause du processus de naturalisation. La figure 4.18 montre le résultat d'une moyenne de 10 simulations indépendantes. En même temps, elle affiche la trajectoire de l'équation 3.6 dont les paramètres

$$K = 13.49368, r = 0.0202664, N(0) = 0.18672$$

sont ajustés de manière à coïncider au résultat des simulations. Une telle concordance entre observation et prédiction est rarement rencontrée chez les populations natu-

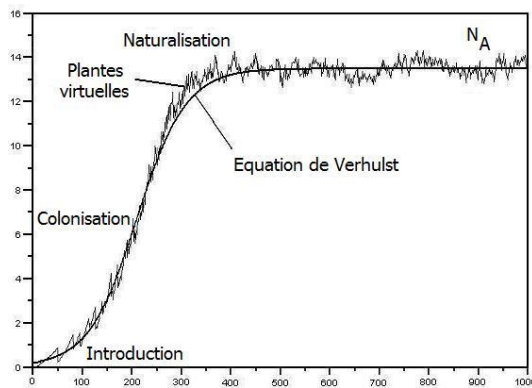


FIG. 4.18 – Invasion de l'espèce A sur la plateforme

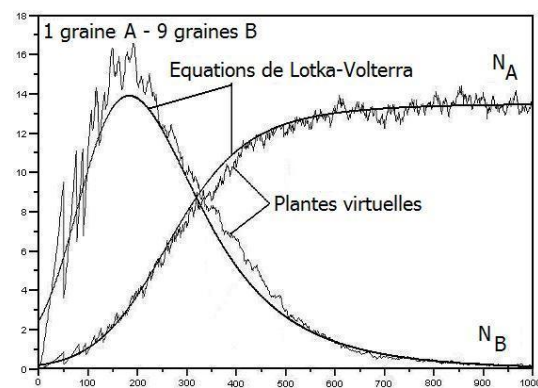


FIG. 4.19 – Compétition entre deux espèces (1 - 9 graines)

relles, dû aux variations de nombreux facteurs écologiques qui ne sont pas modélisés sur la plateforme.

Exclusion compétitive

Une graine de l'espèce A est placée parmi neuf graines de l'espèce B avec une distribution aléatoire dans le même environnement que l'expérience précédente. La figure 4.19 montre la moyenne de 10 simulations des densités N_A et N_B enregistrées pendant 1000 pas de temps. Une croissance rapide de la densité de l'espèce B est à noter à cause de sa supériorité numérique initiale, mais l'espèce A entrave son développement et finit par la mener à l'extinction. Cette dominance de l'espèce A est due à son avantage dans la compétition pour la lumière. Ces simulations constituent notamment une validation pour la cinquième dynamique végétale.

La figure comporte également les courbes décrites par les équations 3.7 et 3.8 avec les données

$$K_A = 13.49368, r_A = 0.0202664, a_{AB} = 0.2185887, N_A(0) = 1 * c_A, c_A = 0.18672, \\ K_B = 19.73255, r_B = 0.0219358, a_{BA} = 1.8539362, N_B(0) = 9 * c_B, c_B = 0.27412.$$

Une fois ce paramétrage obtenu, il est possible de prédire la compétition des deux espèces pour tout autre nombre de graines n_A et n_B , en résolvant le système dynamique à partir de $N_A(0) = n_A * c_A$ et $N_B(0) = n_B * c_B$. A titre d'exemple, les figures 4.20 et 4.21 montrent deux expériences complémentaires avec leurs trajectoires théoriques. De nouveau, l'espèce B s'effondre en faveur de celle de A. En effet, les relations

$$K_A > \frac{K_B}{a_{BA}} \quad \text{et} \quad K_B < \frac{K_A}{a_{AB}}. \quad (4.37)$$

indiquent que l'espèce B disparaît pour toutes les combinaisons de graines initiales [Krebs, 2001]. Selon le principe d'exclusion compétitive [Gause, 1934], les deux types de populations virtuelles ne possèdent pas assez de différences écologiques pour co-exister.

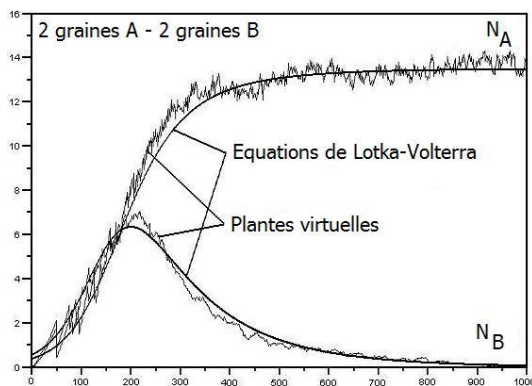


FIG. 4.20 – *Compétition entre deux espèces (2 - 2 graines)*

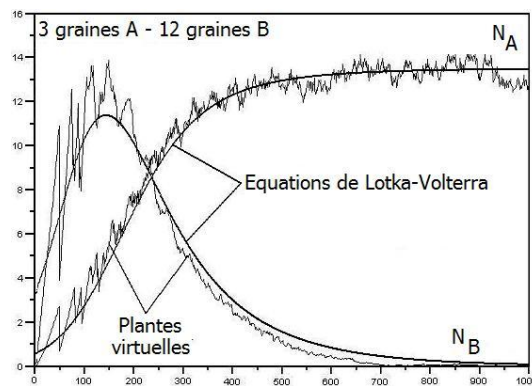


FIG. 4.21 – *Compétition entre deux espèces (3 - 12 graines)*

4.4 Synthèse

Ce chapitre définit un modèle de plantes destiné aux études des dynamiques évolutionnaires dans les communautés végétales. Le modèle est fondé sur le couplage de deux approches reconnues par la littérature, à savoir le formalisme L-système et les équations transport-résistance. Selon les concepts de la vie artificielle, l'ensemble des règles de croissance d'une plante virtuelle est décrit dans son génotype. Les modes de croisement ainsi que la survenance de mutations sont modélisés par l'application d'un nombre d'opérateurs génétiques.

A travers les expériences décrites dans ce chapitre, le modèle proposé a pu être validé en tant que modèle individuel et populationnel de plantes. En particulier, les simulations ont présenté l'émergence de cinq dynamiques fondamentales de comportement végétal évoquées dans la littérature [Colasanti and Hunt, 1997]. Plusieurs études de croissance isolée ont permis d'observer, de manière cohérente par rapport aux plantes réelles, des réponses morphologiques et physiologiques en fonction des contraintes de l'environnement. Les simulations de communauté de plantes ont affirmé que le modèle cadre avec les prédictions des équations principales en dynamique des populations. La plupart de ces résultats sont également décrits dans [Bornhofen and Lattaud, 2008a].

Il est important de noter que, dû au caractère simplifié du modèle, les résultats de ce chapitre sont de nature qualitative. En outre, hormis un jeu de valeurs proposé pour le modèle transport-résistance dans [Thornley, 1998], peu de données botaniques ont été disponibles pour permettre la mise en place de scénarios quantitativement pertinents vis-à-vis des plantes naturelles. Tout comme les autres travaux en vie artificielle en section 2.4.1, le modèle proposé permet d'observer des tendances, des dépendances, des relations entre ses éléments sans garantir une pertinence des mesures prises dans l'absolu. Des voies d'études quantitatives de l'approche, en comparaison avec la biologie, sont abordées dans les perspectives de cette thèse.

Chapitre 5

Expériences

*“There is no such thing as a failed experiment,
only experiments with unexpected outcomes.”*

Richard Buckminster Fuller

Ce chapitre décrit un ensemble d’expériences évolutives effectuées avec le modèle des plantes virtuelles. La différence fondamentale par rapport aux simulations antérieures est l’appel aux opérateurs qui introduisent des variations génétiques au fil des générations. Les résultats sont structurés en trois sections. La première section se focalise essentiellement sur l’adaptation morphologique des végétaux, en limitant l’évolution aux L-systèmes sans mutation des paramètres physiologiques du génotype. La deuxième section porte sur une série de problématiques qui relèvent de la théorie d’histoire de vie. Il s’agit de l’étude de compromis, tant au niveau morphologique que physiologique, qu’une plante doit trouver en fonction de l’environnement rencontré pour accomplir son cycle de vie. Les expériences de la troisième section se placent dans le domaine de l’évolution artificielle et sont entreprises dans l’optique de comprendre les dynamiques qui émergent dans un L-système évolutif et d’optimiser ses performances.

5.1 Evolution morphologique

5.1.1 Evolution interactive

L’un des éléments clés de la boucle évolutive vue en section 2.3.1 est le concept de fitness qui guide la recherche vers des solutions appropriées. Une fonction d’évaluation est typiquement définie afin d’estimer la performance de chaque individu de la population. Les algorithmes évolutifs interactifs (*interactive evolutionary computing*) sont une technique d’optimisation qui est appliquée lorsqu’il est difficile voire impossible de formaliser une telle fonction. Dans ce cas, le processus de sélection n’est pas automatique, mais il demande l’évaluation subjective d’un humain. Selon [Takagi, 2001], le travail pionnier de cette approche fut la création des biomorphs évoqués en section 2.2.2. A chaque génération, une petite

population de biomorphs est affichée à l'écran, permettant de sélectionner l'individu dont la ressemblance est la plus forte avec une morphologie recherchée, et ceci jusqu'à la satisfaction, ou la fatigue, de l'utilisateur.

L'outil de design graphique "ArtiE-Fract" [Chapuis and Lutton, 2001, Lutton, 2006] est un représentant typique de la démarche d'évolution interactive. ArtiE-Fract permet à l'utilisateur de diriger la recherche dans un espace génétique qui se traduit en formes fractales, en inspectant une population d'images auxquelles il attribue des valeurs de fitness. Les meilleurs individus sont ensuite sélectionnés, croisés et mutés pour donner naissance à une nouvelle série de fractales. Hormis la possibilité de varier les images par ce processus évolutionnaire, celles-ci peuvent aussi directement être manipulées au niveau de leur géométrie et de leurs couleurs. La figure 5.1 montre une capture d'écran du logiciel.

En effet, combinant l'efficacité des algorithmes évolutionnaires à varier les solutions d'un espace de recherche avec la capacité des humains à juger des structures abstraites, l'évolution interactive est particulièrement appropriée pour la création artistique. Le célèbre infographiste Karl Sims dédia une grande partie de son travail à la synthèse d'images à base d'une représentation génétique [Sims, 1991]. Dans un contexte plus applicatif, l'approche a entre autres été utilisée pour la réalisation de portraits-robots [Johnston, 1991], l'aide à la conception de pages HTML [Monmarche et al., 1999] ou, dans le domaine médical, le paramétrage de prothèses auditives [Takagi and Ohsaki, 1999], voire d'implants cochléaires [Bourgeois-République et al., 2005].

Dans le but d'explorer le potentiel évolutionnaire du modèle et de se familiariser avec la plateforme développée, le principe d'évolution interactive a été appliqué au contexte des plantes virtuelles. Plusieurs travaux ont déjà été publiés à ce sujet [Sims, 1991, McCormack, 1993, Mock, 1998], cependant deux différences fondamentales existent par rapport au projet présenté. D'une part, ces travaux antérieurs utilisent des modèles de plantes purement morphologiques, d'autre part ils ne considèrent que la partie aérienne d'un végétal sans prendre en compte son réseau racinaire. Les résultats de cette section sont synthétisés dans [Bornhofen and Lattaud, 2006a].

Description

Une population de neuf plantes pousse dans un "jardin virtuel" durant 30 unités de temps. La graine placée en haut à gauche du terrain est celle de la plante mère. Les huit autres graines en sont des copies mutées, semées à des distances régulières. La figure 5.2 montre l'agencement du jardin d'un point de vue aérien. Comme une plante virtuelle est une structure 3D qui est difficile à appréhender par un seul plan, l'utilisateur possède la possibilité de diriger la caméra à travers la visualisation du jardin afin d'évaluer chaque individu sous différents angles de vues. Ensuite, il choisit une plante, selon ses critères subjectifs de sélection, qui sert de base pour la mise en place de la génération suivante.

De manière analogue à la version originelle des biomorphs ne sont appliqués que les opérateurs de mutation, alors que les opérateurs de croisement sont inhibés. Les probabilités des opérateurs sont définies comme $p_{rule} = p_{symbol} = 0.1$ suivant la configuration d'évolution de L-systèmes décrite dans [Ebner et al., 2002]. La probabilité de terminaux est $p_{insert} = 0.66$ afin de provoquer une apparition équilibrée entre

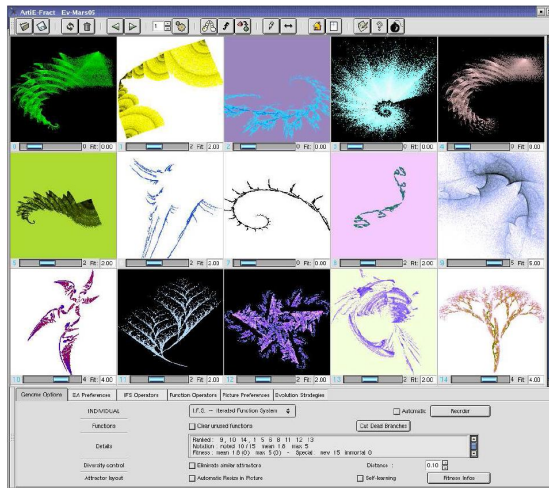


FIG. 5.1 – Le logiciel *ArtiE-Fract* [Lutton, 2006]

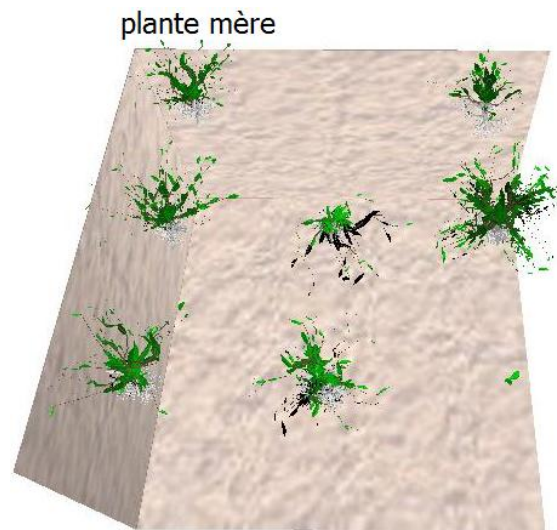


FIG. 5.2 – Vue d’oiseau sur le jardin virtuel

les trois types de symbole module, apex et commande de rotation. En tant que paramètres réels influant sur la morphologie, les angles de rotation de la tortue ainsi que les rapports hauteur-rayon des capsules sont également soumis à la mutation, avec une variation maximale de $v_{value} = 0.2$. Les autres valeurs d’un génotype sont fixes. Le paramétrage complet d’une plante initiale et celui de l’environnement se trouvent dans l’annexe C4.

Résultat

Lors des expériences, toutes les graines semées au jardin virtuel ne développent pas de morphologie complexe. En effet, une partie des mutations est “délétère”, c’est-à-dire qu’elles mènent à des génotypes non viables. Dans l’exemple de la figure 5.2, une plante ne produit qu’une seule feuille, et une autre ne germe pas du tout. L’observation illustre l’importance du choix des opérateurs génétiques et de leur paramétrage, afin de générer des variations génétiques tout en maintenant l’intégrité des génotypes. Dans la section 5.3, l’étude de ce dilemme classique entre l’exploration et l’exploitation de l’espace génétique [Goldberg, 1989] fera l’objet d’expériences avec la plateforme Darwin’s Park.

La figure 5.3 montre quatre créations réalisées en différentes sessions interactives. Les formes ont été sélectionnées dans l’optique de captures d’écran artistiques, en préférant des morphologies sans fleurs qui exploitent particulièrement l’aspect insolite de troncs tordus et de racines aériennes. Partant d’un génotype initial ayant deux L-systèmes vierges, c’est-à-dire ne contenant que la règle $A \rightarrow \epsilon$, ces structures ont émergé au bout d’une centaine de générations.

Les images produites par Darwin’s Park ont attiré l’attention de Cétoine, société spécialisée dans la production évolutionnaire d’images [Cétoine, 2008]. Le potentiel d’une collaboration entre Cétoine et le LIAP5 sera discuté dans les perspectives de cette thèse.

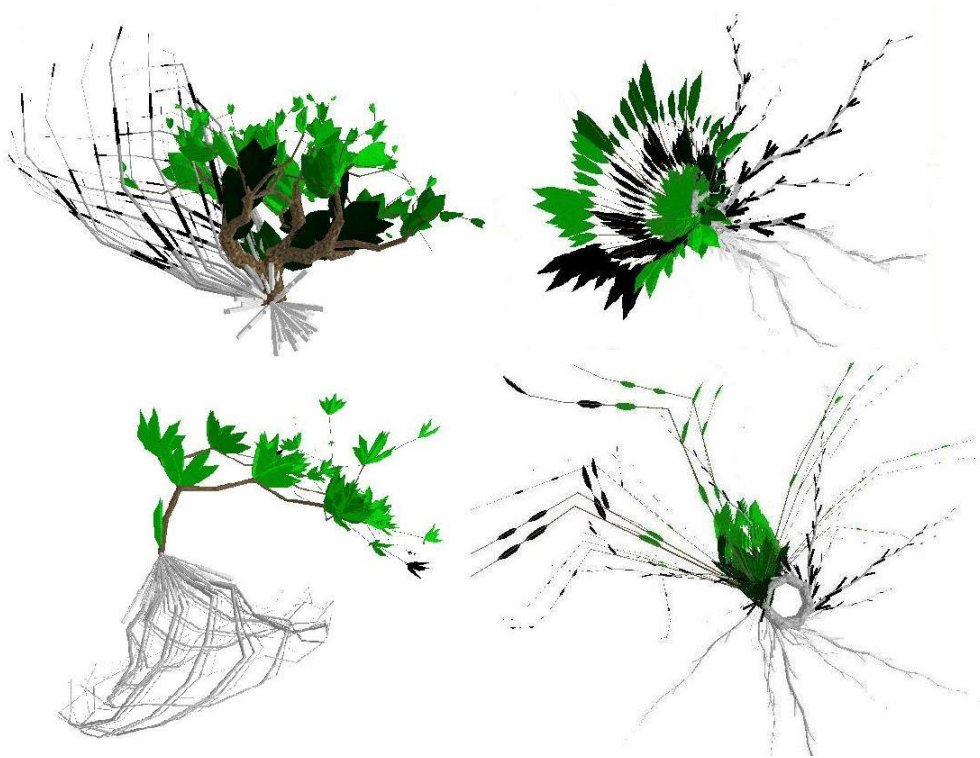


FIG. 5.3 – Créations artistiques par évolution interactive

Discussion

Ces résultats confirment que l'évolution interactive offre une technique appropriée pour réaliser des structures 3D telles que des plantes virtuelles. En particulier, elle permet la création de formes sans avoir besoin de connaître les processus sous-jacents impliqués. Il suffit qu'un utilisateur inspecte une série de populations et sélectionne à chaque génération, selon sa conception artistique, une ou plusieurs formes arbitraires qui sont utilisées dans un processus de reproduction. Karl Sims a proposé de considérer l'évolution interactive comme une coopération entre l'humain et la machine. L'humain assume les décisions sur l'esthétique visuelle, et l'ordinateur fournit la capacité mathématique à générer, croiser et muter des objets complexes. Cette combinaison permet la création de ce que ni humain ni machine pourrait produire seul [Sims, 1991].

Bien que contournant toute difficulté liée à une sélection automatique, nous nous sommes également rendu compte de certains inconvénients de cette approche. En effet, l'introduction d'une composante humaine dans un calcul itératif crée trois problèmes principaux [Takagi, 2001] :

- *Lenteur* : l'évaluation des plantes virtuelles prend un temps considérable, d'autant plus que leur structure 3D demande typiquement une inspection par différents points de vue,
- *Fatigue* : maintes sessions ont été abandonnées sans résultat notable,
- *Inconsistance* (de la fitness assignée) : il est difficile de se tenir à la création

d'une forme préméditée. Lors de nombreuses sessions, la découverte d'une morphologie inattendue a mené à un changement des critères de sélection.

Concernant les deux premiers points évoqués, les algorithmes évolutionnaires interactifs souffrent de ce que l'on appelle "le goulot d'étranglement de l'utilisateur" (*user bottleneck*). Différentes solutions ont été mises en avant pour atténuer ces problèmes [Banzhaf, 1997, Poli and Cagnoni, 1997, Takagi, 1998] :

- réduire la taille d'une population et le nombre de générations,
- réduire l'espace de recherche en une partie "à priori intéressante",
- utiliser un système d'apprentissage qui assiste dans l'évaluation, en ne présentant que les individus les plus prometteurs ou en attribuant des valeurs de fitness en fonction de la sélection humaine des générations précédentes.

Plus récemment, il a aussi été proposé de recourir à de nouvelles interfaces homme-machine telles qu'un oculomètre, dispositif qui permet la localisation du regard. Une sélection basée sur les mouvements de l'oeil se ferait plus rapidement et plus efficacement, en supposant que le regard se pose sur les individus qui portent le plus d'intérêt pour l'utilisateur [Pallez et al., 2007].

5.1.2 Biomasse

Après avoir mis en oeuvre un mode d'évolution qui implique la sélection subjective d'un utilisateur humain, il sera question d'étudier l'adaptation de la morphologie végétale à des critères de sélection objectifs, c'est-à-dire à des fonctions de fitness mesurables. L'automatisation du processus d'évaluation permet de travailler avec un nombre d'individus plus élevé que l'évolution interactive : les expériences restantes de la section 5.1 simulent 40 plantes par population durant 500 générations, au-delà desquelles l'évolution des plantes tend à stagner. Ces deux paramètres ont été déterminés expérimentalement, dans l'optique de produire des résultats concluants en un temps raisonnable. Une expérience prend entre deux et trois heures sur un PC 2GHz. L'ensemble des résultats des deux sections suivantes est également consultable dans [Bornhofen and Lattaud, 2008a].

Description

La première étude porte sur les différents types d'architecture qui émergent quand les plantes virtuelles sont notées pour leur vitesse de croissance. Dans un premier temps, toute influence mutuelle est écartée entre les individus d'une population. Chaque plante est ainsi placée séparément dans un terrain suffisamment large pour un développement sans gêne. Afin d'accorder à l'évolution autant de liberté que possible, la population initiale est formée de génotypes dont les L-systèmes sont vierges, c'est-à-dire qu'ils ne contiennent que la règle $A \rightarrow \epsilon$.

L'environnement possède une lumière verticale et une distribution initiale uniforme des minéraux. Contrairement aux simulations populationnelles, les dynamiques de diffusion sont inhibées, c'est-à-dire que $D = 0$ dans l'équation 4.3. Ce choix est fondé sur deux réflexions. D'une part, le cycle des minéraux n'est pas nécessaire pour la croissance d'une seule plante. La suppression du calcul des flux

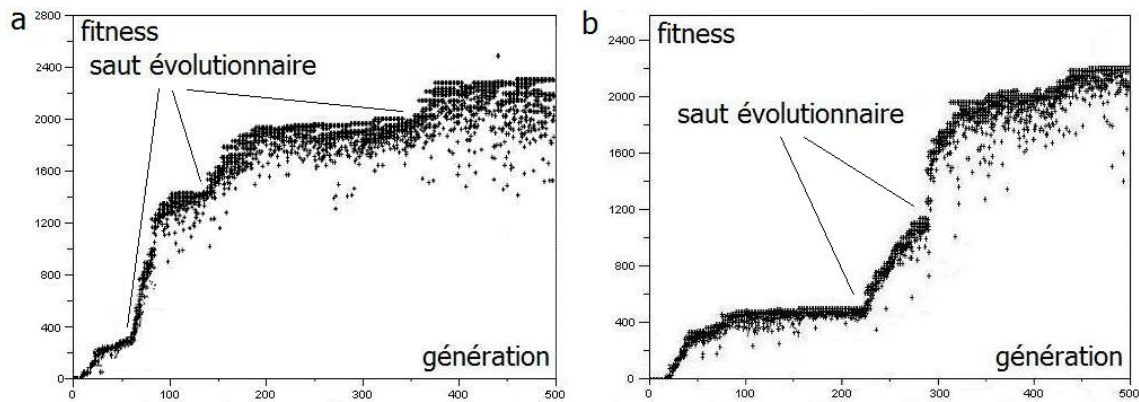


FIG. 5.4 – Courbes de fitness (isolation)

entre les voxels du sol accélère considérablement les simulations, permettant d’investir le temps gagné en taille et en nombre des populations successives. D’autre part, sans diffusion les minéraux ne se déplacent pas vers les voxels souterrains exploités, ce qui renforce la pression sélective à développer un réseau racinaire étendu. Le paramétrage précis de l’expérience est consultable dans l’annexe C5.

Après une période fixe de 30 unités de temps, chaque plante est jugée pour sa performance en termes de croissance. La fonction de fitness utilisée est

$$F_1 = X \quad (5.1)$$

où X dénote la biomasse totale produite par la plante virtuelle à la fin de la simulation. Autrement dit, plus la plante se développe, plus sa fitness est grande.

Les processus de sélection et de remplacement sont inspirés de la configuration qui a permis de générer les célèbres “blockies”, les créatures virtuelles de Karl Sims [Sims, 1994a,b]. Des tournois sont organisés afin de comparer la fitness entre 10 individus aléatoires. Le gagnant de chaque tournoi est choisi et n’est plus considéré pour les tournois ultérieurs de la même génération. 25% des individus d’une population sont ainsi retenus pour la reproduction. La nouvelle génération est composée de cette élite et de 75% d’individus créés par croisement et mutation. Notons que, malgré la survie de l’élite, le meilleur individu d’une population peut ne pas être porté vers la génération suivante au cas où il n’est invité à aucun tournoi.

Comme la vie végétale naturelle comprend deux types de reproduction, sexuée et asexuée, il y a 50% de chance qu’un descendant hérite des gènes d’un seul parent auquel les opérateurs de mutations sont appliqués. Sinon, le descendant est obtenu par un croisement de deux parents, en appliquant l’opérateur *crossRules* avant la suite des mutations. L’opérateur *crossBrackets* n’est pas employé¹. A l’instar des sessions interactives, $p_{insert} = 0.66$, $p_{rule} = p_{symbol} = 0.1$. Les deux

¹Ceci est vrai pour toutes les expériences qui utilisent une fonction de fitness explicite, c’est-à-dire celles de la section 5.1, et aussi dans les sections 5.2.1 et 5.3.2. En effet, des tests préliminaires utilisant *crossBrackets* ont indiqué un effet de cet opérateur si destructeur qu’il entrave l’évolution des plantes virtuelles. La section 5.3.1, présentant la performance du croisement sur une série de valeurs de $p_{bracket}$, confirme cette hypothèse.

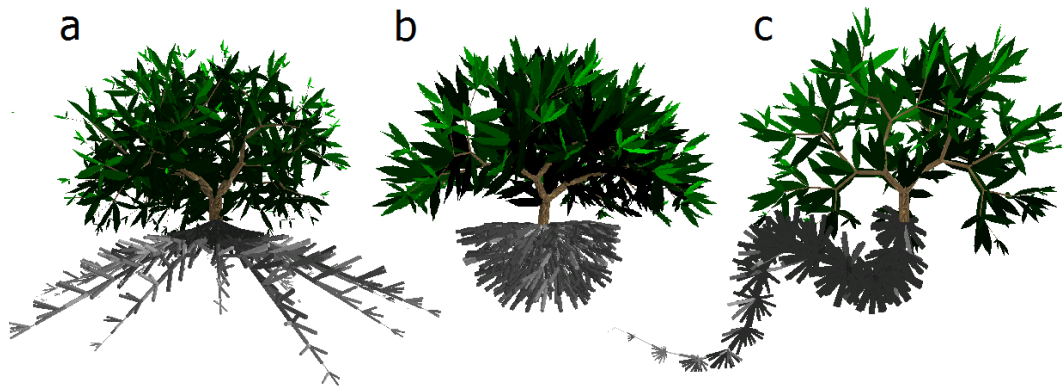


FIG. 5.5 – Morphologies aériennes buissonneuses ou arborescentes

dernières valeurs, conditionnant la fréquence des mutations, sont exagérées par rapport à l'évolution naturelle, mais elles sont adoptées afin d'accélérer le processus. 30 répétitions indépendantes de cette expérience sont effectuées.

Résultat

Dû aux L-systèmes vides, les plantes de la génération initiale ne germent pas de sorte que leur fitness est zéro. Toutefois, les mutations mènent rapidement à l'apparition de règles non triviales. Après peu de générations, les premiers individus développent des racines et des feuilles permettant d'assimiler des ressources pour leur croissance. La figure 5.4 montre la performance de l'élite durant deux expériences typiques. La fitness augmente au fil des générations puis tend à plafonner vers la fin. En particulier, le graphe affiche des phases pendant lesquelles l'évolution est lente voire stagnante, interrompues par des périodes où la fitness augmente rapidement. Dans la figure 5.4a, un individu performant de la génération 440 aurait probablement initié une autre saccade, mais il a été perdu dû à une composition inopportune des tournois. Ces "sauts évolutifs" ne se produisent pas systématiquement, et leur apparition varie en durée et en pente.

Chaque expérience produit une morphologie différente qui, compte tenu de la fonction de fitness, est à considérer comme une stratégie optimisée d'assimilation de ressources. Les figures 5.5, 5.6 et 5.7 montrent un éventail de plantes qui ont émergé.

Discussion

L'augmentation saccadée de la fitness rappelle la théorie des "équilibres ponctués" proposée par les deux paléontologues Stephen Jay Gould et Niles Eldredge, postulant que l'histoire de l'évolution naturelle comprend de longues périodes stagnantes et se concentre dans des épisodes de spéciation relativement rapides au lieu d'advenir sous forme de changements lents et continus [Gould and Eldredge, 1977]. L'origine des équilibres ponctués chez les plantes virtuelles fera l'objet d'analyse dans la section 5.3.2.

La vue d'ensemble des morphologies évoluées laisse entrevoir que, bien que le module reproducteur fasse partie de l'alphabet des L-systèmes, les plantes virtuelles ne

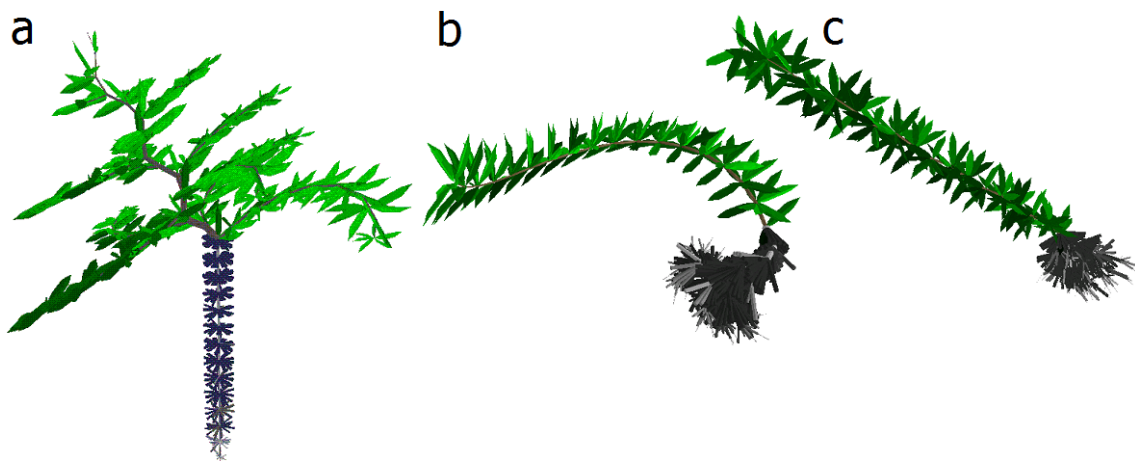


FIG. 5.6 – Morphologies aériennes possédant un axe principal

produisent aucune fleur. En effet, ne contribuant pas à l'assimilation des ressources, toute fleur est systématiquement rejetée par l'évolution en faveur de davantage de feuilles. Cette observation souligne un compromis important dans la vie d'une plante naturelle : le choix de répartition des ressources pour la croissance et pour la reproduction. L'investissement en organes reproducteurs réduit la propre croissance, de sorte qu'un équilibre doit être trouvé entre ces deux activités [Fenner and Thompson, 2005]. Une étude plus approfondie à ce sujet est menée en section 5.2.1.

Grâce à l'espace vaste et aux ressources abondantes, les plantes évoluées ont tendance à déployer les feuilles et les racines en largeur afin de maximiser leur efficacité. La lumière verticale et ses dynamiques d'ombrage provoquent l'émergence de différentes architectures aériennes qui peuvent être grossièrement classées en quatre catégories :

- *Buisson* (22/30) : La plupart des expériences résulte en une morphologie buissonneuse, voire arborescente (figure 5.5). Notons que le développement d'un tronc important n'est pas nécessaire car, dû à l'absence de compétition, les plantes n'ont pas besoin de pousser en hauteur.
- *Tronc principal* (2/30) : Deux expériences mènent à des individus qui pro-

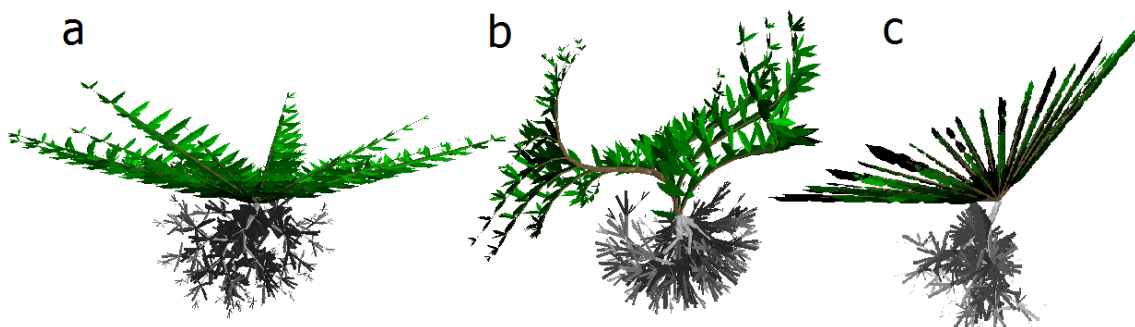


FIG. 5.7 – Morphologies aériennes en étoile



FIG. 5.8 – Architectures aériennes naturelles

duisent un tronc avec des branches latérales (figure 5.6a). Le tronc n'est pas droit afin d'améliorer la réception de la lumière verticale.

- *Tige* (2/30) : Dans deux autres cas, les plantes virtuelles ne développent aucun branchement. Ces populations sont restées bloquées dans un maximum local du paysage de fitness. Néanmoins, les individus se penchent afin de capter autant de lumière que possible (figure 5.6b et c).
- *Etoile* (4/30) : La stratégie qui atteint les plus hautes valeurs de fitness est une forme étoilée dont les rameaux s'étendent symétriquement du centre (figure 5.7).

Concernant le réseau racinaire, trois types de morphologie sont trouvés :

- *Racine fasciculée* (23/30) : La majorité des plantes produit un nuage dense de racines qui exploite rapidement l'intégralité des minéraux disponibles à proximité. Cette structure est analogue à la morphologie buissonneuse de la partie aérienne.
- *Racine pivotale* (6/30) : Lors de six simulations, les racines évoluent en forme d'axe principal, à l'image des tiges, auquel sont attachées les racines fines (figure 5.6a). Dû à l'absence de contraintes mécaniques, ces racines pivotales ne sont pas nécessairement verticales, mais potentiellement obliques ou même bouclées (figure 5.5c).
- *Etoile* (1/30) : L'équivalent de l'architecture aérienne en étoile est rare à observer (figure 5.5a). Sans dynamiques de minéraux analogues à l'ombrage, cette structure se fait peu valoir en tant que morphologie racinaire.

Les espèces réelles des figures 5.8 et 5.9 attestent que les résultats du modèle, tant au niveau aérien que souterrain, constituent des adaptations qualitativement proches de celles rencontrées dans la nature.



Racine fasciculée d'une violette (*Viola*)

Racine pivotante d'un pissenlit (*Taraxacum*)

FIG. 5.9 – Architectures racinaires naturelles



FIG. 5.10 – Compétition sur le terrain virtuel

5.1.3 Compétition

Grâce à leur croissance isolée, les plantes virtuelles de la section précédente ne rencontraient pas de contraintes provoquées par la présence d'autres individus. Leur morphologie est ainsi optimisée pour l'assimilation des ressources sans considération de compétitivité. Toutefois, en conditions naturelles, les plantes sont loin d'être isolées et interagissent avec d'autres organismes de l'écosystème, notamment avec les plantes voisines. Cette section étudie l'influence de la compétition sur l'évolution de la morphologie.

Description

En reprenant les paramètres de la section 5.1.2, une nouvelle série de 30 expérimentations est conduite. Cependant, cette fois les plantes d'une population ne se développent pas séparément, mais concurremment, disposées aléatoirement dans un environnement à l'espace serré et aux ressources limitées (figure 5.10). Dans chaque population, la fitness des individus est de nouveau déterminée par la fonction F_1 , c'est-à-dire en mesurant leur biomasse, et les dix meilleurs individus sont retenus pour produire la génération suivante de génotypes.

Résultat

La fitness de l'élite lors de deux expériences typiques est affichée dans la figure 5.11. A l'image des graphes de la figure 5.4, les performances augmentent dans un premier temps, potentiellement marquées par des sauts évolutifs. Cependant, à partir d'un certain seuil de biomasse, l'image habituelle de hausse distincte passe à une phase de fitness diffuse et instable dont la moyenne tend à stagner.

Concernant les morphologies, les mêmes architectures basiques qu'en section 5.1.2 peuvent être identifiées (figure 5.12). Elles paraissent constituer des structures fondamentales appropriées pour la croissance végétale. La nature offre certes plus de diversité, mais celle-ci n'a pas été observée dans les expériences. Une raison majeure se trouve dans l'espace génétique limité des DOL-systèmes qui semble ne pas permettre de produire davantage de variété. Par rapport aux plantes évoluées en

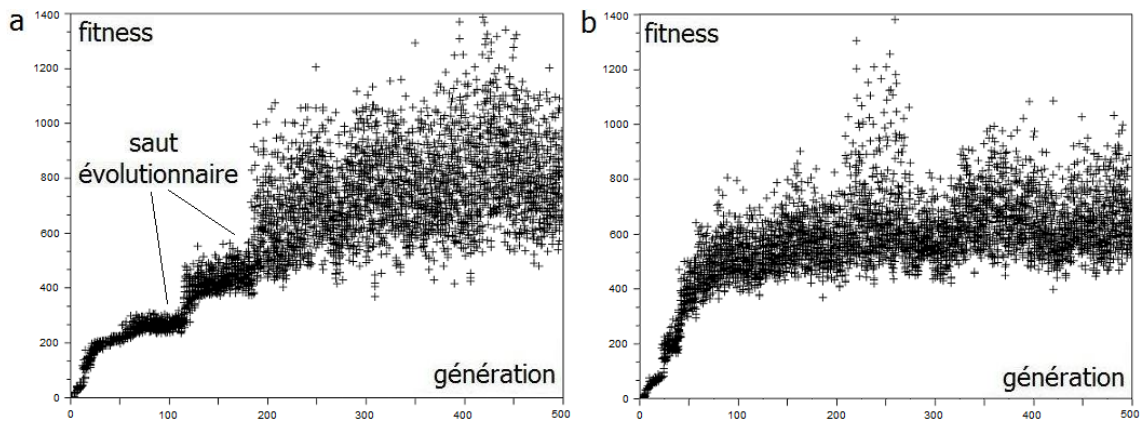


FIG. 5.11 – Courbes de fitness (compétition)

isolation occupant des volumes larges, les plantes en compétition sont plus allongées afin d'accéder aux ressources en hauteur et en profondeur.

Discussion

L'émergence d'oscillations dans la figure 5.11 atteste que le paysage de fitness n'est pas statique dans cette expérience. En effet, en compétition la fitness d'une plante dépend des conséquences des interactions avec les individus environnants, et l'élite d'une génération peut se retrouver gênée voire dominée par certains compétiteurs dans la génération suivante.

Les morphologies obtenues concordent qualitativement avec les résultats publiés par Ebner qui conclut qu'en coévolution le compartiment aérien d'un végétal adopte des formes plus hautes et fines qu'en croissance indépendante [Ebner et al., 2002]. Une telle course aux armements se produit dans tout scénario évolutif où les individus doivent se battre pour la continuité de leur espèce [Dawkins and Krebs, 1979]. Elle est reformulée dans le "principe de la reine rouge" qui énonce que, pour un système évolutif, un développement permanent est nécessaire afin de maintenir sa fitness relative aux systèmes avec lesquels il coévolue [Van Valen, 1976]. Le nom trouve son origine dans les contes des aventures d'Alice au pays des merveilles. Là-bas, la reine rouge explique à Alice :

"In this place it takes all the running you can do, to keep in the same place." [Carroll, 1872]

La figure 5.13 oppose la hauteur et la largeur des plantes évoluées en compétition à celles évoluées en isolation, en affichant la moyenne des distances horizontales et verticales des modules d'une plante par rapport à son pied. Les différences au niveau des racines ne sont pas aussi significatives que celles au niveau des houppiers. Dans nos simulations, la compétition pour la lumière semble donc être plus sévère que celle pour les minéraux du sol, de sorte que la pression sélective vers des morphologies allongées est plus forte dans le compartiment aérien que dans le compartiment souterrain. Ce phénomène, dû aux différentes dynamiques des deux ressources, trouve son analogie dans la nature où les écologistes considèrent que la concurrence pour la

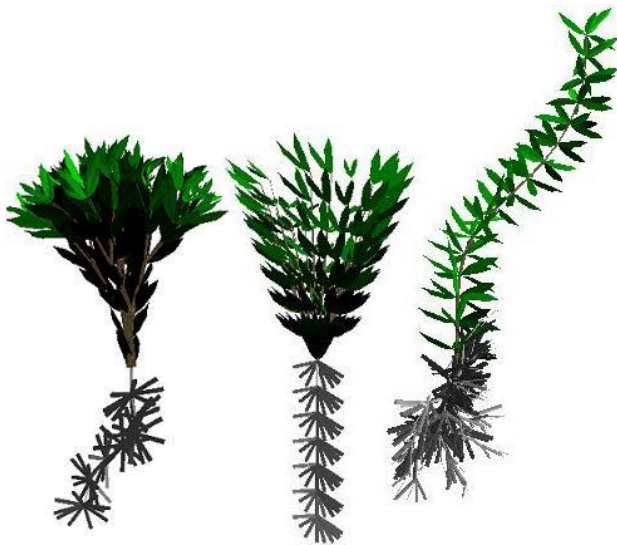


FIG. 5.12 – Morphologies évoluées en compétition

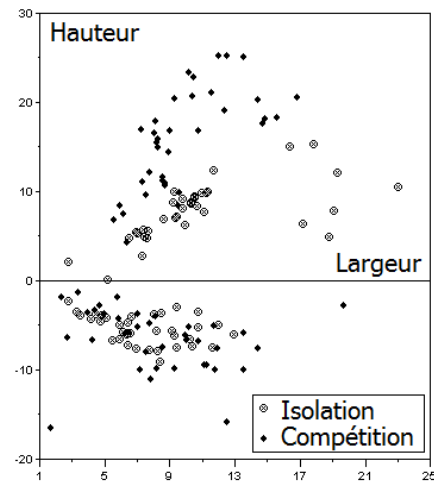


FIG. 5.13 – Etendue des plantes en isolation et en compétition

lumière est “asymétrique” : les plus grands individus obtiennent une part disproportionnée des ressources contestées [Weiner, 1990]. En contraste, la compétition pour les ressources dans un sol homogène est dite “symétrique”, c’est-à-dire que les nutriments sont divisés de manière proportionnelle à la taille des compétiteurs [Casper and Jackson, 1997].

5.1.4 Floraison

Dans les deux sections précédentes, décrivant les adaptations au critère d’une croissance rapide, les individus évolués s’abstiennent de produire des fleurs. En termes de croissance, celles-ci sont donc des éléments inutiles voire parasites. Or le cycle de vie d’une plante comprend également la capacité à transmettre ses gènes,

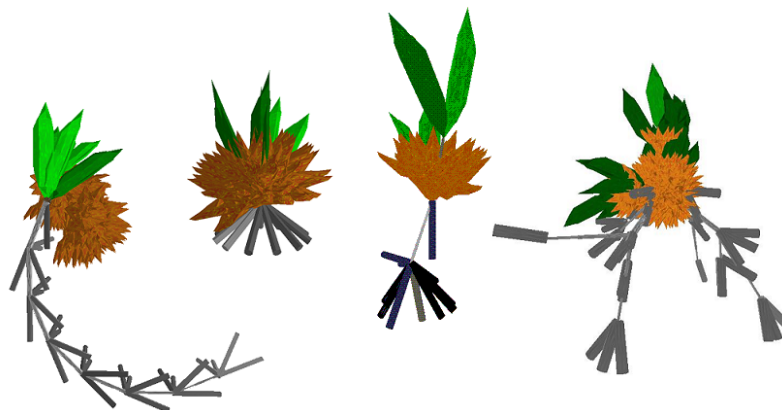


FIG. 5.14 – Morphologies évoluées via F_2

FIG. 5.15 – Morphologies évoluées via F_3

typiquement via l’inflorescence et la production de graines.

Cette section présente une suite d’expériences ayant pour but de définir une fonction de fitness qui permet de générer des formes végétales en floraison. La motivation de cette recherche est qu’une telle fonction renseignerait sur certaines contraintes fondamentales dans la morphogenèse des plantes naturelles. Les résultats des deux sections suivantes font l’objet de l’article [Bornhofen and Lattaud, 2007a].

Description et résultats

La configuration environnementale est celle de la section 5.1.2. Afin d’accélérer le démarrage évolutif, les deux L-systèmes aériens et souterrains du génotype initial contiennent les règles $A \rightarrow fl$ et $A \rightarrow r$ respectivement. Chacune des trois séries suivantes est conduite 30 fois. La première série évalue les plantes virtuelles selon

$$F_2 = Q_f \quad (5.2)$$

où Q_f dénote la quantité de fleurs à la fin de la simulation. La figure 5.14 réunit quatre représentants obtenus. Curieusement, ces individus ne développent qu’un seul amas de fleurs et ne s’étendent guère dans l’espace. Vu le critère de succès imposé, les plantes produisent dès les premières générations un maximum de fleurs sans investir beaucoup de ressources en d’autres modules. Une morphologie complexe avec une capacité plus importante à assimiler des ressources permet potentiellement de créer davantage de fleurs, mais une telle structure semble difficile à découvrir par évolution via une suite de mutations favorables. Les plantes virtuelles se trouvent donc dans une “impasse évolutive”.

Afin de provoquer davantage de croissance morphologique, la fitness de la seconde série est définie comme

FIG. 5.16 – Morphologies évoluées via F_4

$$F_3 = Q_f * L_l * N_r \quad (5.3)$$

multipliant le nombre des fleurs avec la lumière L_l captée par les feuilles et les minéraux N_r accessibles aux racines à la fin de la simulation. La figure 5.17 montre que les plantes adaptées à la fitness F_3 produisent leurs fleurs au raz du sol et sous le feuillage. En effet, le nombre des fleurs est pris en considération et non pas leur emplacement. Par conséquent, l'évolution trouve des architectures dans lesquelles les fleurs n'entravent pas la photosynthèse.

Dans le but d'orienter les fleurs vers des positions plus exposées, la troisième série d'expériences utilise la mesure

$$F_4 = L_f * L_l * N_r \quad (5.4)$$

en remplaçant le nombre de fleurs par la lumière L_f captée par ce type de module. Cette fonction mène à l'émergence d'une grande variété de plantes virtuelles dont les fleurs se déploient de manière communément rencontrée dans la nature (figure 5.16).

Des vidéos montrant la croissance de ces plantes sont disponibles au site web de l'équipe du LIAP5 [LIAP5, 2008]. Les trois étapes expérimentales de cette section confirment le rôle primordial de la fonction de fitness dans le processus évolutif. Plus particulièrement pour un modèle de créatures virtuelles, le problème de la définition d'une évaluation qui mène à l'émergence de propriétés phénotypiques souhaitées, a déjà été soulevée dans littérature [Taylor and Massey, 2001].

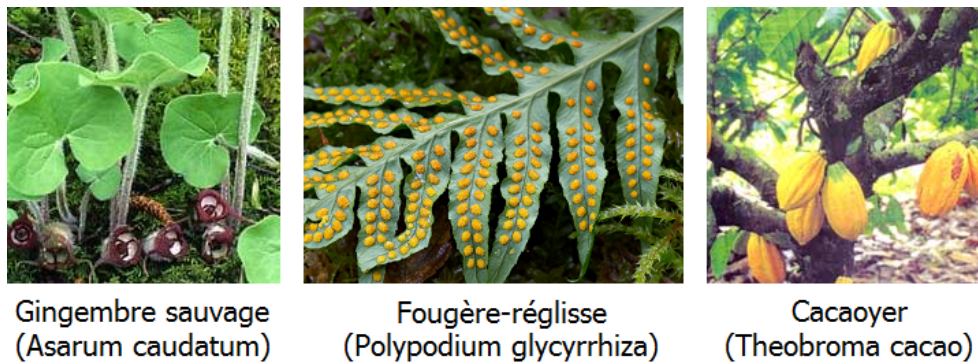


FIG. 5.17 – Espèces réelles aux organes reproducteurs sous les feuilles

Discussion

Les plantes de la fonction F_3 “cachent” leurs fleurs afin de ne pas embarrasser leur propre photosynthèse. Ce résultat suggère que, chez les plantes naturelles, l’auto-ombrage est une contrainte évolutive pour l’emplacement des organes reproducteurs. Bien que la raison ne soit probablement pas la lumière, certaines espèces développent effectivement leurs fleurs et leurs graines au raz du sol ou sur le tronc principal bien au dessous du feuillage. De même, la plupart des fougères produisent leurs structures reproductives sur la face cachée des feuilles (figure 5.18). La grande majorité des espèces naturelles tendent néanmoins à présenter leurs fleurs au dessus des feuilles. D’autres contraintes dominant, telles que l’accessibilité par des agents pollinisateurs qui ne sont actuellement pas modélisés sur la plateforme.

La ressemblance des phénotypes de la figure 5.16 avec les plantes réelles indique que la fonction F_4 saisit certaines contraintes majeures dans la morphogénèse : l’exposition des organes vers les ressources de l’environnement est donc un facteur primordial déterminant le succès d’un végétal.

5.1.5 Environnement

Jusqu’ici, les effets d’un ensemble de critères de sélection sur les plantes virtuelles ont été observés sans varier le type du terrain. Or il ne faut pas oublier qu’une espèce réelle doit avant tout être adaptée aux paramètres abiotiques de l’environnement dans lequel elle est typiquement plongée. Ainsi, nous étudierons l’impact de différences environnementales, à savoir la disposition de la lumière et celle des minéraux, sur l’évolution de la morphogénèse végétale. Notons que c’est en grande partie la plasticité phénotypique, évoquée en section 4.3.1, qui permet aux plantes naturelles de faire face à une certaine variabilité du milieu. Cependant, ces réponses individuelles ne sont pas considérées dans cette expérience afin de dégager les dynamiques adaptatives au niveau évolutive.

Description

Trois séries de 30 expériences sont entreprises. Leur paramétrage est basé sur

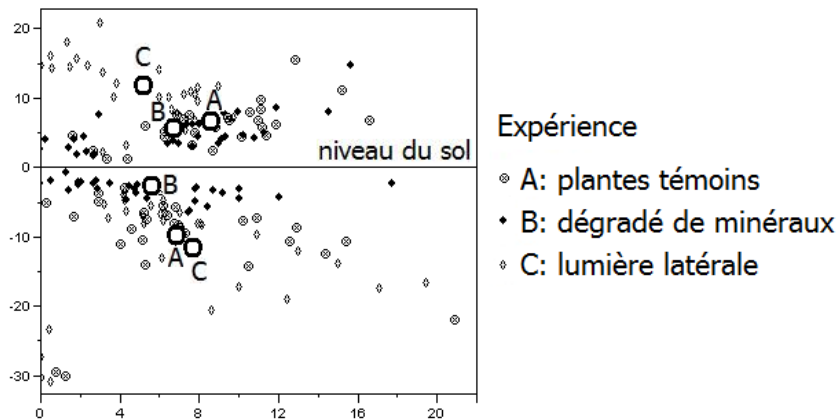


FIG. 5.18 – *Etendue des plantes dans les trois environnements*

la configuration précédente, en utilisant la mesure de fitness F_4 . Les trois séries se distinguent par différents types d’environnement. La série *A* fait évoluer des plantes virtuelles “témoins”, c’est-à-dire sous des conditions identiques à la section 5.1.4. Dans la série *B*, les plantes virtuelles poussent dans un sol où la concentration des nutriments décroît avec la profondeur, à savoir de 10% à chaque couche de voxels. La série *C* expose les individus à une lumière latérale au lieu d’une lumière verticale.

Résultat

La figure 5.18 compare les hauteurs et les largeurs des individus évolués dans les trois environnements. Les cercles les plus larges, représentant les moyennes des séries, indiquent que les différences entre les résultats sont significatives. Les plantes de la série *B* développent leurs racines plus près de la surface que dans les séries *A* et *C*. Dans un sol où la présence des minéraux diminue avec la profondeur, les plantes aux racines profondes sont défavorisées et donc rejetées par la sélection. En revanche, la lumière latérale de la série *C* induit des formes plus hautes et plus fines que dans les séries *A* et *B*. Cette forme de croissance permet de diminuer l’auto-ombrage sous une lumière venant des côtés.

Discussion

Les adaptations des plantes naturelles à leur environnement peuvent être observées à travers la morphologie d’espèces vivant dans différentes régions du monde, ou cultivées sous des conditions artificielles.

L’angle des rayons solaires change avec la latitude géographique. Dans le domaine de l’écologie fonctionnelle, il est largement accepté que les houppiers étroits et verticaux sont des architectures d’arbre plus efficaces à capter la lumière horizontale que des formes plates et larges, ce qui se confirme par la prépondérance de conifères minces dans les zones de latitude élevée [Valladares, 1999]. Cependant, le modèle des plantes ne tient pas compte de tous les mécanismes possibles d’adaptation des espèces réelles à la direction de la lumière. A titre d’exemple, les populations de certaines espèces arbustives présentent, selon la latitude qu’elles habitent, des variations

génétiques dans l'orientation de leur feuillage de manière à minimiser l'auto-ombrage [Herbert, 2003].

Au niveau souterrain, il est également observé que la prévisibilité de la distribution spatiale des ressources influence l'évolution de l'architecture racinaire. En effet, l'étude de la morphologie des plantes cultivées révèle une certaine prédisposition génétique à produire des racines moins profondes que leurs ancêtres sauvages. Cherchant à augmenter la productivité des végétaux, la sélection humaine a créé des variétés qui favorisent une croissance racinaire proche de la surface du sol, là où l'eau et l'engrais sont appliqués [Jackson, 1995].

Une étude plus approfondie sur les adaptations des plantes virtuelles à leur environnement sera entreprise en section 5.2.4.

5.2 Evolution d'histoires de vie

“Histoire de vie” est un terme qui dénote l'ensemble des événements majeurs au cours de la vie d'un organisme influençant sa survie, sa croissance et sa reproduction [Begon et al., 1990]. Une problématique importante dans la théorie d'histoire de vie est l'étude des traits tels que la longévité, l'âge et la taille de maturité sexuelle, l'effort reproductif, le nombre et la taille des descendants, et l'explication de leur variation en tant qu'adaptation aux conditions environnementales [Stearns, 1992].

Une notion clé dans ce domaine est celle du compromis (*trade-off*) formulée dans le “principe d'allocation” : toute ressource ne peut être allouée qu'à une seule fonction d'histoire de vie, et l'investissement en une activité est aux dépens des autres [Cody, 1966]. A titre d'exemple, les expériences de la section 5.1.2 illustrent que l'inflorescence diminue la vitesse de croissance d'une plante. La compréhension des compromis est primordiale dans la théorie d'histoire de vie qui, selon l'écologiste Stephen Stearns, est une discipline centrale en biologie :

“No other field brings you closer to the underlying simplicities that unite and explain the diversity of living things and complexities of their life cycles.” [Stearns, 1992]

Cependant, Stearns ajouta récemment :

“We have a lot of evidence that trade-offs exist; we have very little understanding of the mechanisms that cause them.” [Stearns, 2000]

Cette section décrit les résultats d'une suite d'expériences ayant pour but de dégager certaines contraintes dans l'évolution des traits d'histoires de vie d'une plante naturelle et d'étudier l'impact de l'environnement sur les compromis impliqués. Les trois expérimentations suivantes sont également présentées dans [Bornhofen and Lattaud, 2006b].

5.2.1 Croissance et reproduction

La première étude dégage le dilemme de l'allocation des ressources en reproduction et en croissance. Ce compromis est le plus marquant dans la théorie d'histoire de vie [Stearns, 1989]. Dans la littérature, il existe une divergence concernant la

définition d'investissement en reproduction. Certains auteurs choisissent de mesurer la quantité de ressources dédiée aux graines [Harper and Ogden, 1970], alors que d'autres considèrent toute structure reproductive, notamment y compris les fleurs [Gadgil and Solbrig, 1972, Samson and Werk, 1986]. Afin de lever cette ambiguïté, il a été proposé de parler dans le premier cas du "rendement en graines" et dans le deuxième cas du "rendement reproductif total" [Thompson and Stewart, 1981].

Description

Deux séries de 20 expériences sont effectuées. Leur configuration reprend celles rencontrées en section 5.1. De nouveau, les plantes virtuelles évoluent par populations de 40 individus pendant 500 générations, et les éléments mutables du génotype sont limités aux règles des L-systèmes. Il n'existe pas de croissance juvénile ($t_{mat} = 0$) de sorte que l'évolution contrôle le compromis entre l'investissement en biomasse reproductive et végétative uniquement par l'insertion et la délétion de modules reproducteurs f dans les règles de production. Afin d'éviter la problématique évoquée au sujet de la notion de rendement reproductif, les modules fleurs sont paramétrés par $X_f = X_{flower} = 0$. Ainsi, le coût et la durée d'une floraison sont nuls, et le rendement en graines coïncide avec le rendement reproductif total chez les plantes virtuelles. L'intégralité du paramétrage peut être consultée dans l'annexe C6.

Dans la première série, les individus sont évalués vis-à-vis de leur biomasse végétative X_{veg} , à savoir la biomasse totale à l'exception des graines produites :

$$F_5 = X_{veg}. \quad (5.5)$$

Dans la série suivante, les plantes sont notées pour leur rendement reproductif R à la fin de la simulation :

$$F_6 = R. \quad (5.6)$$

Résultat

La figure 5.19, affichant la performance des plantes évoluées, démontre clairement le dilemme d'allocation. Selon la fonction F_5 , toute graine présente un coût sans améliorer la fitness. De la manière qu'aux résultats de la section 5.1.2, les individus de la première série ne possèdent donc aucun rendement reproductif. En revanche, la deuxième série utilisant la fonction F_6 mène à l'émergence de plantes qui ne développent qu'une biomasse minimale. Le rendement reproductif n'est toutefois pas totalement exclusif de biomasse végétative. En effet, la fertilité dépend de l'acquisition de ressources qui, elle, est corrélée à la taille de la plante.

Discussion

Une analyse approfondie des meilleurs génotypes évolués via la fonction F_6 révèle que le L-système de leur compartiment aérien possède une caractéristique particulière : les modules reproducteurs ne figurent pas dans toutes les règles et ne se manifestent lors de la morphogenèse qu'après l'exécution d'une succession d'autres règles. De cette manière, la plante retarde la production des premières graines. En

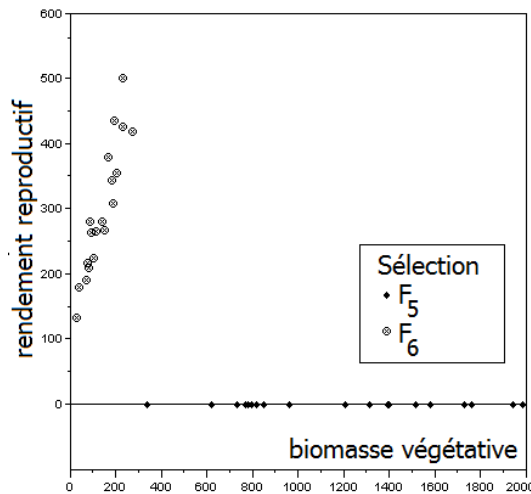


FIG. 5.19 – Le dilemme entre croissance et reproduction

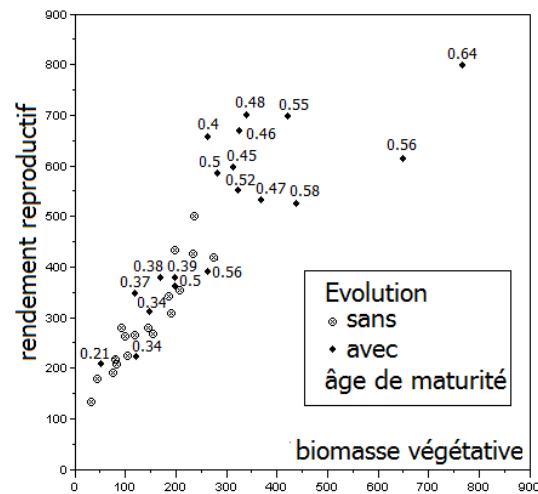


FIG. 5.20 – Biomasse produite et âge de maturité

effet, un investissement précipité en structures reproductives freine la croissance végétative de l'individu, ce qui risque d'affecter son développement, voire sa survie, et ainsi d'entraver sa fécondité ultérieure. Ce dilemme fondamental dans la théorie d'histoire de vie, demandant un compromis entre les reproductions présente et future, s'appelle le "coût de la reproduction" [Bell and Koufopanou, 1986].

5.2.2 Maturité sexuelle

Les résultats précédents suggèrent qu'une période de croissance juvénile, inhibant toute production de graines, améliore le rendement reproductif des plantes virtuelles. En effet, l'âge et la taille de maturité sexuelle sont des paramètres clés dans l'histoire de vie de la plupart des organismes naturels [Stearns, 1992]. Une nouvelle série d'expériences est mise en place pour étudier comment l'âge de maturité influence le coût de la reproduction.

Description

Le paramétrage des 20 expériences est identique à la section 5.2.1 à l'exception du paramètre physiologique t_{mat} qui est également soumis à l'évolution. La fonction de fitness employée est F_6 .

Résultat

La figure 5.20 compare les plantes évoluées à celles de la section 5.2.1. Manifestement, l'évolution du paramètre réel augmente la biomasse végétative des plantes mais aussi leur rendement reproductif. Une période de croissance juvénile permet donc d'obtenir des résultats sensiblement meilleurs vis-à-vis des deux traits d'histoire de vie. Le graphe affiche également les valeurs de t_{mat} évoluées. Il est visible que les individus les plus performants retardent leur âge de maturité afin de profiter du caractère exponentiel de la croissance végétative.

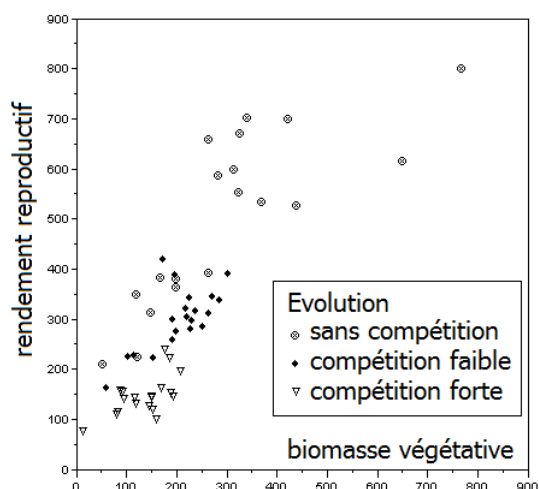


FIG. 5.21 – Rendement reproductif sous compétition

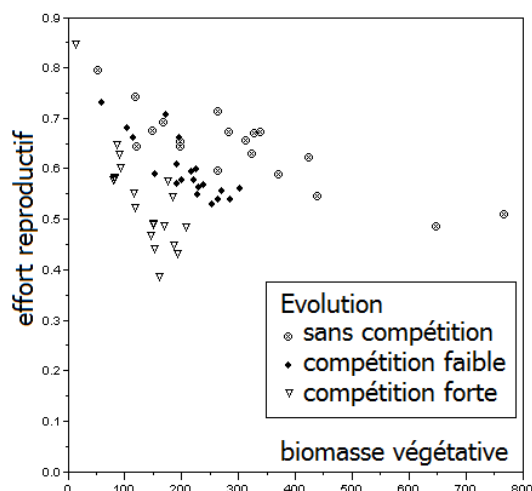


FIG. 5.22 – Effort reproductif sous compétition

5.2.3 Effort reproductif et compétition

Tandis que les plantes des deux séries précédentes évoluaient en isolation, la troisième série d’expériences vise à observer l’impact de la compétition sur le compromis d’allocation en reproduction et en croissance.

Description

La configuration expérimentale est celle des deux sections précédentes, cependant cette fois toute la population d’une génération de plantes pousse simultanément dans un terrain limité. Deux degrés de compétition sont considérés. La “compétition faible” se déroule dans un terrain suffisamment large pour confronter les individus avec peu de gêne mutuelle. La “compétition forte” est provoquée en divisant sa taille par quatre. Les plantes sont notées pour leur rendement reproductif F_6 .

Résultat

La figure 5.21 compare le rendement reproductif en isolation avec celui des plantes qui ont émergé sous les deux différents degrés de compétition. Dû à la limitation des ressources, il n’est pas étonnant que les plantes en compétition produisent généralement moins de biomasse tant au niveau végétatif que reproductif. Cependant, au lieu de prendre ces valeurs dans l’absolu, il est plus approprié de les considérer de manière relative et d’étudier la mesure

$$E = \frac{R}{R + X_{veg}} \quad (5.7)$$

qui indique la proportion du budget total des ressources dédiée au processus de reproduction, appelée “l’effort reproductif” [Hirshfield and Tinkle, 1975]. La figure 5.22 révèle qu’avec l’augmentation de la pression compétitive l’effort reproductif baisse, c’est-à-dire que les plantes favorisent l’investissement des ressources en croissance végétative. Le résultat concorde avec l’hypothèse biologique disant que, comme le

succès individuel est basé sur l'assimilation de ressources, les plantes en compétition sont obligées de “sacrifier de la fécondité afin de gagner en compétitivité” [Harper, 1967]. Ce phénomène est illustré dans la figure 5.23 qui oppose le phénotype du meilleur individu évolué en isolation à un groupe de plantes en compétition.

5.2.4 Les stratégies CSR

La section 5.1.5 a déjà évoqué que les adaptations d'un organisme sont fortement assujetties aux conditions de son environnement. Dans le domaine de la vie végétale, l'écologiste John Philip Grime identifia deux facteurs majeurs qui affectent le développement d'une plante : la perturbation et le stress [Grime, 1977]. Le stress est défini comme “toute contrainte qui restreint la production de biomasse”, telle qu'un manque de ressources ou des températures suboptimales. Une perturbation est “la destruction partielle ou totale de biomasse” et provient d'activités herbivores tout comme d'événements abiotiques tels qu'une tempête ou un incendie. Grime suggéra qu'en fonction des degrés de perturbation et de stress dans un environnement donné, différents jeux de traits d'histoire de vie s'avèrent favorables. Il proposa ainsi une classification de ces “stratégies de survie” selon trois axes principaux :

- Les *Compétiteurs* (C) vivent dans des habitats fertiles non perturbés et sont adaptés à une occupation à long terme, ce qui implique avant tout une compétition pour les ressources.
- Les *Stress-tolérants* (S) persistent dans des environnements pauvres en ressources, et dans des zones où la survie dépend de l'allocation des ressources en maintenance et en défense.
- Les *Rudéraux* (R) sont rencontrés dans les habitats à forte perturbation et sont caractérisés par une reproduction rapide.

Ces types sont des variantes extrêmes de tout un spectre de stratégies végétales (figure 5.24). La représentation en triangle illustre que lorsqu'un des trois axes est plus prédominant dans un environnement, les autres jouent un rôle moindre pour la

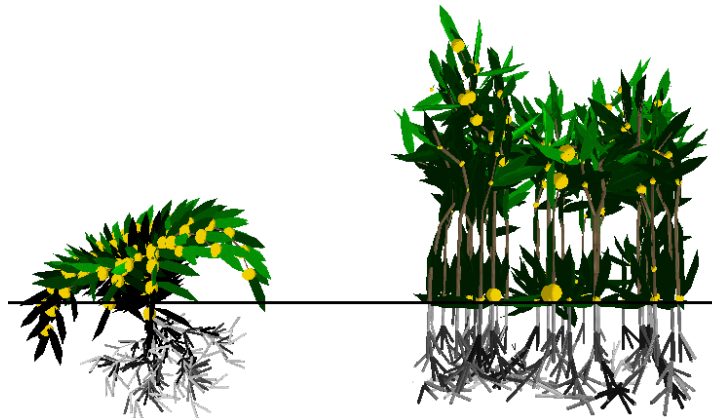


FIG. 5.23 – Morphologies à différents efforts reproductifs

survie des individus. La théorie CSR a permis de classifier les traits d’histoire de vie d’un grand nombre d’espèces naturelles [Grime et al., 1988].

L’axe de perturbation rappelle le concept des stratégies de type r et K , favorables selon la prévisibilité de l’environnement, qui s’appliquent tant au règne animal que végétal [MacArthur and Wilson, 1967, Pianka, 1970]. L’appellation des ces stratégies est dérivée des noms des deux paramètres qui conditionnent l’équation 3.6 de la croissance logistique évoquée en section 3.4.1. Les espèces d’un milieu stable privilégient la croissance et la maintenance de l’individu. Elles sont qualifiées à stratégie de type K et possèdent typiquement une grande taille, une maturité sexuelle tardive et une longue vie. Les espèces vivant dans un milieu fortement perturbé misent sur un haut taux de reproduction et sont caractérisées par une croissance rapide, une maturité sexuelle précoce et une durée de vie courte. Ce sont des stratégies de type r .

Bien que les stratégies CSR soient centrales dans la théorie d’histoire de vie végétale, peu de simulations informatiques ont été entreprises à ce sujet. Une étude notable utilise un modèle de plantes individuelles basé sur un nombre de traits mutables à valeurs réelles [Mustard et al., 2003]. Les auteurs ont observé une variété d’adaptations physiologiques en accord avec la théorie CSR et avec des observations naturelles. Cependant, ce modèle est limité à une morphologie hautement simplifiée qui n’évolue pas.

Ainsi, il est intéressant d’étudier à quel point les stratégies CSR émergent dans le modèle proposé de plantes virtuelles, et quelles caractéristiques morphologiques évoluent en association avec les traits physiologiques. En particulier, cette expérience porte sur la sélection “implicite” au lieu de la sélection “explicite” utilisée jusqu’ici. La sélection explicite est appliquée lors d’une succession distincte de générations, en évaluant toute la population d’une génération par un critère de fitness donné. La sélection implicite n’est pas guidée. Elle correspond à la “lutte pour l’existence” observée dans les systèmes naturels et résulte dans l’évolution de traits qui assurent la survie et la reproduction dans l’environnement rencontré [Darwin, 1859]. L’évolution des stratégies CSR avec le modèle proposé est également décrit dans [Bornhofen and Lattaud, 2008b].

Particularités du terrain

L’expérience se déroule durant 10000 unités de temps dans un terrain d’une étendue de 40x40 unités de longueur, divisé en 25 zones appelées A1 à E5. Chaque zone possède un degré spécifique de perturbation et de stress.

Le long de la dimension horizontale, des “catastrophes” suppriment des plantes virtuelles avec une probabilité qui augmente de la colonne 1 à la colonne 5. De tels événements n’affectent pourtant pas une zone entière mais seulement la cellule d’une sous-grille à 5x5 cases. Cette subdivision est choisie pour qu’une seule perturbation n’efface pas toute la population d’une zone, mais qu’elle produise des aires suffisamment larges pour l’installation de jeunes plantes.

Le cycle des minéraux est enrichi d’une dynamique complémentaire à la présentation en section 4.1.2 : à partir d’une concentration initialement homogène dans le sol, les nutriments de la plus basse couche de voxels coulent dans une réserve à part. A des instants aléatoires, son contenu est rendu à la surface, ce qui correspond à des averses fertilisant le sol à des intervalles irréguliers. Le long de la dimension

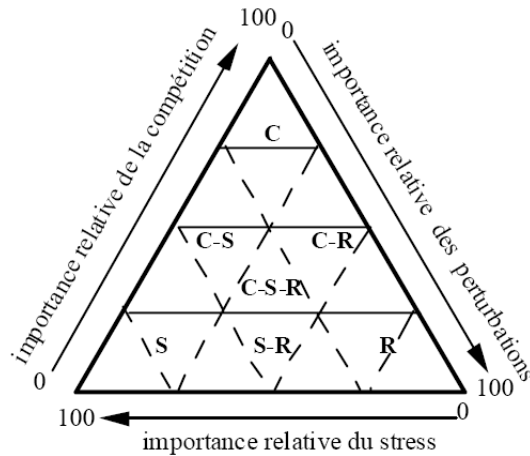


FIG. 5.24 – Le triangle CSR

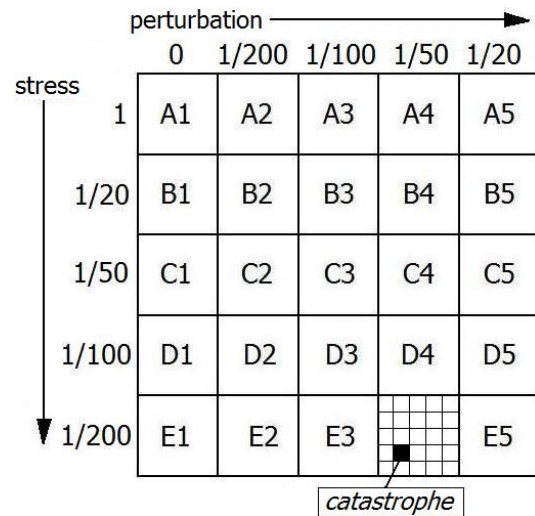


FIG. 5.25 – Schéma de la configuration du terrain

verticale, le stress minéral augmente de la ligne A à la ligne E avec la décroissance de la probabilité de ces événements. Afin de préserver l'hétérogénéité des minéraux qui apparaît durant la simulation, les dynamiques de diffusion n'ont lieu qu'entre les voxels d'une même zone. En effet, le mouvement des nutriments à travers le terrain entier entraverait l'émergence des différents degrés de stress.

La figure 5.25 explique schématiquement la configuration expérimentale et indique les probabilités de perturbation et de pluie par unité de temps. Ces valeurs ont été déterminées de manière à ce que différentes stratégies d'histoire de vie puissent évoluer sous les conditions extrêmes des zones A1, A5 et E1, tandis qu'aucune population ne réussit à s'établir dans la zone E5.

Description

1000 graines sont dispersées sur le terrain. Leurs L-systèmes aériens et souterrains contiennent la configuration minimale d'une plante virtuelle capable de reproduction, contenant les règles $A \rightarrow lf$ et $A \rightarrow r$ respectivement. Lors du processus de morphogénèse, la profondeur de dérivation, c'est-à-dire le nombre maximal d'application des règles, est limitée à cinq productions. En effet, l'objectif de cette étude demande la simulation d'un nombre important d'individus, ce qui n'est possible qu'aux dépens de leur complexité phénotypique. Les simulations antérieures attestent que l'évolution de morphologies sans restriction des dérivations mène à des résultats qualitativement comparables aux formes qui émergent sous cette contrainte.

Les éléments non mutables sont identiques dans chaque génotype. Comme particularité, le paramètre w_f spécifiant l'importance d'un module reproducteur dans le partage des ressources est infini. Après sa maturité sexuelle, une plante investit donc toutes les ressources disponibles en production de graines. Ce choix est fait dans l'optique d'accentuer la frontière entre l'allocation en croissance et en reproduction.

Hormis les règles des L-systèmes, cinq paramètres physiologiques contrôlant cinq compromis majeurs de l'histoire de vie sont soumis à l'évolution :

- $0 < a_{max}$: Une longue vie permet de produire un nombre de graines important, mais elle contrecarre la reproduction rapide car le seuil de maturité sexuelle est une fraction de l'âge maximal dans le génotype des plantes virtuelles.
- $0 < t_{mat} < 1$: L'âge de maturité sépare la croissance végétative de la croissance reproductive. Le dilemme du coût de reproduction a déjà été abordé dans les sections 5.2.1 et 5.2.2.
- $0 < k_G$: Un taux de croissance trop élevé risque de mener à une consommation précipitée des ressources et d'épuiser les réserves au point où la plante ne peut plus payer le coût de la vie.
- $0 < X_{seed}$: La biomasse initiale influence les chances de survie d'une graine, mais sa production présente un coût considérable pour la plante mère.
- $0 < d_{seed}$: De petits rayons de dispersion des graines freinent non seulement la propagation de l'information génétique, mais les jeunes plantes risquent aussi de souffrir d'un manque de ressources provoqué par une compétition entre elles et avec la plante mère. En revanche, un rayon trop grand risque d'envoyer les descendants dans des régions auxquelles ils ne sont pas adaptés, voire à l'extérieur de l'environnement virtuel où l'absence totale de ressources mène à une élimination immédiate des individus.

Les valeurs initiales de ces paramètres sont aléatoires dans des limites déterminées expérimentalement par une série de simulations préliminaires dans le même environnement. Notons que certains traits d'histoire de vie demandant un compromis, tels que la hauteur des plantes ou le nombre de graines produit par plante, ne sont pas explicitement codés dans le génotype, mais ils émergent des simulations.

La reproduction des plantes virtuelles est asexuée, c'est-à-dire sans application d'opérateurs génétiques de croisement. Les opérateurs de mutation sont suffisants pour explorer la totalité de l'espace génotypique, et les résultats de la section 5.3.1 témoignent d'une efficacité limitée des croisements. Dans le cadre de cette expérience, il n'est donc pas indispensable de modéliser le processus de pollinisation.

La taille du terrain et la durée des expériences représentent un compromis entre l'intention de maximiser le nombre d'individus et de générations, et le besoin de brider le temps de simulation et la demande en mémoire informatique : une simulation prend 10 heures et utilise la majorité de la mémoire d'un ordinateur 3Ghz, 1Go RAM. La totalité des paramètres est répertoriée dans l'annexe C7. Dans chaque zone sont régulièrement enregistrés :

- le nombre de plantes,
- la biomasse totale,
- la moyenne du nombre de graines produit par plante,
- la moyenne des cinq paramètres mutables.

Les résultats suivants sont des valeurs moyennes sur 20 expériences.

Dynamiques de propagation

Les plantes initiales périssent rapidement dans la plupart des zones et ne survivent que dans le coin stable et fertile du terrain, c'est-à-dire dans le voisinage de la zone A1. Toutes les autres conditions environnementales s'avèrent trop hostiles

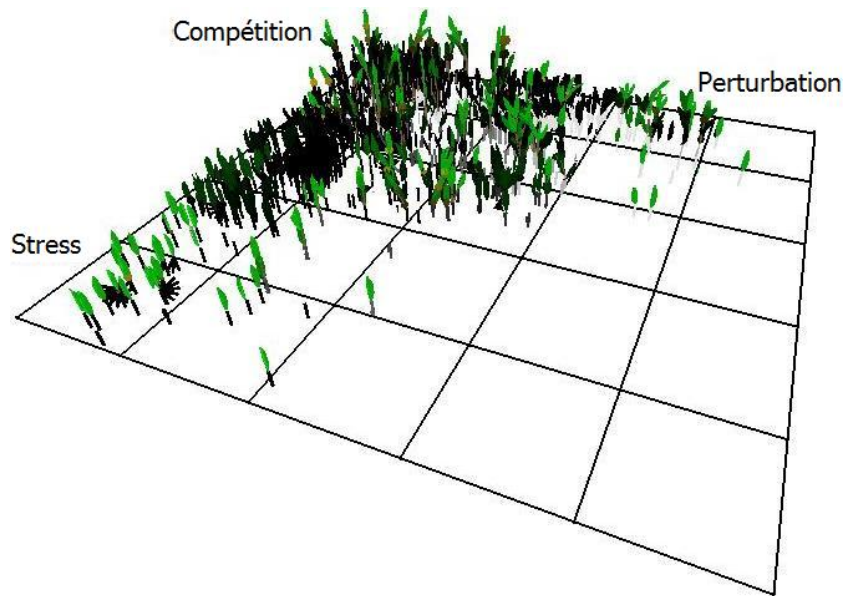


FIG. 5.26 – *Emergence du triangle CSR dans le terrain virtuel*

pour elles. Néanmoins, quelques individus de la zone A1 parviennent à produire et à disperser de nouvelles graines. Si une mutation s'avère favorable pour la survie et le succès reproductif, ses chances de persister voire d'augmenter en abondance dans la population sont plus importantes.

Comme la dispersion des graines n'est pas limitée aux confins d'une zone, la population envahit graduellement le terrain le long des deux dimensions, vers les zones A5 et E1. Après peu de générations, le triangle caractéristique de la théorie CSR est reconnaissable. La figure 5.26 montre une vue sur le terrain virtuel lors de l'une des vingt simulations. Compte tenu de la configuration de l'environnement, les individus vivant dans la zone A1 seront appelées les "compétiteurs", celles de la zone E1 les "stress-tolérants" et celles de la zone A5 les "rudéraux".

La figure 5.27 affiche le nombre de plantes poussant dans les trois zones clés au cours des simulations. A partir des graines dispersées aléatoirement, la population des compétiteurs augmente dès le début dans le secteur A1. Les stress-tolérants n'existent pas encore, et les plantes initiales de la zone E1 disparaissent sans descendants. Après 1000 unités de temps, la population provenant de A1 découvre des stratégies qui permettent de survivre dans cet environnement difficile et envahit cette zone. De façon similaire, les premières plantes de la zone A5 sont aussitôt détruites par des catastrophes avant d'avoir eu l'occasion de se reproduire, et ce n'est pas avant 2000 unités de temps qu'une petite population parvient à s'établir.

Après un pic initial, le nombre des compétiteurs diminue et tend à se stabiliser à la fin des simulations. A première réflexion, il peut sembler cohérent que le processus d'adaptation mène à une augmentation continue du nombre d'individus, pourtant une baisse est observée. Ce phénomène s'explique par le fait qu'à partir de la morphologie minimale des premières plantes, ne produisant qu'une feuille et une racine fine, les morphologies évoluent et consomment plus de ressources par individu.

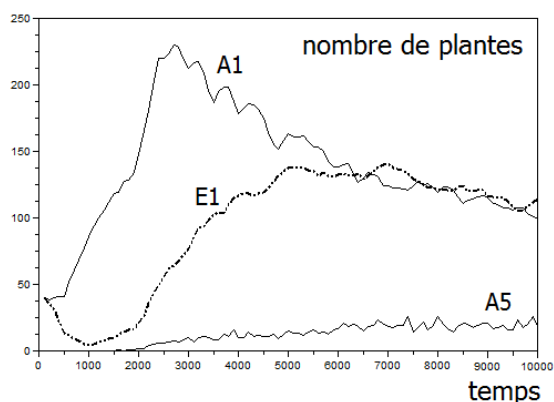


FIG. 5.27 – Nombre de plantes

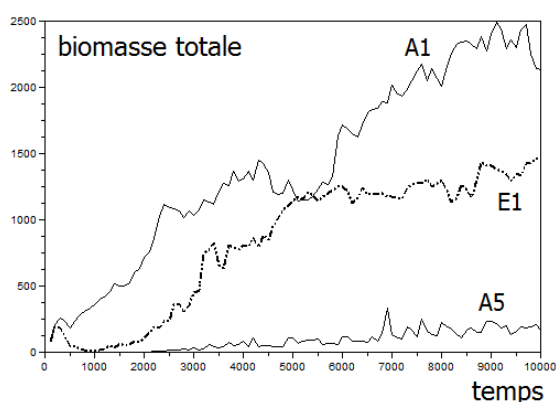


FIG. 5.28 – Biomasse totale des plantes

Or, la complexité des phénotypes influence la capacité d'accueil de l'environnement. Ce n'est pas le nombre de plantes, mais la quantité de biomasse par zone qui est maximisée par l'évolution (figure 5.28).

Analyse en composantes principales

De manière analogue à [Mustard et al., 2003], les stratégies résultantes des simulations sont étudiées par une “analyse en composantes principales” (*principal component analysis*). Cet algorithme interprète un jeu de données multi-dimensionnel dans un nouveau système de coordonnées, appelées composantes, en sorte que la variabilité maximale soit visible. En ne considérant que les composantes de bas ordre, les concentrations dans l'ensemble des points de données se manifestent [Jolliffe, 1986].

Le quintuplé des paramètres physiologiques mutables permet d'identifier chaque génotype à un point dans un espace vectoriel cinq-dimensionnel². Pour analyser la composante physiologique des stratégies évoluées, les vecteurs associés à toutes les plantes d'une zone sont moyennés. Au cours de l'évolution, ces valeurs moyennes se déplacent dans l'espace vectoriel vers des positions qui correspondent à des stratégies adaptées à une zone donnée. Il est important de souligner que les données agrégées sont pertinentes. En effet, la figure 5.27 atteste que les zones du terrain n'accueillent généralement pas plus de 200 individus. Cet ordre de grandeur du nombre de plantes occupant la même niche écologique laisse supposer que différentes stratégies ne peuvent pas coexister durant une simulation : une stratégie favorable élimine rapidement toutes les alternatives de la même zone.

La figure 5.29 affiche, pour les 20 simulations, les deux premières composantes d'une analyse, appliquée aux stratégies évoluées dans les zones A1, E1 et A5. Les résultats associés à chaque zone tendent à s'agglomérer. Cette observation atteste que les deux facteurs environnementaux, perturbation et stress, mènent à l'émergence de stratégies distinctes dans le modèle des plantes virtuelles.

²Une identification en sens inverse n'est pourtant pas possible car les génotypes contiennent également les règles variables des L-systèmes.

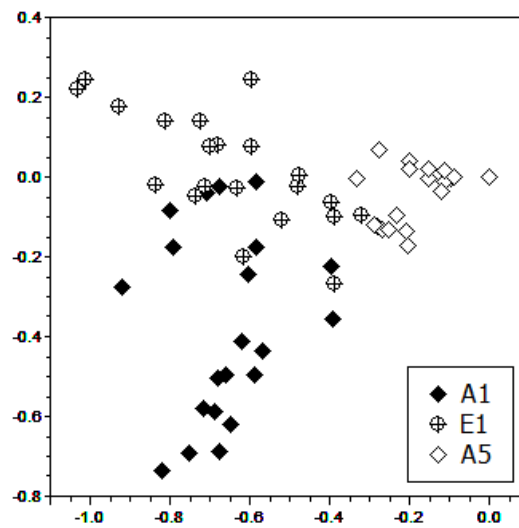


FIG. 5.29 – Analyse en composantes principales des stratégies évoluées

A ce stade, il est nécessaire de vérifier si ces adaptations physiologiques correspondent aux prédictions de la théorie CSR, ou si elles montrent d'autres similitudes aux plantes naturelles vivant dans des environnements analogues.

Adaptations physiologiques

Les valeurs moyennes des 20 simulations sont résumées dans la table 5.1. Les rudéraux possèdent un âge de maturité t_{mat} précoce, c'est-à-dire qu'une période minimale de leur durée de vie est dédiée à la croissance végétative avant d'investir en graines. En effet, les perturbations fréquentes dans leur environnement les obligent à se reproduire le plus tôt possible. Pour la même raison, la pression sélective mène à l'évolution d'une courte longévité a_{max} : comme le seuil de maturité sexuelle est génétiquement spécifié par une fraction de la durée de vie (voir section 4.2.3), une augmentation de a_{max} entraînerait notamment un retardement de la reproduction. Une faible biomasse finale des graines X_{seed} permet aux rudéraux d'engendrer beaucoup de descendance en peu de temps. Ces plantes présentent également un taux de croissance k_G élevé. Le paramètre est responsable de la quantité de ressources transformée en biomasse par unité de temps, et l'évolution favorise une forte consommation afin d'accélérer le cycle de vie. Cette suite de caractéristiques concorde avec la stratégie de type r chez les plantes naturelles dans les environnements imprévisibles [Pianka, 1970].

Les compétiteurs possèdent un âge de maturité plus tardif que les rudéraux. Leur environnement demande une période juvénile distincte afin d'accéder aux ressources. En outre, comme aucune perturbation ne se produit dans leur zone, leur durée de vie est plus longue que celle des rudéraux afin de gagner du temps pour la reproduction. Due à la forte compétition dans cette région, les compétiteurs développent une forte biomasse de graines qui augmente les chances de survie de leur descendance. De nouveau, ces résultats correspondent à la stratégie de type K des plantes naturelles dans les environnements stables [Pianka, 1970].

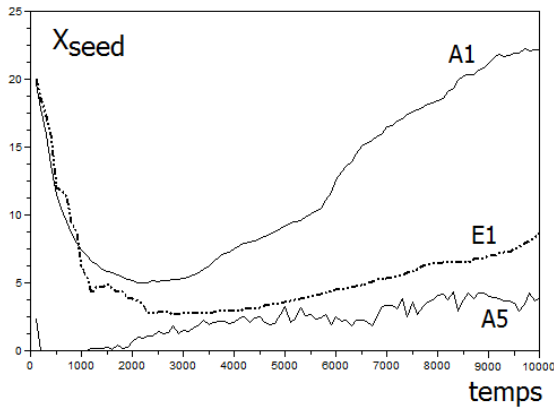


FIG. 5.30 – Biomasse d'une graine

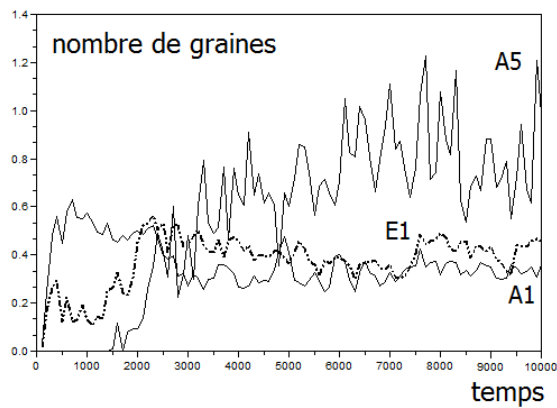


FIG. 5.31 – Nombre de graines

Les stress-tolérants présentent la plus longue durée de vie. Leur environnement est pauvre en ressources minérales de sorte que la croissance et la reproduction sont lentes. Ainsi, la pression sélective mène à des valeurs élevées qui garantissent suffisamment de temps pour parcourir un cycle de vie complet. Leur âge de maturité retardé indique qu'il existe une forte compétition entre les individus qui cherchent à assurer leur propre survie avant de se reproduire. Chez les plantes naturelles, les stress-tolérants présentent typiquement une lente production de biomasse afin de ne pas épuiser le peu de ressources disponibles [Chapin et al., 1993]. Dans les simulations, le taux de croissance des stress-tolérants est également peu élevé comparé aux rudéraux, mais la différence par rapport aux compétiteurs n'est pas concluante. Ceci est probablement dû au fait que les événements de fertilisation ne se font pas assez rares dans la zone E1.

Contrairement à tous les autres paramètres physiologiques, l'évolution de X_{seed} n'affiche pas de courbe monotone. La figure 5.30 atteste que, à partir des valeurs aléatoires, X_{seed} diminue rapidement dans toutes les zones et ne remonte qu'après 2500 unités de temps. Ce phénomène s'explique par le fait que les plantes pionnières rencontrent peu de compétition et qu'à court terme une propagation rapide à petites graines s'avère favorable. Toutefois, quand la population se densifie et que l'évolution morphologique baisse la capacité d'accueil du terrain, les jeunes plantes requièrent de plus en plus de biomasse initiale pour croître vers les ressources. Cette contrainte est particulièrement cruciale pour les compétiteurs. Le résultat se rapproche d'observations chez certaines communautés de plantes naturelles où une relation positive

TAB. 5.1 – Paramètres physiologiques évolués

	A1 (compétiteur)	E1 (stress-tolérant)	A5 (rudéral)
a_{max}	627.58	801.47	196.33
t_{mat}	0.09	0.12	0.03
k_G	0.95	1.09	3.62
X_{seed}	22.16	8.65	3.85
d_{seed}	6.25	7.40	6.25

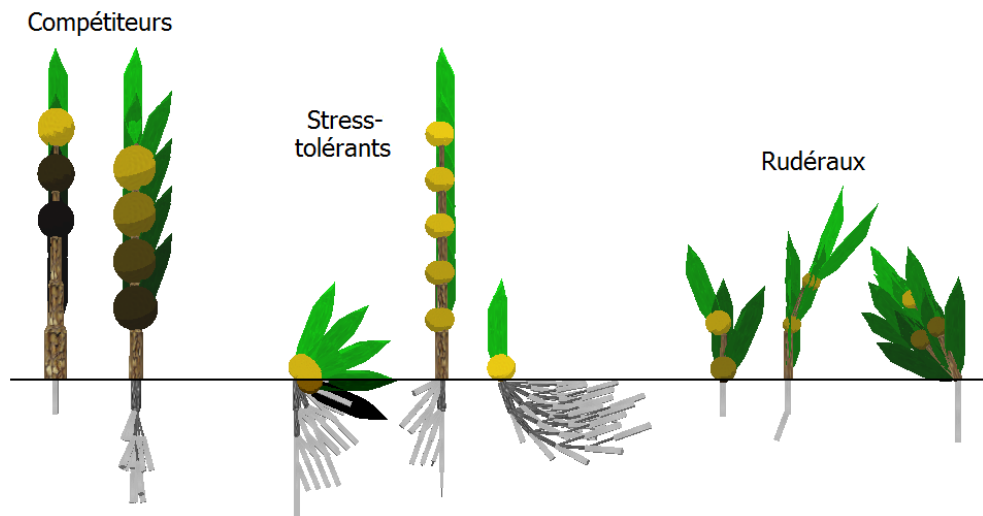


FIG. 5.32 – Morphologies CSR évoluées

entre la taille des graines et le degré d'ombrage a été constatée [Foster and Janson, 1985]. La figure 5.31 montre que le nombre de graines produit est inversement corrélé à leur biomasse. En particulier, les rudéraux sont sélectionnés pour la production d'un grand nombre de descendants.

Comme évoqué précédemment, l'évolution du rayon de dispersion d_{seed} implique un compromis entre la vitesse de propagation et la survie des descendants. Quant à ce paramètre, les résultats ne montrent pas de contraste significatif entre les valeurs. Dans les trois zones, elles correspondent à une longueur légèrement inférieure au côté d'une zone (8 unités de longueur). L'explication se trouve dans la configuration de l'expérience. Aux recoins du terrain virtuel, la plupart des régions adjacentes sont délétères de sorte qu'il existe une forte pression sélective vers une distance de dispersion qui garantit qu'une graine tombe à l'intérieur de la zone. Ainsi, aucune différence n'est observée selon les degrés de perturbation et de stress. Bien que l'évolution de d_{seed} n'apporte pas de résultats distincts par rapport aux stratégies CSR, les valeurs illustrent une adaptation aux risques de la dispersion longue distance. A titre d'exemple dans la nature, il a été observé que certaines plantes colonisant une île, possèdent un rayon de dispersion réduit par rapport à leurs congénères continentales, probablement parce que l'évolution favorise les individus dont les graines ne se perdent pas dans l'océan environnant [Cody and Overton, 1996].

Adaptations morphologiques

Un aperçu des plantes qui évoluent dans les trois zones clés révèle que les stratégies physiologiques d'histoire de vie sont associées à des caractéristiques morphologiques distinctes. La figure 5.32 illustre quelques architectures typiques qui ont émergé. Dans toutes les expériences, les compétiteurs développent un tronc principal sans branches afin de rapidement atteindre la lumière dans leur environnement peuplé. Des plantes de petite taille y sont pénalisées car elles ne photosynthétisent pas suffisamment de carbone pour la reproduction. Comme les minéraux sont abon-

dants, les compétiteurs n'investissent pas beaucoup de biomasse en racines. Notons que, comme les contraintes mécaniques telles que la gravité ou la résistance au vent ne sont pas modélisées, ces formes hautes et fines ne demandent pas de racines profondes pour assurer leur stabilité physique.

Les rudéraux développent des morphologies simples et condensées. Les catastrophes récurrentes garantissent l'apparition fréquente d'aires où une grande quantité de lumière atteint la surface du sol. Dans ce cas, la photosynthèse ne nécessite qu'un nombre réduit de feuilles déployées proches du sol. Les rudéraux ne sont pas en concurrence pour les minéraux, et leur biomasse doit surtout être consacrée à la production rapide de graines. Pour ces raisons, la structure racinaire reste élémentaire.

Il existe un autre aspect important responsable de la simplicité des réseaux racinaires. En effet, les minéraux de la partie aérienne d'une plante morte tombent sur la surface de la terre virtuelle. Au cours des simulations, l'environnement présente ainsi la propriété émergente que la plus grande concentration de nutriments se trouve dans les couches supérieures du sol. De façon similaire à la série *B* des expériences en section 5.1.5, les racines s'adaptent à cette configuration.

Les stress-tolérants montrent une variété de morphologies aériennes sans tendance concluante. Quelques expériences aboutissent à des troncs semblables aux compétiteurs, d'autres à des touffes de feuilles basses. Cependant, pour les plantes virtuelles situées dans des régions pauvres en ressources, le principe de l'équilibre fonctionnel présenté en section 3.1.2 engendre un faible rapport de biomasse aérienne - souterraine. Les stress-tolérants dépensent une part importante de leurs ressources pour améliorer l'assimilation des minéraux, ce qui résulte dans l'évolution de racines plus complexes que dans les autres zones.

Discussion

Ces simulations attestent que les plantes virtuelles développent trois stratégies d'histoire de vie distinctes selon le degré de perturbation et de stress existant dans leur environnement. La plupart des caractéristiques émergées corroborent les hypothèses de la théorie CSR ou concordent avec des propriétés observées chez les plantes naturelles.

La richesse des résultats obtenus suggère que cette expérience pourrait servir de point de départ pour une étude plus approfondie des stratégies CSR avec le modèle proposé. D'une part, la recherche pourrait se porter sur les adaptations au stress provoqué par une baisse de lumière. Contrairement au manque de minéraux, le principe d'équilibre fonctionnel mènerait à l'émergence de stratégies des stress-tolérants qui favorisent le développement de la partie aérienne du végétal.

D'autre part, l'impact de la taille et de la disposition des différentes zones sur les traits d'histoire de vie demande une recherche plus précise. Dans ce contexte, un environnement toroïdal permettrait aussi d'éviter des effets de bord qui ont notamment conduit à des rayons de dispersion similaires dans chaque recoin du terrain.



FIG. 5.33 – Morphologies aériennes évoluées via F_7

5.3 Evolution de L-systèmes

La priorité de recherche des expériences précédentes se situait dans le cadre de problématiques qui relèvent du domaine biologique. L'attention portait avant tout sur les caractéristiques émergentes des phénotypes en fin de simulation, dans l'optique de rapprocher les résultats d'observations issues du milieu naturel.

Or, du point de vue de l'évolution artificielle, le contexte des plantes virtuelles est particulièrement approprié pour l'étude du comportement d'un L-système évolutionnaire. D'une part, le passage entre génotype et phénotype est non-trivial, d'autre part les résultats sont interprétables sous un angle biologique. De plus, la possibilité de visualiser les plantes permet de mieux concevoir le codage du L-système, d'appréhender comment plusieurs représentations génétiques d'un même phénotype sont possibles et de comprendre comment certaines dynamiques complexes telles que la modularité ou l'interaction émergent au sein du système [Toussaint, 2003a].

Cette section concerne les questions de performance des plantes virtuelles en tant qu'algorithme évolutionnaire dans le but de comprendre ses dynamiques et d'optimiser son paramétrage.

5.3.1 L'effet du croisement

Dans les sections précédentes, le croisement *crossRules* a été employé lors du processus de reproduction des plantes virtuelles afin de recombinaison les informations génétiques entre deux L-systèmes au niveau de règles entières. Or la littérature des L-systèmes évolutionnaires évoque généralement l'application d'un croisement supplémentaire qui échange des symboles entre deux règles au niveau de blocs enfermés entre parenthèses [Ochoa, 1998, Hornby and Pollack, 2001b, Ebner et al., 2002]. Dans le cadre du modèle proposé, une telle recombinaison est définie sous forme de l'opérateur *crossBrackets*. Le but de cette expérience consiste à explorer l'efficacité de ces modes de croisement.

Description

La configuration de l'environnement est celle de la section 5.1.4. Toutefois, plusieurs différences majeures sont à signaler au niveau des plantes virtuelles. Afin de ne pas emmêler les dynamiques de deux L-systèmes qui évoluent simultanément dans le génotype, seules les règles de production du compartiment aérien sont mutables.

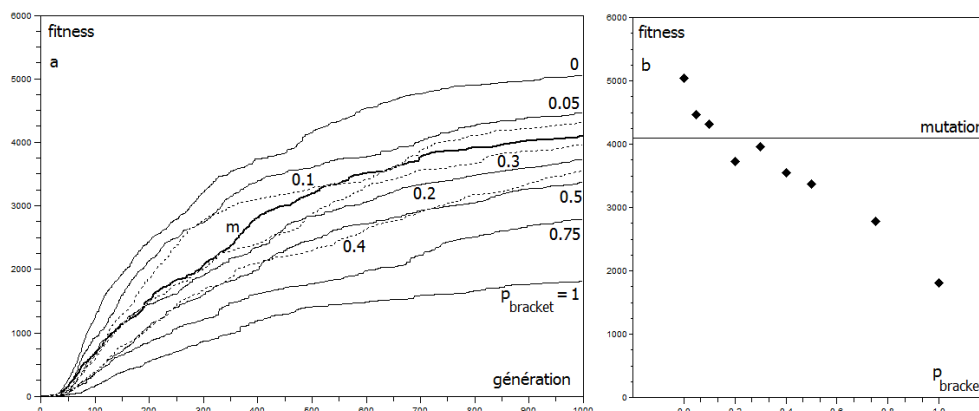


FIG. 5.34 – Performance du système en fonction du type de recombinaison : mutation seule et croisement variant p_{bracket}

Le L-système du réseau racinaire est prédéfini et constant, tout comme l'ensemble des paramètres réels. Ces éléments ne seront pas considérés dans cette expérience.

Le nombre d'opérateurs génétiques est réduit à un minimum. Les deux uniques opérateurs de mutation actifs sont *deleteSymbol* et *insertSymbol* avec une probabilité de $p_{\text{symbol}} = 0.1$. Ce choix est fait dans le but d'isoler les dynamiques essentielles pour l'objectif de l'expérience. En particulier, le nombre de règles n'est pas variable au cours de l'évolution.

La taille du L-système est fixée à 10 règles existants dès la première génération de génotypes. Cette valeur est un compromis entre l'intention de maintenir une certaine complexité de l'espace de recherche et le besoin de travailler avec une quantité maniable d'éléments en évolution. Les symboles non-terminaux du L-système sont donc donnés par les majuscules $A...J$. Le génotype des plantes initiales contient les règles $A \rightarrow lf$ et $B, \dots, J \rightarrow \epsilon$. La totalité du paramétrage est consultable dans l'annexe C8. Pour évaluer la performance d'un individu, la lumière captée par les feuilles et celle captée par les fleurs sont multipliées :

$$F_7 = L_f * L_l \quad (5.8)$$

avec les mêmes notations que la fonction F_4 . Un critère associé au compartiment souterrain n'est pas intégré dans F_7 car le réseau racinaire n'évolue pas.

Dix séries de 30 expériences sont conduites sous différents modes de croisement. Dans neuf séries, l'opérateur *crossBrackets* est appliqué afin de produire une population de génotypes recombinés, suivi des deux mutations *deleteSymbol* et *insertSymbol*. Les valeurs de p_{bracket} utilisées sont : 0, 0.05, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.75, 1. Dans une série supplémentaire, la reproduction est dépourvue de recombinaison, en n'utilisant que les deux opérateurs d'insertion et de délétion pour créer la descendance.

Résultat

De manière similaire à la fonction de fitness F_4 , la partie aérienne des plantes virtuelles évolue vers des phénotypes qui exposent un maximum de fleurs et de

feuilles à la lumière. La figure 5.33 montre les morphologies issues de trois expériences indépendantes ($p_{insert} = 0$). La figure 5.34a présente la courbe de fitness moyenne des dix séries. À côté, la figure 5.34b affiche pour chaque série la corrélation entre le type de recombinaison et la fitness finale.

Il est visible que l'utilisation de *crossRules*, c'est-à-dire *crossBrackets* paramétré par $p_{bracket} = 0$, tend à accélérer la croissance de fitness et à améliorer la performance finale des plantes virtuelles par rapport à une reproduction purement asexuée. La diversification du matériel génétique par recombinaison des L-systèmes au niveau de règles entières montre donc un effet positif sur l'évolution. Cependant, les bénéfices du croisement diminuent de façon monotone avec l'augmentation du paramètre $p_{bracket}$. Cette observation atteste l'inefficacité de l'opérateur *crossBrackets* dans sa définition actuelle.

Discussion

Dans les L-systèmes évolutionnaires, les croisements au niveau de chaînes de symboles parenthésées s'inspirent généralement des opérateurs de recombinaison de la programmation génétique. Dans ce domaine, travaillant avec une représentation en arbres d'expressions logiques, un croisement entre deux individus s'effectue typiquement par l'échange de sous-arbres (figure 2.17). Les parenthèses d'une chaîne de symboles, définissant une hiérarchie d'imbrication, permettent de transposer cette approche aux règles de L-systèmes. L'opérateur *crossBracket* correspond au croisement dit "standard" consistant à intervertir les sous-arbres enracinés au niveau de deux noeuds aléatoires [Koza, 1992].

En programmation génétique, l'efficacité limitée du croisement standard est largement reconnue. L'étude de la fitness relative des individus parents par rapport à leurs descendants a révélé que cet opérateur possède généralement un impact négatif sur la performance du système [Nordin and Banzhaf, 1995]. En effet, un choix purement aléatoire des sous-arbres à échanger, risque de détruire l'intégrité des génotypes. Ceci est d'autant plus valable pour une phase avancée de l'évolution où les solutions tendent à former des blocs de matériel génétique qui méritent d'être préservés [Banzhaf et al., 1998]. Ainsi, une variété d'améliorations ont été développées quant à la détermination des points de croisement, telle qu'une évaluation de la performance des sous-arbres [Iba and de Garis, 1996] ou une mesure du degré de leur similitude structurale et fonctionnelle [Banzhaf et al., 1998].

L'analogie entre une chaîne imbriquée et un arbre de la programmation génétique laisse supposer l'existence de croisements plus efficaces que ceux habituellement définis pour les L-systèmes évolutionnaires. Une étude approfondie sur le processus de recombinaison et, plus généralement, sur les opérateurs génétiques d'un L-système ainsi que la conception d'opérateurs efficaces sont des voies de recherche qui feront partie des perspectives de cette thèse.

5.3.2 Pseudogènes et sauts évolutionnaires

L'objectif de cette série expérimentale est l'étude du rôle d'une autre variable influant sur l'évolution d'un L-système : la probabilité d'apparition des symboles terminaux ou non-terminaux lors des mutations dans les règles de production. Ce

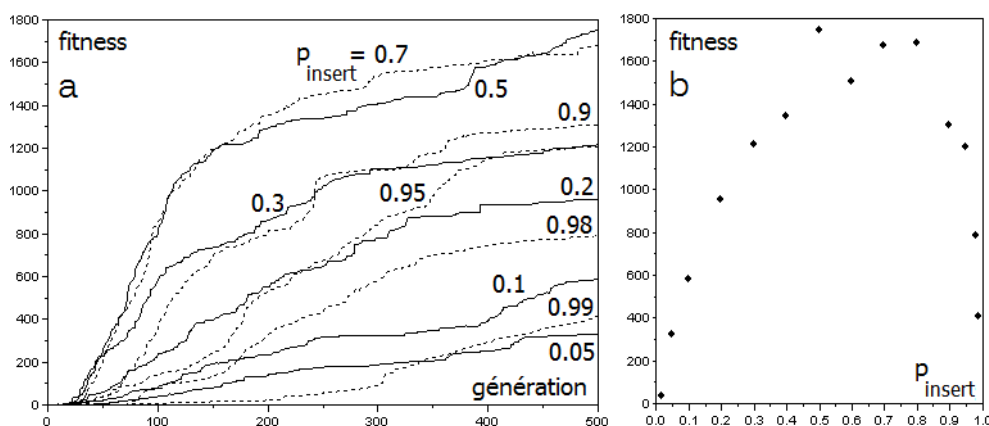


FIG. 5.35 – Performance du système en fonction de p_{insert}

paramètre est appelé p_{insert} dans la description du génotype en section 4.2.3. Les résultats obtenus sont synthétisés dans [Bornhofen and Lattaud, 2008c]. En particulier, ils permettent de découvrir l'origine des sauts évolutifs constatés en section 5.1.2.

Description

Les plantes virtuelles évoluent avec la même configuration que la section précédente. De nouveau, les opérateurs de mutation sont limités à *deleteSymbol* et *insertSymbol* avec $p_{symbol} = 0.1$. L'opérateur *crossBrackets* est cependant désactivé dû à son impact négatif sur la performance du système. A l'instar des expériences antérieures à sélection explicite, la moitié des descendants hérite des gènes d'un seul parent via l'application des deux mutations, l'autre moitié est créée par un croisement du type *crossRules* suivi des opérateurs d'insertion et de délétion. Dix expériences sont conduites sur un éventail de 14 valeurs pour p_{insert} : 0.02, 0.05, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8, 0.9, 0.95, 0.98, 0.99. Le nombre des simulations pour chaque valeur est réduit pour des raisons de limitation en ressources informatiques, mais il s'avère suffisant pour identifier certaines tendances importantes.

Résultat

La figure 5.35a présente la courbe de fitness moyenne de 10 séries. Quatre séries sont omises pour des raisons de lisibilité. A sa droite, la figure 5.35b indique le rapport entre p_{insert} et la fitness finale des simulations. Manifestement, les probabilités extrêmes réduisent la performance du système, et un taux d'apparition important de terminaux donne de meilleurs résultats qu'un taux équivalent pour les non-terminaux. De plus, les courbes associées aux valeurs élevées de p_{insert} affichent une augmentation de fitness plus tardive et plus abrupte par rapport aux valeurs faibles. Parmi le spectre étudié, la meilleure évolution est obtenue par $p_{insert} = 0.5$, mais cette observation demeure incertaine due au nombre limité d'expériences. Néanmoins, les valeurs entre 0.5 et 0.8, engendrant une performance similaire, montrent que le système est robuste par rapport au paramètre étudié.

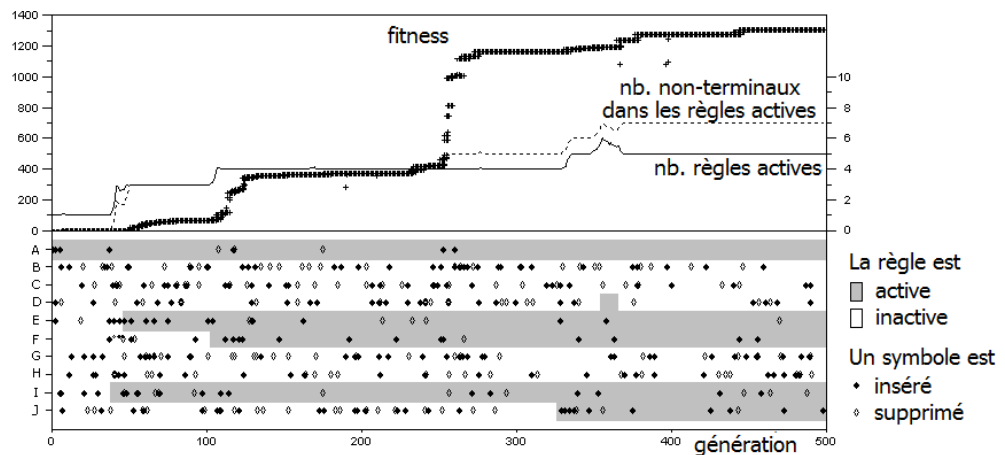


FIG. 5.36 – *Expérience typique ($p_{insert} = 0.9$) et historique des mutations d'une plante à la génération 500*

Pour mieux comprendre les résultats observés, une analyse approfondie au niveau d'expériences individuelles est effectuée, en se focalisant particulièrement sur les dynamiques de grandes et de petites valeurs de p_{insert} . La partie supérieure de la figure 5.36 affiche la performance de l'élite durant une expérience typique de $p_{insert} = 0.9$. A l'instar des graphes de la figure 5.4, il existe des plateaux en alternance avec des phases d'augmentation rapide. Le fait que la fonction de fitness soit différente de celle utilisée en section 5.1.2 laisse supposer que les sauts évolutionnaires sont largement indépendants du critère d'évaluation. La figure 5.37 montre également le nombre des règles impliquées dans la croissance des plantes, ainsi que le nombre des symboles non-terminaux dans les chaînes successeurs de ces règles. Les données illustrent que seulement une partie des 10 règles participe effectivement à la morphogenèse, alors que d'autres ne sont pas impliquées du fait qu'aucun non-terminal ne pointe vers elles. De telles règles inactives constituent des portions de code génétique qui ne jouent aucun rôle dans la construction du phénotype.

La plupart des améliorations de fitness sont provoquées par des mutations de symboles terminaux. Or, les sauts de fitness sont typiquement initiés par une modification fondamentale dans le réseau des règles actives, c'est-à-dire par l'insertion ou, moins fréquemment, la délétion d'un non-terminal. Plus la valeur de p_{insert} est élevée, moins ce type de changement structural est exploré. La mutation d'un non-terminal affecte l'intégrité du L-système et diminue la fitness dans la majorité des cas, de sorte que l'individu est éliminé. Néanmoins, parfois une telle mutation offre un avantage sélectif qui mène à sa propagation à travers toute la population, accompagnée d'une série de mutations au niveau des symboles terminaux.

La figure 5.37 présente le même type de graphe pour une expérience de $p_{insert} = 0.1$. Les sauts évolutionnaires tendent à être moins distincts. Etant donné que p_{insert} est de faible valeur, un changement structural possède un faible potentiel d'être suivi d'une série de mutations de symboles terminaux. Dû à l'abondance de non-terminaux, le L-système adopte une grande partie des 10 règles avant les 50 premières générations. Une seule mutation peut engendrer l'inclusion de plusieurs règles par

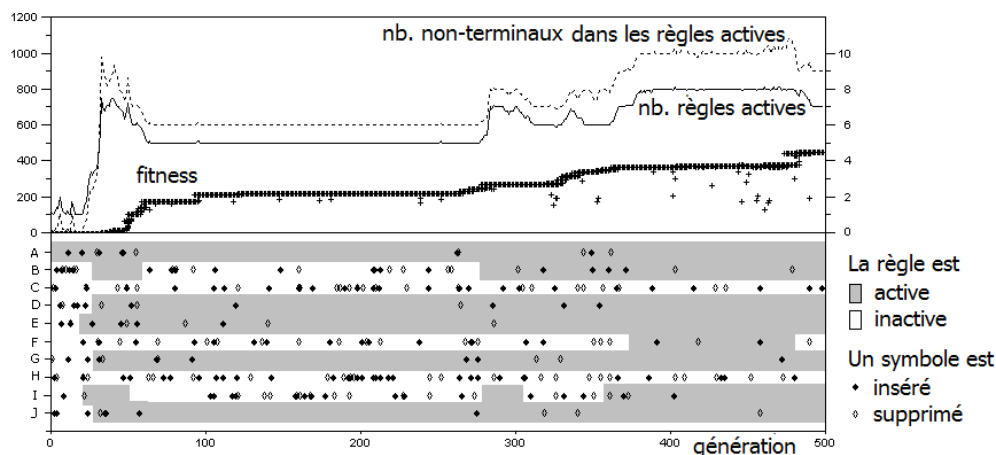


FIG. 5.37 – *Expérience typique ($p_{insert} = 0.1$) et historique des mutations d'une plante à la génération 500*

cascade. Le nombre élevé de règles actives est typiquement maintenu jusqu'à la fin de la simulation. Cependant, dans certains cas, une règle peu efficace est rejetée. Ceci est observé à deux reprises dans la règle *I*.

Les observations révèlent un dilemme central pour l'évolution des L-systèmes. Les mutations de symboles terminaux permettent de graduellement améliorer un jeu de règles actives. En revanche, les mutations de symboles non-terminaux sont moins robustes mais indispensables pour explorer de nouvelles combinaisons favorables entre les règles. Comme les deux dynamiques sont requises pour optimiser la performance du système, le trade-off peut être considéré comme une variante du dilemme exploration-exploitation [Holland, 1975, Goldberg, 1989].

Le graphe inférieur des figures 5.36 et 5.37 montre l'exemple d'historique évolutionnaire d'une plante à la génération 500, c'est-à-dire qu'il affiche toutes les mutations qui ont mené l'ancêtre initial à la plante finale. Les périodes d'activité des règles de production sont grisées, et les insertions et délétions sont représentées par des diamants pleins et vides respectivement. Les règles inactives ne sont pas soumises à une pression sélective. Leurs mutations sont neutres et fixées dans la population avec un taux moyen de 0.18 dans les deux exemples. Autrement dit, en moyenne 0.18 mutations s'établissent par règle d'une génération à une autre. D'après les études de Motoo Kimura dans sa théorie neutraliste de l'évolution moléculaire, cette valeur est théoriquement identique au taux de mutation [Kimura, 1983].

En revanche, les taux de fixation dans les règles actives présentent des dynamiques non aléatoires. Une fois qu'une règle est mobilisée, la nouvelle pression sélective introduit des améliorations ultérieures pour les plus proches générations, ce qui se retrouve dans les sauts observés. Pendant ces phases temporaires de "sélection positive", c'est-à-dire favorisant la présence de certains traits génétiques dans la population, le taux de fixation peut dépasser le taux de mutation. Cependant, les règles actives subissent la plupart du temps une "sélection négative" où la majorité des mutations s'avère délétère et est éliminée.

En considérant les périodes significatives de simulation durant lesquelles la fit-

ness se trouve en stagnation, un taux de fixation moyen de 0.009 est trouvée dans les règles actives. La valeur strictement positive atteste que des mutations neutres apparaissent également dans des règles actives. Dans chaque cas observé, il s'agit de commandes de rotations sans effet sur le phénotype. Elles sont typiquement situées devant une parenthèse fermante, c'est-à-dire au bout d'une ramification de sorte qu'elles n'agissent sur la position spatiale d'aucun module de la plante.

Discussion

L'origine des sauts évolutifs montre que l'évolution des L-systèmes puise une grande partie de sa force créatrice dans la mobilisation de règles inactives qui dérivent via des mutations neutres. Cette observation cadre parfaitement avec l'avis largement accepté dans le domaine de l'évolution artificielle qu'il existe une relation positive entre neutralité et performance dans les algorithmes évolutifs [Yu and Miller, 2001, Rothlauf and Goldberg, 2003].

La neutralité est également importante dans l'évolution naturelle :

“Neutral networks are key to change. (...) Populations may be pinned at the phenotypic level, but they constantly change at the genetic level, drifting on neutral networks, thereby dramatically increasing their chances for phenotypic innovation.” [Fontana, 2006]

Selon la biologie évolutive, le génome naturel possède une certaine quantité d'information sans fonction biologique connue, appelé “ADN-poubelle” (*junk DNA*) [Ohno, 1972]. Plusieurs théories expliquant leur émergence ont été proposées, telles que la “réplication égoïste” [Dawkins, 1976], ou bien la duplication puis divergence de gènes existants [Ohno, 1970]. Dans le modèle des plantes virtuelles, les règles de production inactives peuvent être rapprochées de cette ADN-poubelle. Elles représentent également du code génétique hors fonction qui n'est pas soumis à la pression sélective et varie à travers une série de mutations aléatoires. Selon la théorie neutraliste de l'évolution, l'ADN-poubelle naturelle évolue plus vite que les séquences actives du génome naturel [Kimura, 1983]. Les simulations de cette section ont montré que, de manière analogue, les règles inactives d'un L-système ont tendance à accumuler des mutations plus rapidement que les règles actives.

Le généticien Susumu Ohno suggéra dans les années 70 que des portions de cette ADN sans utilité, appelées “pseudogènes”, pourraient sporadiquement réémerger de leur non-fonctionnalité, avec une nouvelle fonction acquise grâce une suite chanceuse de mutations neutres :

“The mechanism of gene duplication provides a temporary escape from the relentless pressure of natural selection to a duplicated copy of a functional gene locus. While being ignored by natural selection, a duplicated and thus redundant copy is free to accumulate all manner of randomly sustained mutations. As a result, it may become a degenerate, nonsense DNA base sequence. Occasionally, however, it may acquire a new active site sequence, therefore a new function and emerge triumphant as a new gene locus.” [Ohno, 1973]

Bien que la science récente avance que la renaissance de gènes entiers n'est pas aussi simple qu'initialement supposé [Zhang, 2003], leur préservation dans le génome

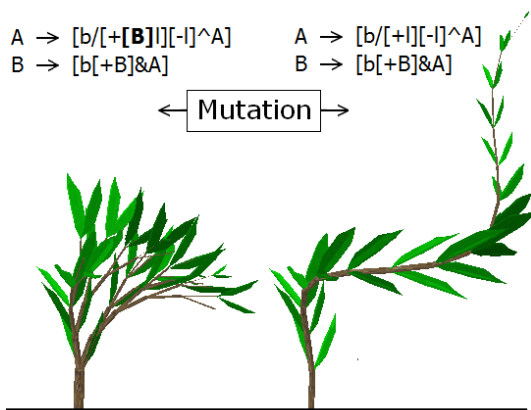


FIG. 5.38 – Activation et désactivation d’une règle

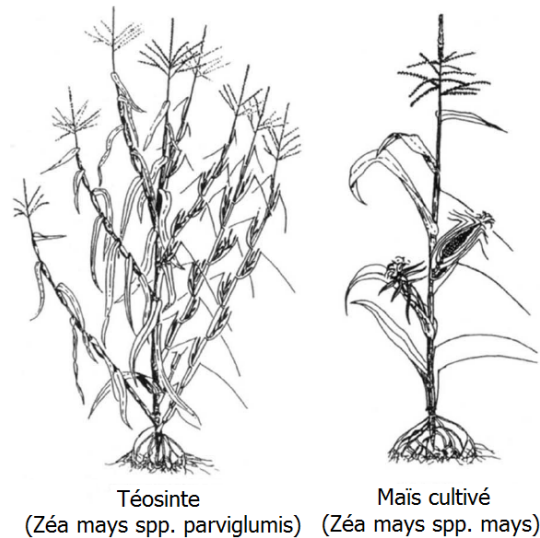


FIG. 5.39 – La domestication du maïs [Doebly et al., 1995]

semble du moins servir à fournir du matériel pour la combinaison de nouveaux gènes [Inge-Vechtomov, 2002].

Quant aux L-systèmes, l’activation de pseudogènes correspond à l’apparition d’un symbole non-terminal qui crée une référence vers une règle inactive. La figure 5.38 illustre que l’activation ou la désactivation d’une règle peut avoir un effet considérable sur le phénotype. De ce point de vue, la fonction de chaque règle est potentiellement celle des “gènes régulateurs” qui conditionnent les aspects majeurs du développement morphologique des organismes naturels [Niklas, 1997]. A titre d’exemple, la figure 5.39 oppose la morphologie du maïs cultivé à son progéniteur sauvage téosite. La domestication de plantes agricoles a souvent impliquée la concentration des ressources dans le tronc principal, menant à une croissance droite. Dans le cas de téosite, une seule mutation dans le gène régulateur TB1 semble responsable de ce changement évolutif [Doebly et al., 1995].

“Monstre prometteur” (*hopeful monster*) est un terme introduit par Richard Goldschmidt pour décrire un organisme soumis à une variation phénotypique importante [Goldschmidt, 1940]. L’apparition et le rôle d’une telle évolution discontinue dans la nature reste largement controversée [Dawkins, 1986], toutefois dans le modèle des plantes virtuelles les monstres prometteurs sont communs, pouvant initier une série de mutations qui élève la population entière à un nouveau niveau de performance. Ce phénomène concorde avec la réflexion de Stephen Gould qui suggéra qu’un tel monstre, si jamais il survient dans la nature, déclenche une phase adaptative durant laquelle sa descendance est soumise à des changements évolutifs rapides :

“Suppose that a discontinuous change in adult form arises from a small genetic alteration. Problems of discordance with other members of the species do not arise, and the large, favorable variant can spread through a population in Darwinian fashion. Suppose also that this large

change does not produce a perfected form all at once, but rather serves as a key adaptation to shift its possessor toward a new mode of life. Continued success in this new mode may require a large set of collateral alterations, morphological and behavioral; these may arise by a more traditional, gradual route once the key adaptation forces a profound shift in selective pressures.” [Gould, 1977]

5.4 Synthèse

Ce chapitre a présenté un éventail d’expériences effectuées dans le cadre de la problématique générale de cette thèse. La première section s’est concentrée sur les dynamiques d’adaptation de la morphologie végétale, par variation exclusive de la partie génotypique qui spécifie l’architecture des plantes virtuelles. D’abord, une série de sessions interactives a exploré les avantages et inconvénients de la sélection humaine, tout en permettant de s’assurer de la pertinence des mécanismes évolutionnaires des L-systèmes. L’étude s’est ensuite dirigée vers l’adaptation morphologique à une variété de fonctions de fitness et de conditions environnementales. La simplicité intentionnée des critères de sélection, encourageant le développement de certains aspects phénotypiques tout en écartant d’autres, a aussi permis de dégager des contraintes inhérentes à la morphogenèse. A titre d’exemple, en section 5.1.2, l’optimisation de la vitesse de croissance mène à l’abandon de toute reproduction, et en section 5.1.4, l’évaluation du nombre de fleurs, sans se soucier de leur emplacement, aboutit à l’inflorescence à des endroits inappropriés pour l’accès d’agents pollinisateurs.

Outre la morphologie, la deuxième section a intégré l’évolution au niveau physiologique en permettant la variation d’un nombre contrôlé de paramètres réels du génotype. Les résultats attestent l’existence de compromis fondamentaux dans le cycle de vie des plantes virtuelles et illustrent comment ces compromis sont liés aux conditions de l’environnement telles que le degré de compétition, la fréquence de perturbation ou la richesse en ressources. En particulier, les expériences soulignent que la morphologie et la physiologie ne sont pas des dimensions évoluant indépendamment, mais il s’agit de deux aspects indissociables d’un végétal. Pour ne citer que deux exemples, l’évolution de la structure influence les valeurs optimales d’âge de maturité en section 5.2.2 et de biomasse des graines en section 5.2.4, et ces paramètres agissent en revanche sur le développement morphologique.

Les expériences présentées dans la troisième section se placent dans le domaine de l’évolution artificielle. Le processus de morphogenèse végétale y est considéré comme un contexte approprié pour l’étude de L-systèmes évolutionnaires, alors que l’analogie avec les plantes naturelles passe au second plan. La première étude présentée concernait l’impact de différents types de croisement sur la performance du système. Le résultat a mis en doute l’efficacité du croisement “standard” au niveau d’expressions parenthésées communément rencontré dans la littérature. Dans la deuxième étude, l’analyse du système en fonction de différentes probabilités d’apparition des symboles terminaux ou non-terminaux a permis de révéler une variante du dilemme exploration-exploitation et de mieux comprendre l’émergence des sauts

de fitness observés durant les simulations. Notons que les résultats suggèrent que le paramétrage de l'algorithme évolutionnaire n'était pas optimisé dans les deux sections précédentes, mais leurs conclusions restent néanmoins valides d'un point de vue biologique.

Cette synthèse affirme que le modèle des plantes virtuelles est un outil approprié pour l'étude de certaines problématiques de la biologie végétale et de l'évolution artificielle. Une réflexion approfondie sur l'apport du modèle à l'heure actuelle et les perspectives de futures recherches est exposée dans le chapitre suivant.

Chapitre 6

Conclusion

“The important thing in science is not so much to obtain new facts as to discover new ways of thinking about them.”

William Lawrence Bragg

Ce dernier chapitre rappelle la problématique générale, les étapes de recherche suivies et les résultats obtenus. Ensuite, il sera question de dégager les qualités et les limites de l’approche, ainsi que son apport vis-à-vis des travaux existants. Au final, un certain nombre de perspectives qui émergent de cette étude seront présentées.

6.1 Bilan

L’objectif principal de cette thèse était l’étude des dynamiques évolutives dans les communautés de plantes. La recherche s’attachait notamment aux variations au niveau de l’individu, c’est-à-dire à ses adaptations morphologiques et physiologiques en fonction des paramètres de l’environnement. Dans l’optique d’élaborer une approche permettant de répondre à la problématique donnée, le premier pas de cette thèse consistait donc à identifier les éléments nécessaires pour la formalisation puis l’implémentation d’un outil de recherche approprié.

Nous avons d’abord présenté le domaine de la vie artificielle et plus particulièrement les deux notions d’émergence et d’adaptation constituant des concepts clés pour les modèles de cette discipline. L’état de l’art des plantes virtuelles conçues en vie artificielle a révélé que ces modèles sont typiquement fondés sur une description morphologique du développement végétal. Cependant ils n’intègrent pas ou peu de caractéristiques physiologiques et environnementales. Une telle simplification s’avère judicieuse dans le cadre d’études en évolution artificielle, mais elle limite la pertinence des résultats d’un point de vue biologique.

L’étude s’est ensuite portée sur les travaux effectués par la communauté scientifique liée à la modélisation et simulation de plantes. Les modèles de plantes individuelles se classifient traditionnellement en deux approches complémentaires. Les modèles morphologiques décrivent le développement architectural d’un végétal en tenant compte de sa croissance arborescente et modulaire. En revanche, les modèles

physiologiques formalisent la gestion des ressources d'une plante, en considérant notamment les dynamiques du carbone obtenu par photosynthèse et celles des nutriments assimilés dans le sol. Le couplage de ces deux approches mène aux modèles structure-fonction qui permettent de décrire le fonctionnement de communautés végétales par le développement parallèle d'un nombre de plantes virtuelles en interaction. Ces modèles sont le plus souvent conçus pour une simulation pertinente d'espèces naturelles, mais l'échelle évolutionnaire n'est généralement pas prise en compte.

Afin de répondre à la problématique, l'association des concepts de différents domaines scientifiques était nécessaire. Le premier apport de cette thèse réside donc dans la conception de solutions méthodologiques qui combinent les deux approches complémentaires de modèles de plantes. Basé sur le paradigme multi-agents, le modèle proposé intègre trois composantes : morphologique, physiologique et génétique. Les morphologies aérienne et souterraine sont chacune définies par un L-système, formalisme qui est actuellement le plus utilisé dans la modélisation des plantes. Quant à la physiologie, le choix s'est porté sur l'approche mécaniste du modèle transport-résistance qui décrit les processus d'assimilation et d'allocation de ressources par un système d'équations différentielles. Un génome artificiel décrit de nombreuses caractéristiques de croissance, tant au niveau morphologique que physiologique. Ces informations varient via l'application d'opérateurs génétiques et permettent aux plantes de s'adapter, au fil des générations, aux conditions de leur environnement.

Ce modèle a été implémenté dans le cadre d'une plateforme d'expérimentation. Ainsi, le deuxième apport majeur est le développement d'un outil de recherche informatique appelé Darwin's Park, destiné à l'étude des dynamiques, populationnelles et notamment évolutionnaires, qui se produisent au sein d'un écosystème virtuel. Une brève introduction à cette application et à ses fonctionnalités est fournie dans l'annexe B.

Avant d'aborder une série d'expériences liées à l'évolution des plantes, la plateforme informatique et le modèle conçu ont été soumis à un ensemble de scénarios de validation. Au niveau individuel, nous avons exploré les réponses morphologiques et physiologiques des plantes virtuelles à leur environnement en fonction de la disposition des ressources : lumière, nutriments et espace. Les simulations ont donné lieu à l'émergence d'un nombre de comportements de croissance typiques de plantes naturelles tels que le phototropisme, le chimiotropisme ou l'équilibre fonctionnel.

Les validations au niveau populationnel mettaient l'accent sur le phénomène de compétition qui est l'un des facteurs principaux conditionnant les dynamiques évolutionnaires dans les communautés végétales. Les expérimentations au sujet de l'éclaircie naturelle, de la croissance logistique et de l'exclusion compétitive ont été rapprochées d'équations agrégées correspondantes du domaine de la dynamique des populations. Les interactions entre les plantes virtuelles mènent à l'émergence de comportements collectifs qui, cadrant avec les prédictions de la biologie théorique, correspondent qualitativement aux observations du milieu naturel. En particulier, ces expériences attestent que, à part la capacité à représenter le développement végétal à l'échelle évolutionnaire, le modèle proposé offre également la possibilité de simulations individu-centrées qui complètent les modèles agrégés de la dynamique des populations.

Le troisième apport majeur de cette thèse est un éventail d'expériences dans le contexte de la problématique générale. Selon les axes de recherche évoqués en section 1.1, elles sont structurées en trois thématiques dont nous rappelons quelques résultats majeurs.

1. Emergence de traits morphologiques

La recherche s'est d'abord portée sur l'évolution morphologique à base d'une physiologie fixe. Afin de minimiser l'effet d'auto-ombrage, les plantes virtuelles développent des architectures aériennes qui rappellent les formes familières d'arbre, de buisson ou de fougère. Du côté souterrain, les structures évoluées sont comparables aux racines fasciculées et pivotales des plantes naturelles. Au niveau de l'inflorescence, l'auto-ombrage devient une contrainte considérable pour la position des fleurs lorsque la condition d'accessibilité pour la pollinisation est écartée. En présence d'individus avoisinants, la concurrence pour l'assimilation des ressources engendre, suivant le principe de la course aux armements, une évolution de morphologies plus allongées qu'une croissance isolée. En particulier, l'ampleur de l'adaptation au niveau aérien souligne le caractère asymétrique de la compétition pour la lumière. La structure des plantes virtuelles est également façonnée par le milieu abiotique : une lumière latérale et un gradient de minéraux provoquent l'émergence d'architectures végétales qui optimisent l'assimilation des ressources sous les configurations environnementales rencontrées. De telles adaptations sont également observées dans la nature.

2. Emergence de traits physiologiques

L'étude s'est ensuite penchée sur les adaptations de la physiologie des végétaux. La sélection explicite des plantes virtuelles selon leur rendement reproductif a permis de dégager deux des compromis les plus importants dans la théorie d'histoire de vie : l'allocation des ressources en croissance végétative et reproductrice, et le coût de la reproduction actuelle par rapport à la fécondité future. Conformément aux prédictions biologiques, la compétition mène à une augmentation de l'investissement des ressources en croissance végétative afin d'assurer la survie individuelle. L'évolution des plantes virtuelles via sélection implicite dans un environnement à différents degrés de perturbation et de stress provoque l'émergence de trois stratégies distinctes d'histoire de vie en adéquation avec les hypothèses de la biologie théorique.

3. Emergence de dynamiques génétiques

La troisième thématique concernait les dynamiques émergeant dans le code génétique des plantes virtuelles dans le but de contribuer à la compréhension des L-systèmes évolutionnaires d'un point de vue fondamental. L'étude s'est concentrée sur l'impact de deux paramètres influant sur le croisement et la mutation des règles de production. L'évaluation de leur performance en terme de vitesse d'amélioration de la fitness a illustré l'importance du choix et du paramétrage des opérateurs génétiques et a permis de progresser dans l'optimisation du système. En outre, une analyse approfondie des dynamiques de simulations individuelles explique l'origine des sauts de fitness qui émergent lors des expériences et révèle l'intérêt de mutations neutres dans

les règles de productions inactives du génotype. Les dynamiques observées trouvent leur analogie dans certains phénomènes existant au niveau du génome naturel, tels que l'ADN-poubelle, les pseudogènes, ou bien les gènes régulateurs.

Notons que les expériences étaient typiquement conduites en vue de théories scientifiques existantes, cependant il n'était pas rare que l'aspect émergent du modèle proposé soit source de résultats inattendus, tant au niveau du phénotype, comme par exemple l'emplacement de fleurs cachées, qu'au niveau du génotype, tels que l'apparition de sauts de fitness dûs à l'activation de règles de production inactives. Dans leur ensemble, les résultats obtenus

- corroborent des hypothèses de la biologie évolutive,
- correspondent à des observations directes chez les plantes réelles,
- réaffirment des travaux antérieurs sur les plantes virtuelles,
- contribuent à la compréhension des L-systèmes évolutionnaires.

En conclusion, les résultats permettent d'affirmer que nous avons réussi à apporter une réponse aux objectifs principaux fixés dans la problématique de cette thèse.

6.2 Discussion

Cette thèse a présenté une approche qui démontre comment les algorithmes issus du domaine de la vie artificielle peuvent contribuer à l'étude de l'évolution des plantes réelles. La recherche consiste pour l'essentiel à soumettre des populations de plantes virtuelles mutables à certaines conditions environnementales et à observer leurs adaptations morphologiques et physiologiques aux contraintes imposées.

Contrairement aux simulations individuelles ou populationnelles qui peuvent être rapprochées de mesures et d'observations directes sur le terrain, l'évaluation de la pertinence de résultats à l'échelle évolutionnaire est plus problématique. En effet, en raison de la difficulté à mener des expériences similaires à grandeur réelle, les seuls repères biologiques sont de nature théorique. La valeur scientifique du modèle proposé réside ainsi principalement dans sa capacité à évaluer la pertinence des hypothèses de la biologie évolutive. Même s'il est impossible de clairement prouver ces hypothèses, elles peuvent être confirmées ou remises en question par simulation informatique [Niklas, 1986].

Une qualité notable du modèle proposé est la possibilité de contrôler les traits mutables d'une plante virtuelle. La concentration de l'étude sur un nombre réduit de dynamiques, tout en inhibant d'autres, permet de mieux dégager leur impact sur l'évolution végétale. Une deuxième qualité du modèle réside dans sa facilité à varier le degré de compétition, en augmentant la densité de la population des plantes sur un terrain donné.

La simplicité de l'approche permet la réalisation de simulations avec un nombre élevé de plantes, jusqu'à un millier d'individus, dans des délais convenables, tout en prenant en compte les dynamiques les plus essentielles d'une plante naturelle ainsi que ses interactions avec l'environnement. Toutefois, il ne faut pas oublier que les

choix de simplification lors de la conception d'un modèle sont souvent source de biais, voire d'erreur, et qu'il est primordial de rester prudents devant les résultats obtenus. Il est toujours possible que certaines observations incombent aux caractéristiques du modèle plutôt qu'à l'apparition de dynamiques proches de l'évolution naturelle. D'une part, la structure prédéfinie des plantes virtuelles et celle de leur génotype réduit le potentiel évolutionnaire du système. D'autre part, des limitations existent au niveau de la modélisation des interactions possibles entre les végétaux et avec l'environnement.

En particulier, le degré d'abstraction de la composante génétique par rapport à l'ADN naturel indique que les résultats produits par le modèle proposé doivent être interprétés avec circonspection : les similitudes visuelles entre les plantes réelles et les structures émergentes d'un L-système ne signifient nullement que les génomes végétaux naturels décrivent un mécanisme de morphogenèse semblable à des applications de règles de production. Notamment, les analogies établies entre ces deux représentations génétiques, telles que le phénomène de l'équilibre ponctué ou l'existence de pseudogènes, ne sont ainsi valables que d'un point de vue métaphorique.

Malgré les limites évoquées du modèle, la concordance entre les résultats des expériences conduites et les hypothèses biologiques correspondantes atteste sa pertinence scientifique et suggère qu'il pourrait être considéré comme un outil complémentaire de recherche dans le domaine de la biologie évolutive. Plus généralement, le résultat majeur de cette thèse est l'affirmation que le champ d'application des modèles structure-fonction, se focalisant à l'heure actuelle sur le niveau individuel et populationnel du développement végétal, peut être étendu à une recherche à l'échelle évolutionnaire en intégrant des algorithmes adaptatives basés sur les concepts de la vie artificielle. Ce résultat est encourageant pour les développements futurs de ce champ de recherche.

6.3 Perspectives

Le travail présenté ne marque qu'une étape dans la recherche des dynamiques des écosystèmes du point de vue de la vie artificielle. La section 2.4 a évoqué trois motivations principales pour la conception de tels modèles évolutionnaires. Les futurs projets de recherche se structurent naturellement selon ces catégories.

6.3.1 Recherche en biologie

Le premier axe majeur des perspectives concerne l'analyse approfondie de l'espace des paramètres du modèle proposé. En effet, malgré sa simplicité relative par rapport à la modélisation structure-fonction, le modèle intègre un nombre important de variables, que ce soit au niveau de l'environnement ou des plantes virtuelles. Les configurations utilisées dans le cadre de cette thèse ont permis d'étudier différentes dynamiques et tendances évolutionnaires, cependant l'influence de tous les paramètres sur la variabilité des résultats demeure incertaine. Une meilleure compréhension de la sensibilité des simulations à leur paramétrage contribuerait largement à la consolidation de la valeur scientifique du modèle. Une problématique fortement liée à la précédente concerne la précision quantitative évoquée en section 4.4. Est-il possible

de paramétrer le modèle générique des plantes virtuelles par un jeu de données botaniques, et à quel point les résultats de simulation seraient-ils proches du réel ? Cette question est d'autant plus centrale en vue d'expériences destinées à la prédiction de scénarios naturels populationnels, tels qu'une forêt ou une culture agricole.

La robustesse du paramétrage et la fiabilité quantitative ouvriraient donc le champ d'application du modèle proposé vers de nouveaux domaines tels que la sylviculture, l'agronomie ou la bioclimatologie. Son utilisation à l'échelle populationnelle suivrait notamment les idées de l'écologiste Volker Grimm qui proposa de coupler les modèles de différents niveaux d'abstraction qui "ne sont pas des alternatives exclusives, mais plutôt des approches complémentaires qui dépendent l'une de l'autre" [Grimm, 1999]. Les modèles individu-centrés sont capables de fournir plus d'information que les modèles agrégés, et ils peuvent être complexifiés plus facilement. En revanche, les modèles agrégés fournissent un cadre théorique ainsi que des outils d'analyse mathématique pour les résultats issus des simulations.

Le deuxième axe majeur des perspectives porte sur l'enrichissement des dynamiques prises en compte par le modèle des plantes et la plateforme d'expérimentation. Cependant, comme l'une des forces de l'approche de cette thèse réside dans son degré de simplification, il faudra évaluer à quel point les objectifs des futures recherches nécessitent une augmentation en complexité. Maintes pistes sont possibles dont les plus importantes seront évoquées.

Au niveau des plantes virtuelles, la reproduction pourrait posséder des mécanismes d'isolement reproductif, c'est-à-dire de barrières génotypiques ou phénotypiques qui empêchent deux espèces végétales de produire des hybrides. Les expériences évolutives permettraient ainsi d'observer l'émergence du processus de spéciation et d'étudier les dynamiques responsables de la diversification des plantes naturelles. Une autre idée concerne l'augmentation en possibilités d'interaction entre les individus, par exemple par "allélopathie", c'est-à-dire l'émission de substances biochimiques dans l'environnement [Rice, 1974]. Dans la nature, la communication allélopatique peut posséder des effets positifs ou négatifs, selon la relation de coopération ou de compétition entre les plantes. Le phénomène d'allélopathie a déjà été sujet d'études antérieures de l'équipe du LIAP5 [Lattaud, 2004].

Le modèle de l'environnement pourrait être doté de nouvelles caractéristiques. N'intégrant à l'heure actuelle que les deux ressources, lumière et minéraux, il est notamment envisagé de modéliser les dynamiques de l'eau, en représentant sa précipitation, sa diffusion dans le sol et ses flux à travers les plantes virtuelles. Plusieurs autres paramètres abiotiques sont à considérer. La température, tant au niveau du cycle des saisons que de ses variations journalières, a un impact majeur sur le rythme du développement d'une plante naturelle. Le vent et le phénomène de gravité imposent des contraintes mécaniques à leur morphologie.

Dans une perspective de plus long terme, il est prévu d'ajouter d'autres types d'agents à la plateforme Darwin's Park. La modélisation d'organismes fongiques est notamment motivée par l'étude de la relation symbiotique appelée "mycorhize" qui se manifeste par une association entre les racines des plantes et les champignons [Harley, 1969]. Parmi les travaux antérieurs du LIAP5, la recherche au sujet des interactions mycorhiziennes entre plante et champignon virtuels a déjà été abordée [Bornhofen and Lattaud, 2007b]. Finalement, comme la flore et la faune

d'un écosystème sont inséparables, l'ajout d'agents mobiles permettrait de produire des dynamiques de coévolution à l'image des relations naturelles entre les plantes et les animaux herbivores ou pollinisants.

6.3.2 Evolution artificielle

Un travail important est nécessaire au sujet d'une meilleure compréhension des dynamiques d'un L-système évolutionnaire. En effet, les opérateurs génétiques introduits en section 4.2.3, généralement inspirés de la littérature, ont été définis avec peu de considérations d'optimisation. Or les différences d'efficacité constatées lors des expériences en section 5.3.1 illustrent le potentiel des recombinaisons à varier le succès global de l'algorithme évolutionnaire. A partir d'une définition formelle de la notion d'opérateur génétique, une analyse approfondie des mécanismes de croisement et de mutation est envisagée dans le but de concevoir de nouveaux opérateurs qui augmentent la performance du système. Ces recherches mènent à l'étude des L-systèmes évolutionnaires d'un point de vue plus théorique.

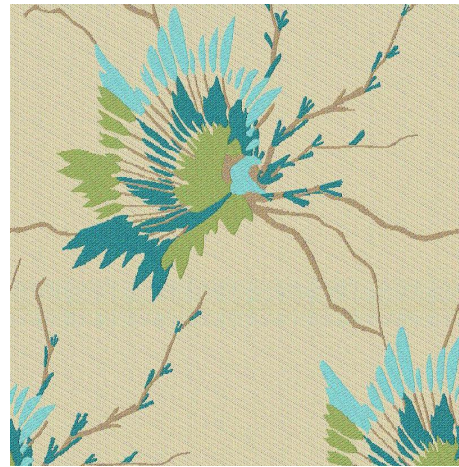
La "théorie des schémas" désigne l'analyse formelle d'une stratégie évolutionnaire. Initialement développée pour les algorithmes génétiques, elle a permis de révéler que la convergence de cet algorithme de recherche repose sur la capacité à recombinaison par croisement des morceaux performants d'information génétique (*building blocks*) qui ont tendance à faire accroître la fitness des individus et ainsi à se multiplier dans la population [Holland, 1975, Goldberg, 1989]. Une théorie similaire existe, non sans de considérables difficultés mathématiques, pour les structures arborescentes de la programmation génétique [Poli and McPhee, 2003a,b].

Les futures recherches s'attachent donc à la question : est-ce qu'il existe un équivalent de la théorie des schémas et de la notion de building blocks pour les L-systèmes ? Un premier pas important dans cette direction est exposé dans l'annexe A. Il consiste dans l'élaboration d'un formalisme permettant d'adapter la théorie proposée en programmation génétique au contexte des chaînes de symboles. De plus, le travail existant, se focalisant exclusivement sur les croisements, est enrichi d'une analyse de différents opérateurs de mutation.

6.3.3 Mondes virtuels

De façon complémentaire à leur intérêt scientifique, deux applications liées à aux aspects visuel et graphique des simulations se dégagent. La première perspective concerne l'intégration du modèle proposé dans les mondes virtuels, que ce soit dans le cadre d'un outil d'aide au paysagisme ou dans un univers multi-utilisateurs en ligne tel que Second Life [Second Life, 2008]. En effet, à l'heure actuelle, les plantes de ces environnements virtuels sont le plus souvent modélisées par des objets statiques ou, tout au plus, par des structures basées sur un jeu simple de règles de croissance sans interaction avec leur milieu. Cette limitation réduit largement le potentiel de dynamiques végétales.

La richesse des réponses individuelles présentées en section 4.3.1 illustre que, au lieu de concevoir des morphologies prédéfinies, une diversité en formes est possible via le processus de morphogenèse où une seule configuration génotypique permet

FIG. 6.1 – *Les mondes virtuels*FIG. 6.2 – *Fractale sur tissu*

de produire différents individus en fonction des contraintes de l'environnement rencontré, telle qu'une gêne spatiale ou un manque de ressources. L'émergence de variété végétale constituerait un gain en authenticité et ainsi un enrichissement important pour tout monde virtuel. La figure 6.1 présente un exemple d'application de Darwin's Park dans ce contexte.

La deuxième piste à développer est l'exploitation de l'aspect fractal des plantes virtuelles de Darwin's Park. L'entreprise Cétoine [Cétoine, 2008] est spécialisée dans la production d'images, de vidéos, de dessins textiles et décoratifs par la mise en oeuvre d'algorithmes évolutionnaires, en utilisant notamment l'application *ArtiE-Fract* évoquée en section 5.1.1. De la même manière, la plateforme de simulation pourrait servir d'outil d'évolution interactive, permettant de générer des motifs esthétiques à base de plantes virtuelles. Une mise en pratique des méthodes élaborées pour cette thèse dans le cadre d'une collaboration entre Cétoine et le LIAP5 demanderait surtout la recherche de solutions qui minimisent le goulot d'étranglement de l'utilisateur lors de sa quête de formes végétales artistiques. La figure 6.2 montre l'une des premières réalisations, la plante logo de Darwin's Park, sur tissu.

Annexe A

La théorie des schémas

“We are all agreed that your theory is crazy. The question which divides us is whether it is crazy enough to have a chance of being correct.”

Niels Bohr

John Holland suggéra que la recherche des algorithmes génétiques ne s’effectue non au niveau de simples symboles de la chaîne binaire, mais de trames entières appelées “schémas” [Holland, 1975]. Cette idée est condensée dans un théorème qui décrit comment les schémas se propagent dans une population de solutions d’une génération à l’autre sous les effets de sélection, de croisement et de mutation. Tandis que le théorème originel ne fournit qu’une limite inférieure du degré de propagation, la mesure exacte fut formalisée deux décennies plus tard [Stephens and Waelbroeck, 1997, 1999]. Dans le domaine de l’évolution artificielle, il est largement accepté que les algorithmes génétiques tiennent leur efficacité en grande partie de la multiplication exponentielle de schémas d’ordre faible (*building blocks*) qui sont particulièrement susceptibles d’améliorer la fitness [Goldberg, 1989].

La littérature atteste que l’adaptation du concept des schémas au domaine de la programmation génétique, se servant d’arbres d’expressions logiques au lieu de chaînes linéaires, n’est pas une tâche simple. Maintes approches ont mené à de considérables difficultés mathématiques [Koza, 1992, O’Reilly and Oppacher, 1994, Whigham, 1995, Rosca, 1997]. La notion de schéma qui s’est avérée la plus appropriée pour l’étude théorique est celle de Riccardo Poli et William Langdon [Poli and Langdon, 1997].

Ce chapitre annexe propose un premier pas vers une théorie des schémas pour les L-systèmes évolutionnaires, par l’élaboration d’un formalisme qui permet d’adapter la théorie développée en programmation génétique [Poli and McPhee, 2003a,b] au contexte des chaînes de symboles. De plus, le travail existant, focalisant essentiellement sur différents opérateurs de croisement, sera enrichi d’une analyse des opérateurs d’insertion, de délétion et de mutation de symboles. Afin d’introduire les notions fondamentales pour la suite du chapitre, le théorème originel de John Holland est évoqué.

Théorème des schémas des algorithmes génétiques

Dans le cas d'un codage génétique composé de 0 et de 1, un schéma H est un mot sur l'alphabet $\{0, 1, \#\}$. Une chaîne binaire est appelée une "réalisation du schéma H ", si elle coïncide avec H aux positions différentes du symbole $\#$. $\Phi(H, t)$ dénote la proportion des réalisations de H à la génération t , c'est-à-dire

$$\Phi(H, t) = \frac{m(H, t)}{M}$$

pour $m(H, t)$ réalisations dans une population de taille M .

La probabilité de sélection d'une réalisation de H à la génération t est notée $p_s(H, t)$. Il s'agit d'une fonction qui dépend de $\Phi(H, t)$, de la distribution de fitness ainsi que de l'opérateur de sélection. Par exemple, une sélection proportionnelle à la fitness résulte dans

$$p_s(H, t) = \Phi(H, t) \frac{\bar{f}(H, t)}{\bar{f}(t)}$$

où $\bar{f}(H, t)$ est la fitness moyenne des réalisations de H à la génération t , et $\bar{f}(t)$ la fitness moyenne de toute la population.

Pour un schéma H donné, l'ensemble des processus de sélection, de croisement et de mutation peut être considéré comme une épreuve de Bernoulli, c'est-à-dire que les nouvelles solutions sont ou ne sont pas des réalisations de H [Poli et al., 1998]. Par conséquent, $\Phi(H, t + 1)$ est une variable stochastique. Le théorème des schémas énonce qu'à travers les générations la suite des $\Phi(H, t)$ satisfait à l'inégalité

$$E[\Phi(H, t + 1)] \geq p_s(H, t)(1 - p_m)^{o(H)} \left[1 - p_c \frac{\lambda(H)}{L - 1} (1 - p(H, t)) \right].$$

Dans cette inéquation, $E[\cdot]$ désigne l'opérateur d'espérance, $o(H)$ le nombre de 0 et 1 que H contient, $\lambda(H)$ la distance maximale entre deux symboles de H autres que $\#$, L la longueur fixe des chaînes, p_c la probabilités de croisement à un point et p_m celle d'une mutation bit flip (voir section 2.3.2).

Généralisation

Le théorème précédent ne considère qu'un type de croisement suivi d'un type de mutation. La recombinaison peut cependant impliquer un nombre arbitraire n d'opérateurs génétiques. Chacun possède une probabilité spécifique d'apparition des réalisations de H après leur application, notée $\alpha_i(H)$, $i = 1 \dots n$. Hormis les détails de l'opérateur, cette "probabilité de transmission" dépend typiquement de la probabilité d'existence $p_0(K)$ d'une variété de schémas K qui pourraient jouer un rôle dans la construction de H . La boucle évolutionnaire peut donc être considérée comme l'itération du processus

$$\Phi(H, t) \xrightarrow{\text{sél.}} p_s(H, t) \xrightarrow{\alpha_1} p_1(H, t) \xrightarrow{\alpha_2} p_2(H, t) \dots \xrightarrow{\alpha_n} p_n(H, t) = p(H, t).$$

Un théorème des schémas "exact" est une équation du type

$$E[\Phi(H, t + 1)] = p(H, t)$$

et permet entre autres l'étude théorique de certains biais qu'engendrent les opérateurs [Poli and McPhee, 2001]. Les deux sections suivantes posent les bases d'une théorie des schémas exacte pour le codage génétique en chaînes de symboles, en calculant les probabilités de transmission pour une série d'opérateurs génétiques.

A.1 Chaînes linéaires

En analogie avec la notion de schéma des algorithmes génétiques, un schéma sur un alphabet S est une chaîne $H = h_1 \dots h_N$ de longueur N composée d'éléments de l'ensemble $S \cup \{*\}$. Le caractère spécial $*$ désigne un joker qui remplace un seul symbole de S .

A.1.1 Croisement à un point

Le croisement à un point choisit aléatoirement un point dans chacune des deux chaînes puis échange les symboles derrière les positions sélectionnés. Cet opérateur est étudié en détail dans [Poli and McPhee, 2001]. Les auteurs montrent que pour une probabilité de croisement p_{xo} , la probabilité de transmission du schéma H s'élève à

$$\alpha_{xo}(H) = (1 - p_{xo})p_0(H) + p_{xo} \sum_{i=0}^{N-1} \sum_{k>i} \sum_{n \geq N-i} \frac{p_0(h_1 \dots h_i *^{k-i})}{k} \frac{p_0(*^{n-N+i} h_{i+1} \dots h_N)}{n}.$$

A.1.2 Insertion

Cet opérateur insère avec la probabilité p_{ins} un symbole aléatoire devant un symbole existant. Si $N > 1$, alors

$$\alpha_{ins}(H) = (1 - p_{ins})p_0(H) + \frac{p_{ins}}{N-1} \sum_{i=1}^{N-1} \frac{1}{|S|^{\delta(h_i \in S)}} p_0(h_1 \dots h_{i-1} h_{i+1} \dots h_N)$$

où $\delta(x)$ est une fonction qui renvoie 1 si x est vrai, sinon 0. Dans le cas de $N = 1$,

$$\alpha_{ins}(H) = (1 - p_{ins})p_0(H).$$

Preuve : Supposons que $N > 1$. Pour tous les i entre $1 \dots N - 1$, les réalisations du schéma $h_1 \dots h_{i-1} h_{i+1} \dots h_N$ correspondent à H après l'insertion si d'une part la position sélectionnée est i . Comme $N - 1$ positions sont possibles, la probabilité en est $\frac{1}{N-1}$. D'autre part, le symbole inséré doit concorder avec h_i . Cette probabilité est 1 si $h_i = *$, et $\frac{1}{|S|}$ si $h_i \in S$.

Dans le cas spécial $N = 1$, H ne contient qu'un seul symbole. Comme les chaînes ne sont jamais vides, l'opérateur d'insertion ne peut pas générer de réalisation de H .

A.1.3 Délétion

La délétion supprime un symbole de la chaîne avec la probabilité p_{del} . Si $N > 1$, alors

$$\alpha_{del}(H) = (1 - p_{del})p_0(H) + \frac{p_{del}}{N+1} \sum_{i=0}^N p_0(h_1 \dots h_i * h_{i+1} \dots h_N).$$

Si $N = 1$,

$$\alpha_{del}(H) = p_0(H) + \frac{p_{del}}{2} [p_0(*h_1) + p_0(h_1*)].$$

Preuve : Supposons que $N > 1$. Pour tous les i entre $0 \dots N$, les réalisations du schéma $h_1 \dots h_i * h_{i+1} \dots h_N$ correspondent à H après la suppression d'un symbole si la position choisie est i . Il existe $N + 1$ positions éventuelles de sorte que cette probabilité s'élève à $\frac{1}{N+1}$.

Afin d'éviter des chaînes vides, la délétion n'est appliquée que si une chaîne contient plus d'un élément. Dans le cas $N = 1$, toutes les réalisations de H sont donc préservées.

A.1.4 Mutation

Cet opérateur modifie un symbole de la chaîne avec la probabilité p_{mut} .

$$\alpha_{mut}(H) = (1 - p_{mut})p_0(H) + \frac{p_{mut}}{N} \sum_{i=1}^N \frac{1}{|S|^{\delta(h_i \in S)}} p_0(h_1 \dots h_{i-1} * h_{i+1} \dots h_N).$$

Preuve : Pour tous les i entre $1 \dots N$, les réalisations du schéma $h_1 \dots h_{i-1} * h_{i+1} \dots h_N$ correspondent à H après la mutation si d'une part la position sélectionnée est i . Comme N positions sont possibles, la probabilité en est $\frac{1}{N}$. D'autre part, le symbole muté doit concorder avec h_i . Cette probabilité est 1 si $h_i = *$, et $\frac{1}{|S|}$ si $h_i \in S$. La division par $|S|$ implique que la mutation vers le même symbole est permise.

A.2 Chaînes imbriquées

Le but de cette section est d'adapter la théorie des schémas développée pour les arbres d'expressions logiques de la programmation génétique [Poli and McPhee, 2003a,b] aux chaînes imbriquées, c'est-à-dire les chaînes non-vides construites à partir d'un alphabet S et les deux caractères [et].

En programmation génétique, les opérateurs modifient les arbres par manipulation de sous-arbres. La première étape consiste donc à trouver une équivalence appropriée entre les chaînes imbriquées et les structures arborescentes. L'approche de la tortue (voir section 2.2.3) ne peut pas remplir cette fonction car elle ne fournit pas de relation bijective. Par exemple, les chaînes FF , $F[F]$ et $[[[F[F]]]]$ possèdent la même interprétation géométrique. Au lieu de cela, nous ferons appel au concept des "arbres syntaxiques".

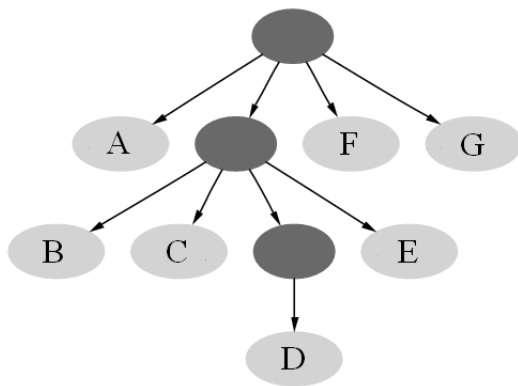


FIG. A.1 – Arbre syntaxique

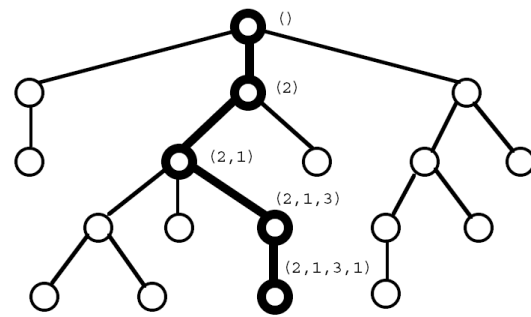


FIG. A.2 – Coordonnées à dimensions variables [D’Haeseleer, 1994]

Arbres syntaxiques

Un arbre syntaxique contient un noeud pour chaque symbole de la chaîne ainsi que pour chaque expression entre parenthèses [Vanyi and Kokai, 2001]. La figure A.1 montre l’arbre de la chaîne

$$A[BC[D]E]FG.$$

Dans un arbre de la programmation génétique, les noeuds internes sont typiquement des fonctions, et les noeuds externes sont des terminaux, c’est-à-dire des variables ou des constantes. La figure A.1 illustre qu’un arbre syntaxique ne possède qu’un type de noeud interne. Du point de vue de la programmation génétique, l’ensemble des fonctions d’une chaîne ne contient donc que l’élément $[]$. Les terminaux correspondent aux symboles de l’alphabet S . Comme la chaîne vide n’est pas permise, $[]$ n’est pas un symbole terminal. A la racine de l’arbre syntaxique correspond une paire de parenthèses externes qui n’est normalement pas écrite et qui reste invariante sous les effets des opérateurs génétiques.

Maintenant qu’une équivalence entre chaîne imbriquée et arbre est établie, il est possible de donner une définition précise de la notion de “sous-chaîne” : Une sous-chaîne est un sous-arbre de l’arbre syntaxique correspondant. Par conséquent, il s’agit soit d’un symbole de l’alphabet S , soit d’une expression enfermée entre parenthèses.

Système de référence

Pour se référer à un certain noeud au sein de l’arbre, il est indispensable d’utiliser des coordonnées. En programmation génétique, les noeuds internes sont des fonctions d’une arité donnée. Cette observation garantit en particulier l’existence d’une arité maximale dans l’ensemble des fonctions, permettant de définir un système de référence “cartésien” qui ne requiert qu’une paire de coordonnées pour décrire la totalité des positions d’un arbre [Poli and McPhee, 2003a]. Chez les chaînes imbriquées, il n’existe pas de limite pour la taille des sous-chaînes. Par conséquent, il est nécessaire de recourir au système de référence “à dimensions variables” [D’Haeseleer, 1994] pour assigner une coordonnée à chaque noeud de l’arbre syntaxique ou,

par équivalence, à chaque sous-chaîne (figure A.2). Par exemple, les coordonnées de la figure A.1 se lisent

$$\begin{array}{c} () \quad (1)(2)(2,1)(2,2)(2,3)(2,3,1) \quad (2,4) \quad (3)(4) \\ [\quad A [\quad B \quad C \quad [\quad D \quad] \quad E \quad] \quad F \quad G \quad] \quad . \end{array}$$

Si h est une chaîne imbriquée, $\gamma(h)$ dénote l'ensemble de toutes les coordonnées à l'exception de $()$. Pour $v \in \gamma(h)$, $h(v)$ est la sous-chaîne dont la racine se trouve à la position v .

Schéma et Hyperschéma

Le pas suivant consiste à adapter les notions de schéma et d'hyperschéma [Poli and McPhee, 2003b]. Un schéma est une chaîne imbriquée composée d'éléments de l'ensemble $S \cup \{*\}$. Le joker $*$ remplace un seul symbole de S . Le schéma H représente donc toutes les chaînes qui possèdent le même emplacement de parenthèses que H et les mêmes symboles aux positions différentes de $*$. Par exemple, si $S = \{x, y\}$, les réalisations de $H = x[*y*]$ sont les quatre chaînes $x[xyx]$, $x[yyx]$, $x[xyy]$ et $x[yyy]$.

Les schémas partitionnent l'espace de recherche en sous-espaces de structure fixe et peuvent également être écrits en forme d'arbre syntaxique. A l'instar des chaînes individuelles, $\gamma(H)$ dénote l'ensemble des coordonnées de H à l'exception de $()$. Il est possible de parler de "sous-schémas" et de définir $H(v)$ comme étant le sous-schéma de H à la position $v \in \gamma(H)$.

Un "hyperschéma d'arité variable" est une chaîne imbriquée composée des symboles de $S \cup \{*, \#\}$ et deux types de parenthèses $[]$ et $\{ \}$. Le joker $*$ remplace un seul symbole de S . $\#$ représente une sous-chaîne. Les parenthèses $\{ \}$ indiquent que l'expression peut posséder une arité plus grande que décrite, c'est-à-dire que d'autres sous-chaînes peuvent suivre celles qui sont indiquées.

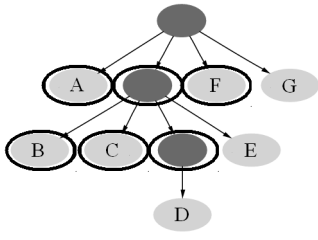
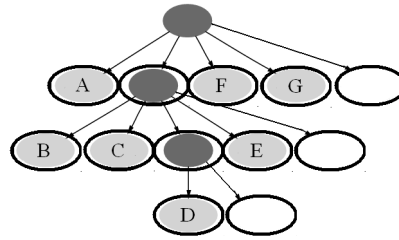
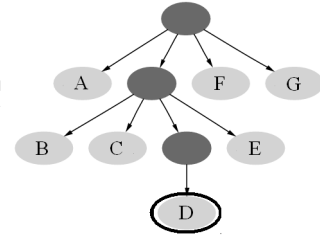
Soit H un schéma, v et $w \in \gamma(H)$. Les deux hyperschémas suivants sont d'un intérêt particulier :

1. $U(H, v)$ est obtenu de H , en remplaçant $H(v)$ par $\#$.
2. $L(H, v, w)$ est créé en plaçant $H(v)$ à la position w d'un hyperschéma générique. Si $w = (i_1, i_2, \dots, i_n)$, alors $L(H, v, w) = \{\#^{i_1-1}\{\#^{i_2-1}\dots\{\#^{i_n-1}H(v)\}^n\}$. Autrement dit, il s'agit de l'ensemble des chaînes h dont $h(w)$ est une réalisation de $H(v)$.

L'idée de ces définitions est que, si la sous-chaîne à la position w d'une réalisation de $L(H, v, w)$ est croisée vers la position v d'une réalisation de $U(H, v)$, le résultat sera toujours une réalisation de H . Afin d'étudier les probabilités de transmission pour les opérateurs d'insertion, de délétion et de mutation, les définitions suivantes sont nécessaires.

$$\begin{aligned} \gamma_{<}(H) &= \{(v_1, \dots, v_n) | (v_1, \dots, v_n + 1) \in \gamma(H)\}, \\ \gamma_{>}(H) &= \{(v_1, \dots, v_n + 1) | (v_1, \dots, v_n) \in \gamma(H)\} \cup \gamma(H), \\ \gamma_1(H) &= \{(v_1, \dots, v_{n-1}, 1) | (v_1, \dots, v_{n-1}, 1) \in \gamma(H), (v_1, \dots, v_{n-1}, 2) \notin \gamma(H)\}. \end{aligned}$$

$\gamma_{<}(H)$ est l'ensemble des coordonnées suivies d'un noeud du même niveau. $\gamma_{>}(H)$ correspond à $\gamma(H)$ enrichi des coordonnées qui suivent le dernier noeud de chaque

FIG. A.3 - $\gamma_<$ FIG. A.4 - $\gamma_>$ FIG. A.5 - γ_1

niveau. $\gamma_1(H)$ contient les coordonnées de tous les noeuds qui n'ont pas d'autres noeuds du même niveau. Les figures A.3, A.4 et A.5 illustrent ces trois ensembles pour l'arbre syntaxique de la figure A.1. Notons que $\gamma_<(H) \subseteq \gamma(H) \subseteq \gamma_>(H)$, $\gamma_1(H) \subseteq \gamma(H)$ et $\gamma_<(H) \cap \gamma_1(H) = \emptyset$.

Pour $v \in \gamma_<(H)$, l'“hyperschéma réduit” $R(H, v)$ est obtenu par suppression de $H(v)$. $R(H, v)$ est même un schéma. Pour $w \in \gamma_>(H)$, l'“hyperschéma augmenté” $A(H, w)$ est créé par l'ajout d'un # à la position w , en décalant d'éventuelles sous-chaînes vers la droite.

A.2.1 Croisement standard

Grâce à la notion d'arbre syntaxique, l'intégralité des analyses sur les croisements en programmation génétique [Poli and McPhee, 2003b] peut être portée vers les chaînes imbriquées. A titre d'exemple, citons la probabilité de transmission d'un schéma H sous un croisement standard appliquée avec la probabilité p_{xo} . Selon l'équivalence établie, cet opérateur manipule non seulement les expressions parenthésées mais aussi les symboles simples.

$$\alpha_{xo}(H) = (1 - p_{xo})p_0(H) + p_{xo} \sum_{I, J \in \Omega} \sum_{v \in \gamma(H) \cap \gamma(I)} \sum_{w \in \gamma(J)} \frac{p_0(U(H, v) \cap I)}{|\gamma(I)|} \frac{p_0(L(H, v, w) \cap J)}{|\gamma(J)|}.$$

Dans cette équation, Ω dénote l'ensemble des structures imbriquées possibles, c'est-à-dire tous les schémas d'ordre 0.

Les sections suivantes calculent la probabilité de transmission d'un schéma sous les effets d'insertion, de délétion et de mutation de sous-chaînes. A l'instar des croisements, il existe une multitude de possibilités d'implémenter ces opérateurs. Le travail présenté se concentre sur des définitions analogues à celles analysées en section A.1 au niveau des chaînes linéaires.

A.2.2 Insertion

Cet opérateur insère une sous-chaîne avec la probabilité p_{ins} devant une sous-chaîne aléatoire existante. La probabilité de transmission pour un schéma H est

$$\alpha_{ins}(H) = (1 - p_{ins})p_0(H) + p_{ins} \sum_{v \in \gamma_<(H)} \Xi(H(v)) \frac{p_0(R(H, v))}{|\gamma(R(H, v))|}$$

où $\Xi(H(v))$ dénote la probabilité que la nouvelle sous-chaîne soit une réalisation de $H(v)$. Tout comme chez les chaînes linéaires, le cas spécial $\gamma_{<}(H) = \emptyset$ mène à

$$\alpha_{ins}(H) = (1 - p_{ins})p_0(H).$$

Preuve : $\gamma_{<}(H)$ contient toutes les coordonnées où l'insertion peut avoir eu lieu. Une chaîne h devient une réalisation de H par insertion si $h \in R(H, v)$ pour un noeud $v \in \gamma_{<}(H)$, si parmi les $|\gamma(h)|$ possibilités la position sélectionnée est v , et finalement si la sous-chaîne insérée concorde avec $H(v)$. Ceci dépend des détails d'implémentation du générateur aléatoire des chaînes. Ainsi,

$$\begin{aligned} \alpha_{ins}(H) &= (1 - p_{ins})p_0(H) + p_{ins} \sum_{v \in \gamma_{<}(H)} \sum_{h \in R(H, v)} \frac{\Xi(H(v))}{|\gamma(h)|} p_0(h) \\ &= (1 - p_{ins})p_0(H) + p_{ins} \sum_{v \in \gamma_{<}(H)} \frac{\Xi(H(v))}{|\gamma(R(H, v))|} \sum_{h \in R(H, v)} p_0(h) \\ &= (1 - p_{ins})p_0(H) + p_{ins} \sum_{v \in \gamma_{<}(H)} \frac{\Xi(H(v))}{|\gamma(R(H, v))|} p_0(R(H, v)). \end{aligned}$$

A.2.3 Délétion

Cet opérateur supprime une sous-chaîne avec la probabilité p_{del} . Comme dans le cas linéaire, la délétion n'est pas exécutée si elle mène à une sous-chaîne vide, c'est-à-dire si le noeud choisi est un élément de $\gamma_1(H)$.

$$\alpha_{del}(H) = (1 - p_{del}(1 - \frac{|\gamma_1(H)|}{|\gamma(H)|}))p_0(H) + p_{del} \sum_{I \in \Omega} \sum_{v \in \gamma_{>}(H) \cap \gamma(I)} \frac{p_0(A(H, v) \cap I)}{|\gamma(I)|}.$$

Si $\gamma_1(H) = \gamma(H)$ et donc aucune délétion n'est possible,

$$\alpha_{del}(H) = p_0(H) + p_{del} \sum_{I \in \Omega} \sum_{v \in \gamma_{>}(H) \cap \gamma(I)} \frac{p_0(A(H, v) \cap I)}{|\gamma(I)|}.$$

Preuve : $\gamma_{>}(H)$ contient toutes les coordonnées où la délétion peut avoir eu lieu. Il existe deux scénarios pour qu'une chaîne h devienne une réalisation de H par délétion. Dans le premier, $h \in A(H, v)$ pour un $v \in \gamma_{>}(H)$, et parmi les $|\gamma(h)|$ possibilités la position sélectionnée est v . Le deuxième scénario est l'application de l'opérateur à une solution qui est déjà une réalisation de H , en choisissant un noeud dans $\gamma_1(H)$. En effet, dans ce cas la délétion est inhibée. Ainsi,

$$\begin{aligned}
\alpha_{del}(H) &= (1 - p_{del})p_0(H) + p_{del} \left[\sum_{v \in \gamma_{>}(H)} \sum_{h \in A(H,v)} \frac{1}{|\gamma(h)|} p_0(h) + \frac{|\gamma_1(H)|}{|\gamma(H)|} p_0(H) \right] \\
&= (1 - p_{del}(1 - \frac{|\gamma_1(H)|}{|\gamma(H)|}))p_0(H) + p_{del} \sum_{v \in \gamma_{>}(H)} \sum_{h \in A(H,v)} \sum_{I \in \Omega} \delta(h \in I) \frac{1}{|\gamma(h)|} p_0(h) \\
&= (1 - p_{del}(1 - \frac{|\gamma_1(H)|}{|\gamma(H)|}))p_0(H) + p_{del} \sum_{I \in \Omega} \sum_{v \in \gamma_{>}(H) \cap \gamma(I)} \sum_{h \in A(H,v) \cap I} \frac{1}{|\gamma(h)|} p_0(h) \\
&= (1 - p_{del}(1 - \frac{|\gamma_1(H)|}{|\gamma(H)|}))p_0(H) + p_{del} \sum_{I \in \Omega} \sum_{v \in \gamma_{>}(H) \cap \gamma(I)} \frac{1}{|\gamma(I)|} \sum_{h \in A(H,v) \cap I} p_0(h) \\
&= (1 - p_{del}(1 - \frac{|\gamma_1(H)|}{|\gamma(H)|}))p_0(H) + p_{del} \sum_{I \in \Omega} \sum_{v \in \gamma_{>}(H) \cap \gamma(I)} \frac{1}{|\gamma(I)|} p_0(A(H,v) \cap I).
\end{aligned}$$

A.2.4 Mutation

Cet opérateur mute une sous-chaîne avec la probabilité p_{mut} . $\Xi(H(v))$ dénote de nouveau la probabilité qu'une nouvelle sous-chaîne soit une réalisation de $H(v)$.

$$\alpha_{mut}(H) = (1 - p_{mut})p_0(H) + p_{mut} \sum_{I \in \Omega} \sum_{v \in \gamma(H) \cap \gamma(I)} \Xi(H(v)) \frac{p_0(U(H,v) \cap I)}{|\gamma(I)|}.$$

Preuve : Une chaîne h devient une réalisation de H par mutation si $h \in U(H,v)$ pour un $v \in \gamma(H)$, si parmi les $|\gamma(h)|$ possibilités la position sélectionnée est v , et si la sous-chaîne mutée est une réalisation de $H(v)$. Ceci dépend des détails d'implémentation du générateur aléatoire de la sous-chaîne. Suivant les mêmes transformations que la section précédente,

$$\begin{aligned}
\alpha_{mut}(H) &= (1 - p_{mut})p_0(H) + p_{mut} \sum_{v \in \gamma(H)} \sum_{h \in U(H,v)} \frac{\Xi(H(v))}{|\gamma(h)|} p_0(h) \\
&= (1 - p_{mut})p_0(H) + p_{mut} \sum_{v \in \gamma(H)} \sum_{h \in U(H,v)} \sum_{I \in \Omega} \delta(h \in I) \frac{\Xi(H(v))}{|\gamma(h)|} p_0(h) \\
&= (1 - p_{mut})p_0(H) + p_{mut} \sum_{I \in \Omega} \sum_{v \in \gamma(H) \cap \gamma(I)} \frac{\Xi(H(v))}{|\gamma(I)|} p_0(U(H,v) \cap I).
\end{aligned}$$

Annexe B

Darwin's Park

*“There is nothing wrong with a good illusion
as long as one does not claim it is reality.”*

Howard Pattee

Darwin's Park est une plateforme de simulation destinée à l'étude des dynamiques qui émergent entre des agents interagissant et évoluant dans un écosystème virtuel simplifié. La version actuelle implémente le modèle des plantes virtuelles et de leur environnement décrit dans les sections 4.1 et 4.2. L'ajout d'autres types d'acteurs écologiques, représentant des champignons, des parasites ou des insectes est prévu pour des versions ultérieures. Ce chapitre d'annexe comporte une brève description de l'interface de la plateforme ainsi que de ses principales fonctionnalités.

Entièrement développé en C++, Darwin's Park se base sur les technologies Microsoft .NET et utilise le moteur physique “Open Dynamics Engine” [ODE, 2008] pour la détection de collision entre les objets de la simulation.

La fenêtre principale

Au lancement de l'application se présente la fenêtre principale permettant à l'utilisateur de manipuler toutes les étapes d'une expérience. La figure B.1 montre ce panneau de contrôle et explique les fonctions de ses différents boutons. Plusieurs informations sont affichées. Les quatre premières lignes récapitulent la configuration de la simulation, alors que les données suivantes présentent des statistiques sur son état actuel :

- *Type* : le type de la simulation. Outre la simulation “standard”, il existe le type d'évolution interactive (voir la section 5.1.1) et celui d'évolution générationnelle via une fonction de fitness (voir par exemple les sections 5.1.2 ou 5.1.4),
- *ExpPath* : le chemin des fichiers de configuration de l'expérience actuelle,
- *LogFile* : le nom du fichier journal,
- *Batch* : le numéro de l'expérience et nombre total de répétitions prévues,
- *Time* : le temps de la simulation. Entre parenthèses, la durée fixe d'un pas de simulation et la durée totale,

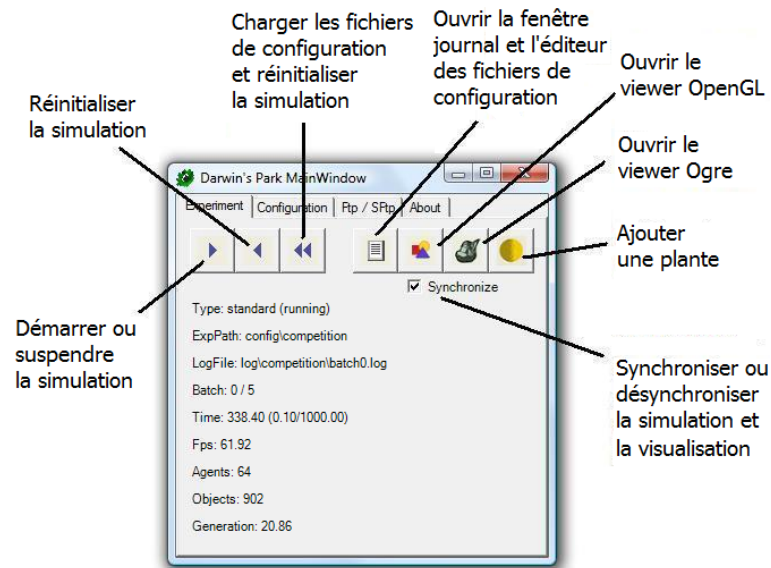


FIG. B.1 – La fenêtre principale de Darwin's Park

- *Fps* : le nombre de pas de simulation réalisés par seconde,
- *Agents* : le nombre d'agents présents dans l'environnement,
- *Objects* : le nombre d'objets atomiques, c'est-à-dire les modules de plantes, présents dans l'environnement,
- *Generation* : la moyenne de la génération des agents. Un agent de génération n donne naissance à des agents de génération $n + 1$.

Les fenêtres de visualisation

Darwin's Park possède deux fenêtres de rendu graphique, permettant de déplacer, via les mouvements de la souris, une caméra à travers l'environnement virtuel et d'inspecter la scène actuelle à des positions et sous des angles de vue arbitraires. La première visualisation est fondée sur la bibliothèque OpenGLUT [OpenGLUT, 2008] et représente les objets à base de géométries simples, comme des sphères, des cubes ou des capsules. La qualité visuelle étant réduite, cette approche permet l'affichage à des taux d'images élevés qui n'entravent pas la fluidité de la simulation. Un autre avantage important réside dans le fait que la forme et la taille des éléments simulés sont reproduites telles qu'elles sont gérées lors des calculs internes, ce qui permet de mieux comprendre les interactions précises entre les agents.

La deuxième fenêtre, utilisant la bibliothèque Ogre [Ogre, 2008], génère des images complexes aux formes et textures qui se rapprochent davantage des plantes naturelles, cependant le gain en réalisme est accompagné d'une augmentation en calcul informatique. Ainsi, ce rendu est notamment utilisé lors d'expériences avec un nombre réduit d'agents ou pour les captures d'écran qui ne nécessitent pas de simulation en temps réel. Les figures B.2 et B.3 opposent la morphologie d'une même plante vue par les deux approches graphiques.

Dans les deux fenêtres, l'étendue de l'environnement ainsi que la quantité de

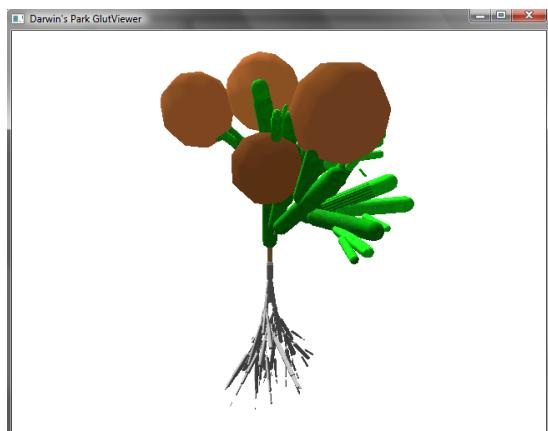


FIG. B.2 – Rendu OpenGLUT

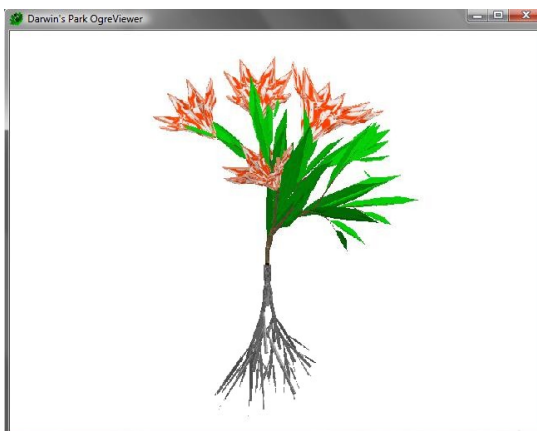


FIG. B.3 – Rendu Ogre

ressources des voxels environnementaux peuvent être visualisées. A titre d'exemple, la figure B.4 montre la répartition minérale du sol lors de la croissance d'un arbre virtuel. Le dégradé de couleurs indique à quel point la plante a extrait les nutriments à proximité de ses racines. De même manière, il est possible d'observer l'ombrage en affichant la luminosité des voxels du ciel.

Dans l'optique d'une interaction directe entre l'utilisateur et les éléments de l'environnement virtuel, la fenêtre Ogre permet de sélectionner les agents par un double-clic, puis de les déplacer et tourner suivant les mouvements la souris. Dans la figure B.5, l'individu de l'exemple précédent se retrouve enlevé de son contexte spatial, ce qui compromet aussitôt son développement dû au manque subit de ressources. En appuyant sur la touche d'effacement, un agent sélectionné est supprimé de la simulation.

La fenêtre de l'environnement

Cette fenêtre présente la configuration environnementale de l'expérience actuelle. La figure B.6 affiche l'onglet présentant tous les paramètres modifiables en cours de

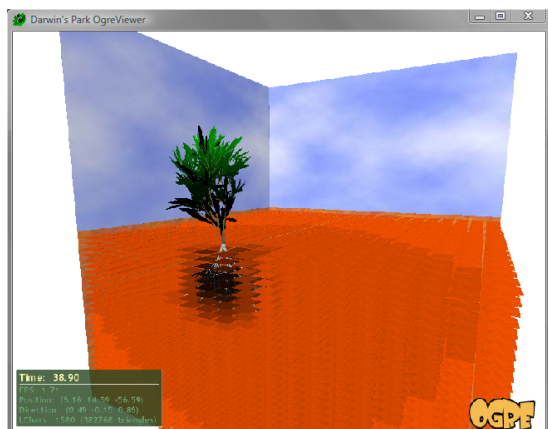


FIG. B.4 – Visualisation des ressources minérales



FIG. B.5 – Sélection et déplacement d'un agent

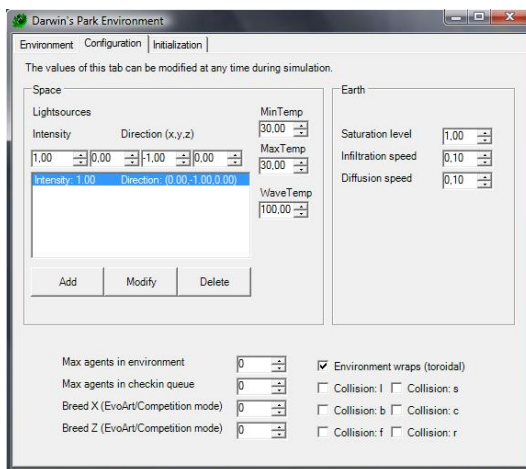


FIG. B.6 – Fenêtre de l'environnement, onglet de configuration

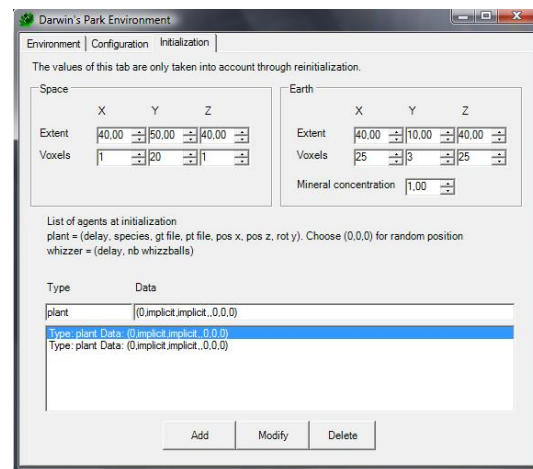


FIG. B.7 – Fenêtre de l'environnement, onglet d'initialisation

simulation. La partie gauche concerne l'ajout ou la suppression de sources lumineuses, la partie droite permet de varier les paramètres de diffusion dans le sol. Au dessous de ces deux panneaux, notons en particulier les différentes cases à cocher. La première information détermine si l'environnement est considéré comme toroïdal, alors que les cases suivantes spécifient les modules de plantes pour lesquels la détection de collision est activée.

Le deuxième onglet important de cette fenêtre, visible dans la figure B.7, contient les paramètres pris en compte lors de l'initialisation de la simulation. L'étendue et la division en voxels du ciel et du sol sont spécifiées séparément. Le côté bas de l'onglet permet de manipuler la liste des agents qui sont placés dans l'environnement au début de l'expérience.

La fenêtre des plantes

Un double-clic sur une plante sélectionnée ouvre une fenêtre qui décrit non seulement différentes caractéristiques phénotypiques, telle que son âge et sa biomasse actuelle, mais qui permet surtout d'accéder à la totalité de son paramétrage génétique. L'ensemble du génotype est groupé en quatre onglets, classifiant les informations en paramètres physiologiques et morphologiques pour les deux compartiments de la canopée et du réseau racinaire. Les figures B.8 et B.9 montrent les deux onglets associés à la partie aérienne d'une plante. Notamment, outre de nombreuses valeurs réelles, la zone en haut à droite de la figure B.9 décrit les règles de production du L-système. La modification de ces informations a un impact direct sur la simulation. La fenêtre se ferme automatiquement quand l'agent correspondant disparaît de l'environnement.

La gestion des fichiers

Le paramétrage d'une expérience est organisé en plusieurs fichiers concernant la simulation, l'environnement global, le ciel, le sol et les agents. Leurs informations

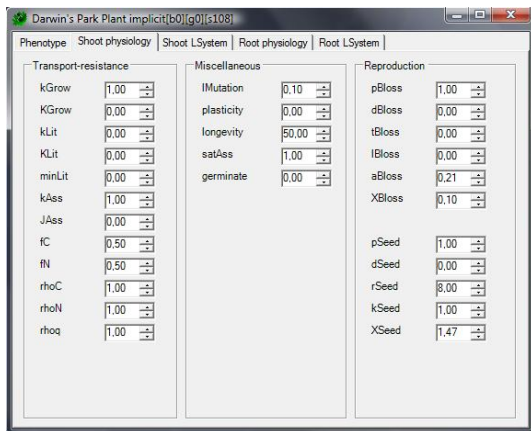


FIG. B.8 – Fenêtre des plantes, onglet physiologique

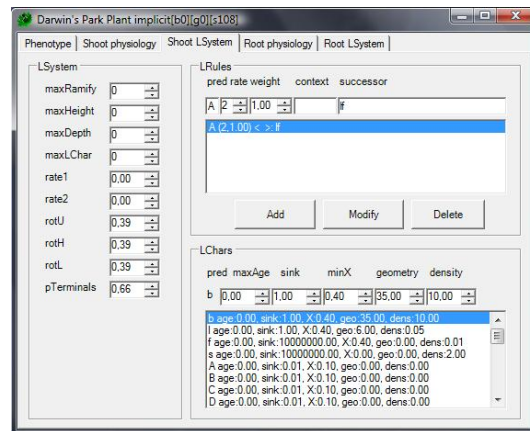


FIG. B.9 – Fenêtre des plantes, onglet morphologique

sont modifiables par un éditeur de texte accessible à partir de la fenêtre principale. Un fichier initial situé dans le répertoire racine de Darwin's Park indique les chemins où la plateforme trouve ces fichiers de configuration.

Durant l'expérience, Darwin's Park enregistre à des intervalles réguliers différentes données relatives à la simulation en cours, telles que le nombre d'agents, leur âge, leur biomasse ou leur fitness. Le fichier journal résultant est conforme à la syntaxe du logiciel de calcul scientifique Scilab [Scilab, 2008] permettant de réaliser des analyses statistiques approfondies.

Dans le but d'améliorer les performances de la plateforme, il est possible de répartir le calcul d'une série expérimentale sur plusieurs postes. En mode FTP, Darwin's Park se connecte à un serveur spécifié, puis télécharge automatiquement tous les fichiers de configuration nécessaires pour initialiser une expérience. A la fin de la simulation, la plateforme dépose les résultats obtenus sur le serveur avant de charger le paramétrage d'une nouvelle expérience.

Annexe C

Paramétrages

*“Data is not information, information is not knowledge,
knowledge is not understanding, understanding is not wisdom.”*

Clifford Stoll

Ce chapitre d'annexe réunit les paramètres utilisés lors des expériences des chapitres 4 et 5 en adoptant la notation des sections 4.1 et 4.2.

1. Validation

Environnement

$$\begin{aligned}(e_x, e_h, e_d, e_z) &= (100.0, 60.0, 50.0, 100.0) \\ (c_x, c_h, c_z) &= (5, 100, 5), (l_x, l_y, l_z, L) = (0, -1, 0, 1.0) \\ (s_x, s_d, s_z) &= (20, 30, 20), (D, I, C) = (0.0, 0.0, 1.0)\end{aligned}$$

Plante

Physiologie transport-résistance :

$$k_{mob} = 1000.0$$

$$(k_{lit}, K_{M,lit}) = (0.01, 1.0)$$

$$(k_G, K_G) = (1.0, 0.0)$$

$$(k_C, k_N) = (10.0, 10.0)$$

$$(J_C, J_N) = (0.0, 0.0)$$

$$(f_C, f_N) = (0.5, 0.5)$$

$$(\rho_C, \rho_N) = (1.0, 1.0)$$

Physiologie complémentaire :

$$a_{max} = 1000.0, t_{mat} = 0.0$$

$$X_{flower} = 1.0, d_{seed} = 10.0$$

$$p_{poll} = 1.0, X_{seed} = 3.0$$

Morphologie shoot :

$$r_{sh} = 0.5$$

$$(rotH_{sh}, rotU_{sh}, rotL_{sh}) = (0.3, 0.3, 0.3)$$

$$(w_A, X_A, R_A, D_A) = (1.0, 0.1, 0.0, 0.0)$$

$$(w_b, X_b, R_b, D_b) = (0.0, 0.1, 40.0, 50.0)$$

$$(w_l, X_l, R_l, D_l) = (0.0, 0.1, 8.0, 0.03)$$

$$(w_f, X_f, R_f, D_f) = (1.0, 0.1, 0.0, 0.01)$$

$$(w_s, X_s, R_s, D_s) = (1.0, 0.0, 0.0, 1.0)$$

$$A \xrightarrow{0.125} [++bl//A]-bl//A$$

$$A \xrightarrow{0.125} [--bl//A]+bl//A$$

$$A \xrightarrow{0.375} bl//+A$$

$$A \xrightarrow{0.375} bl//-A$$

Morphologie root :

$$r_{rt} = 0.5$$

$$(rotH_{rt}, rotU_{rt}, rotL_{rt}) = (0.3, 0.3, 0.3)$$

$$(w_A, X_A, R_A, D_A) = (1.0, 0.1, 0.0, 0.0)$$

$$(w_c, X_c, R_c, D_c) = (0.0, 0.1, 40.0, 50.0)$$

$$(w_r, X_r, R_r, D_r) = (0.0, 0.1, 10.0, 1.0)$$

$$A \xrightarrow{0.4} cr//A$$

$$A \xrightarrow{0.6} [//+crA]//-crA$$

2. Eclaircie naturelle

Environnement

$$(e_x, e_h, e_d, e_z) = (100.0, 50.0, 50.0, 100.0)$$

$$(c_x, c_h, c_z) = (100, 50, 100), (l_x, l_y, l_z, L) = (0, -1, 0, 1.0)$$

$$(s_x, s_d, s_z) = (20, 50, 20), (D, I, C) = (0.0, 0.0, 100.0)$$

Plante

Physiologie transport-résistance :

$$k_{mob} = 1000.0$$

$$(k_{lit}, K_{M,lit}) = (0.1, 0.0)$$

$$(k_G, K_G) = (10.0, 0.0)$$

$$(k_C, k_N) = (10.0, 10.0)$$

$$(J_C, J_N) = (0.0, 0.0)$$

$$(f_C, f_N) = (0.5, 0.5)$$

$$(\rho_C, \rho_N) = (1.0, 1.0)$$

Physiologie complémentaire :

$$a_{max} = 1000.0, t_{mat} = 0.0$$

$$X_{flower} = 1.0, d_{seed} = 0.0$$

$$p_{poll} = 0.0, X_{seed} = 3.0$$

Morphologie shoot :

$$r_{sh} = 0.0$$

$$(rotH_{sh}, rotU_{sh}, rotL_{sh}) = (0.39, 0.39, 0.39)$$

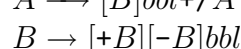
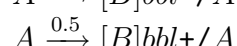
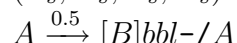
$$(w_{AB}, X_{AB}, R_{AB}, D_{AB}) = (1.0, 0.1, 0.0, 0.0)$$

$$(w_b, X_b, R_b, D_b) = (0.0, 0.1, 40.0, 50.0)$$

$$(w_l, X_l, R_l, D_l) = (0.0, 0.1, 8.0, 0.03)$$

$$(w_f, X_f, R_f, D_f) = (1.0, 0.1, 0.0, 0.01)$$

$$(w_s, X_s, R_s, D_s) = (1.0, 0.0, 0.0, 1.0)$$



Morphologie root :

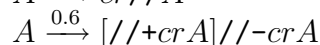
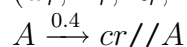
$$r_{rt} = 0.0$$

$$(rotH_{rt}, rotU_{rt}, rotL_{rt}) = (0.3, 0.3, 0.3)$$

$$(w_A, X_A, R_A, D_A) = (1.0, 0.1, 0.0, 0.0)$$

$$(w_c, X_c, R_c, D_c) = (0.0, 0.1, 40.0, 50.0)$$

$$(w_r, X_r, R_r, D_r) = (0.0, 0.1, 10.0, 1.0)$$



3. Croissance logistique et exclusion compétitive

Environnement

$$(e_x, e_h, e_d, e_z) = (60.0, 20.0, 20.0, 60.0)$$

$$(c_x, c_h, c_z) = (60, 20, 60), (l_x, l_y, l_z, L) = (0, -1, 0, 1.0)$$

$$(s_x, s_d, s_z) = (60, 20, 60), (D, I, C) = (0.0, 0.0, 100.0)$$

Espèce A

Physiologie transport-résistance :

$k_{mob} = 1000.0$

$(k_{lit}, K_{M,lit}) = (0.1, 0.0)$

$(k_G, K_G) = (100.0, 0.01)$

$(k_C, k_N) = (10.0, 10.0)$

$(J_C, J_N) = (0.5, 0.5)$

$(f_C, f_N) = (0.5, 0.5)$

$(\rho_C, \rho_N) = (1.0, 1.0)$

Physiologie complémentaire :

$a_{max} = 50.0, t_{mat} = 0.0$

$X_{flower} = 0.0, d_{seed} = 25.0$

$p_{poll} = 1.0, X_{seed} = 0.4$

Morphologie shoot :

$r_{sh} = 0.0$

$(rotH_{sh}, rotU_{sh}, rotL_{sh}) =$

$(0.78, 0.78, 0.78)$

$(w_{ABC}, X_{ABC}, R_{ABC}, D_{ABC}) =$

$(1.0, 0.0, 0.0, 0.0)$

$(w_b, X_b, R_b, D_b) = (1.0, 0.02, 20.0, 2.0)$

$(w_l, X_l, R_l, D_l) = (1.0, 0.03, 4.0, 0.01)$

$(w_f, X_f, R_f, D_f) = (1.0, 0.02, 0.0, 0.1)$

$(w_s, X_s, R_s, D_s) = (1.0, 0.0, 0.0, 2.0)$

$A \rightarrow bA$

$bb < A \rightarrow llfB$

$B \rightarrow [---b+l-C][/--b+l-C][//--b+l-C][///--b+l-C]$

$[////--b+l-C][/////--b+l-C]$

$[////////--b+l-C][/////////--b+l-C]$

$C \rightarrow b+l-[\&b+l-C][\^b+l-C]$

Morphologie root :

$r_{rt} = 0.0$

$(rotH_{rt}, rotU_{rt}, rotL_{rt}) = (0.39, 0.39, 0.39)$

$(w_A, X_A, R_A, D_A) = (1.0, 0.0, 0.0, 0.0)$

$(w_c, X_c, R_c, D_c) = (1.0, 0.04, 20.0, 10.0)$

$(w_r, X_r, R_r, D_r) = (1.0, 0.04, 6.0, 0.2)$

$A \rightarrow [+cr//A]-cr//A$

Espèce B

Physiologie transport-résistance :

$k_{mob} = 1000.0$

$(k_{lit}, K_{M,lit}) = (0.1, 0.0)$

$(k_G, K_G) = (100.0, 0.01)$

$(k_C, k_N) = (10.0, 10.0)$

$(J_C, J_N) = (0.5, 0.5)$

$(f_C, f_N) = (0.5, 0.5)$

$(\rho_C, \rho_N) = (1.0, 1.0)$

Physiologie complémentaire :

$a_{max} = 50.0, t_{mat} = 0.0$

$X_{flower} = 0.0, d_{seed} = 25.0$

$p_{poll} = 1.0, X_{seed} = 0.4$

Morphologie shoot

$r_{sh} = 0.0$

$(rotH_{sh}, rotU_{sh}, rotL_{sh}) =$

$(0.78, 0.78, 0.78)$

$(w_{ABC}, X_{ABC}, R_{ABC}, D_{ABC}) =$

$(1.0, 0.0, 0.0, 0.0)$

$(w_b, X_b, R_b, D_b) =$

$(1.0, 0.02, 20.0, 2.0)$

$(w_l, X_l, R_l, D_l) = (1.0, 0.03, 4.0, 0.01)$

$(w_f, X_f, R_f, D_f) = (1.0, 0.02, 0.0, 0.1)$

$(w_s, X_s, R_s, D_s) = (1.0, 0.0, 0.0, 2.0)$

$A \rightarrow bA$

$b < A \rightarrow lB$

$B \rightarrow [---b+l-D][/--b+l-D][///--b+l-D]$

$[////--b+l-D]C$

$C \rightarrow bl[---b+l-D][/--b+l-D]$

$[////--b+l-D][////////--b+l-D]E$

$D \rightarrow b+l-$

$E \rightarrow bfl[---b+l-D][/--b+l-D]$

$[////--b+l-D][////////--b+l-D]F$

$F \rightarrow F$

Morphologie root :

$r_{rt} = 0.0$

$(rotH_{rt}, rotU_{rt}, rotL_{rt}) = (0.39, 0.39, 0.39)$

$(w_A, X_A, R_A, D_A) = (1.0, 0.0, 0.0, 0.0)$

$(w_c, X_c, R_c, D_c) = (1.0, 0.04, 20.0, 10.0)$

$(w_r, X_r, R_r, D_r) = (1.0, 0.04, 6.0, 0.2)$

$A \rightarrow [+cr//A]-cr//A$

4. Evolution interactive

Environnement

$$(e_x, e_h, e_d, e_z) = (276.0, 72.0, 72.0, 276.0)$$

$$(c_x, c_h, c_z) = (26, 14, 26), (l_x, l_y, l_z, L) = (0, -1, 0, 1.0)$$

$$(s_x, s_d, s_z) = (1, 1, 1), (D, I, C) = (0.0, 0.0, 100.0)$$

Plante initiale

Physiologie transport-résistance : $(rotH_{sh}, rotU_{sh}, rotL_{sh}) = (0.39, 0.39, 0.39)$

$k_{mob} = 1000.0$ $(w_{A..Z}, X_{A..Z}, R_{A..Z}, D_{A..Z}) = (1.0, 0.1, 0.0, 0.0)$

$(k_{lit}, K_{M,lit}) = (0.0, 0.0)$ $(w_b, X_b, R_b, D_b) = (0.0, 0.2, 10.0, 80.0)$

$(k_G, K_G) = (100.0, 20.0)$ $(w_l, X_l, R_l, D_l) = (0.0, 0.1, 5.0, 0.01)$

$(k_C, k_N) = (10.0, 10.0)$ $(w_f, X_f, R_f, D_f) = (1.0, 0.0, 0.0, 0.1)$

$(J_C, J_N) = (1.0, 1.0)$ $(w_s, X_s, R_s, D_s) = (1.0, 0.0, 0.0, 2.0)$

$(f_C, f_N) = (0.5, 0.5)$ $A \rightarrow \epsilon$

$(\rho_C, \rho_N) = (1.0, 1.0)$ Morphologie root :

Physiologie complémentaire : $r_{rt} = 0.0$

$a_{max} = 1000.0, t_{mat} = 0.0$ $(rotH_{rt}, rotU_{rt}, rotL_{rt}) = (0.3, 0.3, 0.3)$

$X_{flower} = 1.0, d_{seed} = 0.0$ $(w_A, X_A, R_A, D_A) = (1.0, 0.1, 0.0, 0.0)$

$p_{poll} = 0.0, X_{seed} = 1.0$ $(w_c, X_c, R_c, D_c) = (0.0, 0.2, 10.0, 80.0)$

Morphologie shoot : $(w_r, X_r, R_r, D_r) = (0.0, 0.1, 5.0, 2.0)$

$r_{sh} = 0.0$ $A \rightarrow \epsilon$

5. Biomasse, compétition, floraison

Environnement

$$(e_x, e_h, e_d, e_z) = (90.0, 60.0, 60.0, 90.0)$$

$$(c_x, c_h, c_z) = (30, 20, 30), (l_x, l_y, l_z, L) = (0, -1, 0, 1.0)$$

$$(s_x, s_d, s_z) = (45, 30, 45), (D, I, C) = (0.0, 0.0, 1.0)$$

Plante initiale

Physiologie transport-résistance : $(rotH_{sh}, rotU_{sh}, rotL_{sh}) = (0.39, 0.39, 0.39)$

$k_{mob} = 1000.0$ $(w_{A..Z}, X_{A..Z}, R_{A..Z}, D_{A..Z}) = (1.0, 0.1, 0.0, 0.0)$

$(k_{lit}, K_{M,lit}) = (0.0, 0.0)$ $(w_b, X_b, R_b, D_b) = (0.0, 0.4, 10.0, 10.0)$

$(k_G, K_G) = (10.0, 0.0)$ $(w_l, X_l, R_l, D_l) = (0.0, 0.4, 5.0, 0.05)$

$(k_C, k_N) = (1.0, 1.0)$ $(w_f, X_f, R_f, D_f) = (1.0, 0.4, 0.0, 0.01)$

$(J_C, J_N) = (0.0, 0.0)$ $(w_s, X_s, R_s, D_s) = (1.0, 0.0, 0.0, 2.0)$

$(f_C, f_N) = (0.5, 0.5)$ $A \rightarrow fl$

$(\rho_C, \rho_N) = (1.0, 1.0)$ Morphologie root :

Physiologie complémentaire : $r_{rt} = 0.0$

$a_{max} = 1000.0, t_{mat} = 0.0$ $(rotH_{rt}, rotU_{rt}, rotL_{rt}) = (0.39, 0.39, 0.39)$

$X_{flower} = 0.4, d_{seed} = 0.0$ $(w_A, X_A, R_A, D_A) = (1.0, 0.1, 0.0, 0.0)$

$p_{poll} = 1.0, X_{seed} = 3.0$ $(w_c, X_c, R_c, D_c) = (0.0, 0.4, 10.0, 10.0)$

Morphologie shoot : $(w_r, X_r, R_r, D_r) = (0.0, 0.4, 5.0, 1.0)$

$r_{sh} = 0.0$ $A \rightarrow r$

6. Croissance, reproduction, maturité sexuelle

Environnement

$$(e_x, e_h, e_d, e_z) = (36.0, 72.0, 36.0, 36.0)$$

$$(c_x, c_h, c_z) = (12, 24, 12), (l_x, l_y, l_z, L) = (0, -1, 0, 1.0)$$

$$(s_x, s_d, s_z) = (12, 12, 12), (D, I, C) = (0.0, 0.0, 1.0)$$

Plante initiale

Physiologie transport-résistance : $(rotH_{sh}, rotU_{sh}, rotL_{sh}) = (0.39, 0.39, 0.39)$

$k_{mob} = 1000.0$ $(w_{A..Z}, X_{A..Z}, R_{A..Z}, D_{A..Z}) = (1.0, 0.1, 0.0, 0.0)$

$(k_{lit}, K_{M,lit}) = (0.0, 0.0)$ $(w_b, X_b, R_b, D_b) = (0.0, 0.5, 10.0, 10.0)$

$(k_G, K_G) = (10.0, 0.0)$ $(w_l, X_l, R_l, D_l) = (0.0, 0.5, 5.0, 0.05)$

$(k_C, k_N) = (1.0, 1.0)$ $(w_f, X_f, R_f, D_f) = (1.0, 0.0, 0.0, 0.2)$

$(J_C, J_N) = (0.0, 0.0)$ $(w_s, X_s, R_s, D_s) = (1.0, 0.0, 0.0, 0.5)$

$(f_C, f_N) = (0.5, 0.5)$ $A \rightarrow l$

$(\rho_C, \rho_N) = (1.0, 1.0)$ Morphologie root :

Physiologie complémentaire : $r_{rt} = 0.0$

$a_{max} = 1000.0, t_{mat} = 0.0$ $(rotH_{rt}, rotU_{rt}, rotL_{rt}) = (0.39, 0.39, 0.39)$

$X_{flower} = 0.0, d_{seed} = 0.0$ $(w_A, X_A, R_A, D_A) = (1.0, 0.1, 0.0, 0.0)$

$p_{poll} = 1.0, X_{seed} = 3.0$ $(w_c, X_c, R_c, D_c) = (0.0, 0.5, 10.0, 10.0)$

Morphologie shoot : $(w_r, X_r, R_r, D_r) = (0.0, 0.5, 5.0, 0.5)$

$r_{sh} = 0.0$ $A \rightarrow r$

7. Les stratégies CSR

Environnement

$$(e_x, e_h, e_d, e_z) = (40.0, 15.0, 2.0, 40.0)$$

$$(c_x, c_h, c_z) = (10, 50, 10), (l_x, l_y, l_z, L) = (0, -1, 0, 1.0)$$

$$(s_x, s_d, s_z) = (10, 5, 10), (D, I, C) = (0.01, 0.01, 100.0)$$

Plante initiale

Physiologie transport-résistance : $(rotH_{sh}, rotU_{sh}, rotL_{sh}) = (0.39, 0.39, 0.39)$

$k_{mob} = 1000.0$ $(w_{A..Z}, X_{A..Z}, R_{A..Z}, D_{A..Z}) = (1.0, 0.1, 0.0, 0.0)$

$(k_{lit}, K_{M,lit}) = (0.005, 0.0)$ $(w_b, X_b, R_b, D_b) = (0.0, 1.5, 15.0, 500.0)$

$(k_G, K_G) = (0.1-0.5, 0.0)$ $(w_l, X_l, R_l, D_l) = (0.0, 0.2, 6.0, 1.0)$

$(k_C, k_N) = (1.0, 1.0)$ $(w_f, X_f, R_f, D_f) = (100000.0, 0.0, 0.0, 1.0)$

$(J_C, J_N) = (0.0, 0.0)$ $(w_s, X_s, R_s, D_s) = (100000.0, 0.0, 0.0, 50.0)$

$(f_C, f_N) = (0.5, 0.5)$ $A \rightarrow lf$

$(\rho_C, \rho_N) = (1.0, 1.0)$ Morphologie root :

Physiologie complémentaire : $r_{rt} = 0.0$

$a_{max} = 100.0-500.0, t_{mat} = 0.2-0.8$ $(rotH_{rt}, rotU_{rt}, rotL_{rt}) = (0.39, 0.39, 0.39)$

$X_{flower} = 0.1, d_{seed} = 5.0-11.0$ $(w_A, X_A, R_A, D_A) = (1.0, 0.1, 0.0, 0.0)$

$p_{poll} = 1.0, X_{seed} = 5.0-35.0$ $(w_c, X_c, R_c, D_c) = (0.0, 0.01, 25.0, 20.0)$

Morphologie shoot : $(w_r, X_r, R_r, D_r) = (0.0, 0.2, 6.0, 15.0)$

$r_{sh} = 0.0$ $A \rightarrow r$

8. Evolution de L-systèmes

Environnement

$$(e_x, e_h, e_d, e_z) = (90.0, 60.0, 60.0, 90.0)$$

$$(c_x, c_h, c_z) = (30, 20, 30), (l_x, l_y, l_z, L) = (0, -1, 0, 1.0)$$

$$(s_x, s_d, s_z) = (45, 30, 45), (D, I, C) = (0.0, 0.0, 1.0)$$

Plante initiale

Physiologie transport-résistance : $(rotH_{sh}, rotU_{sh}, rotL_{sh}) = (0.39, 0.39, 0.39)$

$$k_{mob} = 1000.0 \quad (w_{A..J}, X_{A..J}, R_{A..J}, D_{A..J}) = (1.0, 0.1, 0.0, 0.0)$$

$$(k_{lit}, K_{M,lit}) = (0.0, 0.0) \quad (w_b, X_b, R_b, D_b) = (0.0, 0.4, 15.0, 10.0)$$

$$(k_G, K_G) = (10.0, 0.0) \quad (w_l, X_l, R_l, D_l) = (0.0, 0.4, 6.0, 0.05)$$

$$(k_C, k_N) = (1.0, 1.0) \quad (w_f, X_f, R_f, D_f) = (1.0, 0.0, 0.0, 0.01)$$

$$(J_C, J_N) = (0.0, 0.0) \quad (w_s, X_s, R_s, D_s) = (1.0, 0.0, 0.0, 2.0)$$

$$(f_C, f_N) = (0.5, 0.5) \quad A \rightarrow lf$$

$$(\rho_C, \rho_N) = (1.0, 1.0) \quad B..J \rightarrow \epsilon$$

Physiologie complémentaire : Morphologie root :

$$a_{max} = 1000.0, t_{mat} = 0.0 \quad r_{rt} = 0.0$$

$$X_{flower} = 0.4, d_{seed} = 0.0 \quad (rotH_{rt}, rotU_{rt}, rotL_{rt}) = (0.39, 0.39, 0.39)$$

$$p_{poll} = 0.0, X_{seed} = 3.0 \quad (w_A, X_A, R_A, D_A) = (1.0, 0.1, 0.0, 0.0)$$

$$\text{Morphologie shoot :} \quad (w_c, X_c, R_c, D_c) = (0.0, 0.4, 20.0, 10.0)$$

$$r_{sh} = 0.0 \quad (w_r, X_r, R_r, D_r) = (0.0, 0.4, 10.0, 1.0)$$

$$A \rightarrow rA$$

Bibliographie

- Abelson, H. and diSessa, A. (1982). *Turtle geometry*. MIT Press, Cambridge.
- Alder, D. (1995). *Growth modelling for mixed tropical forest*. Oxford University Press, Oxford.
- Allen, M., Prusinkiewicz, P., and DeJong, T. (2005). Using L-systems for modeling source-sink interactions, architecture and physiology of growing trees : The L-PEACH model. *New Phytologist*, 166(3) :869–880.
- Allen, M., Prusinkiewicz, P., Favreau, R., and DeJong, T. (2007). L-PEACH, an L-system-based model for simulating architecture, carbohydrate source-sink interactions and physiological responses of growing trees. In Vos, J., Marcelis, L., de Visser, P., Struik, P., and Evers, J., editors, *Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production*. Springer, Berlin.
- Alsweis, M. and Deussen, O. (2005). Modeling and visualization of symmetric and asymmetric plant competition. In *Proceedings of the Eurographics Workshop on Natural Phenomena, Dublin, Ireland*, pages 83–88.
- Alsweis, M. and Deussen, O. (2006). Efficient simulation of vegetation using light and nutrition competition. In *Proceedings of Simulation and Visualization, Magdeburg, Germany*, pages 35–48.
- AMAP (2008). botAnique et bioinforMatique de l’Architecture des Plantes. amap.cirad.fr.
- Angeline, P. and Kinnear, Jr., K., editors (1996). *Advances in Genetic Programming 2*. MIT Press, Cambridge.
- Asimov, I. (1981). *Asimov on Science Fiction*. Doubleday, New York.
- Baker, J. (1987). Reducing bias and inefficiency in the selection algorithm. In *Proceedings of the Second International Conference on Genetic Algorithms and their Applications, Hillsdale, NJ, USA*, pages 14–21.
- Balandier, P., Lacoïnte, A., Le Roux, X., Sinoquet, H., Cruziat, P., and Le Dizès, S. (2000). SIMWAL : A structure-function model simulating single walnut tree growth according to climate and pruning. *Annals of Forest Sciences*, 57 :571–585.

- Banzhaf, W. (1997). Interactive evolution. In Bäck, T., Fogel, D., and Michalewicz, Z., editors, *Handbook of Evolutionary Computation*. Oxford University Press, New York.
- Banzhaf, W., Nordin, P., Keller, R., and Francone, F. (1998). *Genetic Programming - An Introduction : On the Automatic Evolution of Computer Programs and its Applications*. Morgan Kaufmann, San Francisco, CA.
- Bar-Yam, Y. (1997). *Dynamics of Complex Systems*. Addison-Wesley, Reading.
- Barczy, F., de Reffye, P., and Caraglio, Y. (1997). Essai sur l'identification et la mise en oeuvre des paramètres nécessaires à la simulation d'une architecture végétale : Le logiciel AMAPsim. In Bouchon, J., de Reffye, P., and Barthélémy, D., editors, *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Science Update, INRA Editions, Paris.
- Baumgärtner, J., Wermelinger, B., Hugentobler, U., Delucchi, V., Baronio, P., De Bernardinis, E., Oertli, J., and Gessler, G. (1990). Use of a dynamic model on dry matter production and allocation in apple orchard ecosystem research. *Acta Horticultura*, 276 :123–139.
- Bäck, T. (1992). Self-adaptation in genetic algorithms. In *Proceedings of the 1st European Conference on Artificial Life, Paris, France*, pages 263–271. MIT Press, Cambridge.
- Bedau, M. (1996). The nature of life. In Boden, M., editor, *The Philosophy of Artificial Life*. Oxford University Press, Oxford.
- Begon, M., Harper, J., and Townsend, C. (1990). *Ecology : Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific Publications, Cambridge.
- Begon, M., Townsend, C., and Harper, J. (2006). *Ecology : From Individuals to Ecosystems (4th ed.)*. Blackwell Publishing, London.
- Bell, G. and Koufopanou, V. (1986). The cost of reproduction. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 3 :83–131.
- Berlekamp, E., Conway, J., and Guy, R. (1982). *Winning Ways for your Mathematical Plays Vol II. Games in Particular*. Academic Press, London.
- Berryman, A. (2002). Population : A central concept for ecology ? *Oikos*, 97(3) :439–442.
- Beyer, H. and Schwefel, H. (2002). Evolution strategies : A comprehensive introduction. *Natural Computing*, 1 :3–52.
- Bornhofen, S. and Lattaud, C. (2006a). Evolutionary design of virtual plants. In *Proceedings of the 2006 International Conference on Computer Graphics and Virtual Reality, Las Vegas, NV, USA*, pages 28–34.

- Bornhofen, S. and Lattaud, C. (2006b). Life history evolution of virtual plants : Trading off between growth and reproduction. In Runarsson, T., Beyer, H., Burke, E., Merelo-Guervos, J., Whitley, D., and Yao, X., editors, *Lecture Notes in Computer Science 4193*, pages 808–817.
- Bornhofen, S. and Lattaud, C. (2007a). Evolution of virtual plants interacting with their environment. In *Proceedings of the 9th International Conference on Virtual Reality, Laval, France*, pages 172–176.
- Bornhofen, S. and Lattaud, C. (2007b). Simulation de communautés de plantes et dynamique des populations. *Techniques et Sciences de l'Information*, 26 :391–420.
- Bornhofen, S. and Lattaud, C. (2008a). Competition and evolution in virtual plant communities : A new modeling approach, 31 pages (in press). *Natural Computing*.
- Bornhofen, S. and Lattaud, C. (2008b). Evolving CSR strategies in virtual plant communities. In *Proceedings of Artificial Life XI, Winchester, UK*, pages 72–79.
- Bornhofen, S. and Lattaud, C. (2008c). On hopeful monsters, neutral networks and junk code in evolving L-systems. In *Proceedings of the International Conference on Genetic and Evolutionary Computation, Atlanta, GA, USA*, pages 193–200.
- Botkin, D. (1993). *Forest Dynamics : An ecological model*. Oxford University, Oxford.
- Botkin, D., Janak, J., and Wallis, J. (1972). Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *Journal of Ecology*, 60 :849–872.
- Bourgeois-République, C., Valigiani, G., and Collet, P. (2005). Interactive evolutionary algorithm for cochlear implant fitting : First results. In *Proceedings of the ACM Symposium on Applied Computing, Santa Fe, NM, USA*, pages 231–235.
- Béresniak, D. (1993). *L'Histoire étrange du Golem*. Guy Trédaniel, Paris.
- Briot, J. and Demazeau, Y. (2001). Introduction aux agents. In Briot, J. and Demazeau, Y., editors, *Principes et architectures des systèmes multi-agents*. Hermès, Paris.
- Brouwer, R. (1983). Functional equilibrium : Sense or nonsense? *Netherlands Journal of Agricultural Sciences*, 31 :335–348.
- Calaprice, A., editor (2000). *The Expanded Quotable Einstein*. Princeton University Press, Princeton.
- Cannell, M. and Dewar, R. (1994). Carbon allocation in trees - a review of concepts for modeling. *Advances in Ecological Research*, 25 :59–104.
- Capek, K. (1920). *Rossumovi univerzální roboti (Rossums's Universal Robots)*.
- Carrol, L. (1872). *Through the looking glass and what Alice found there*. Macmillan, London.

- Casper, B. and Jackson, R. (1997). Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28 :545–570.
- Chapin, F., Autumn, K., and Pugnaire, F. (1993). Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist*, 142 :78–92.
- Chapuis, A. and Gélis, E. (1928). *Le monde des automates*. Chapuis, Paris.
- Chapuis, J. and Lutton, E. (2001). ArtiE-Fract : Interactive evolution of fractals. In *Proceedings of the 4th International Conference on Generative Art, Milan, Italy*, pages 12–14.
- Chelle, M. and Andrieu, B. (2007). Modelling the light environment of virtual crop canopies. In Vos, J., Marcelis, L., de Visser, P., Struik, P., and Evers, J., editors, *Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production*. Springer, Dordrecht.
- Chomsky, N. (1957). *Syntactic structures*. Mouton, The Hague.
- Cody, M. (1966). A general theory of clutch size. *Evolution*, 20 :174–184.
- Cody, M. and Overton, J. (1996). Short-term evolution of reduced dispersal in island plant populations. *Journal of Ecology*, 84 :53–61.
- Colasanti, R. and Hunt, R. (1997). Resource dynamics and plant growth : A self-assembling model for individuals, populations and communities. *Functional Ecology*, 11(2) :133–145.
- Colasanti, R. and Hunt, R. (2001). A self-assembling model of resource dynamics and plant growth incorporating plant functional types. *Functional Ecology*, 15(5) :676–687.
- Cosby, B., Hornberger, G., Rastetter, E., Galloway, J., and Wright, R. (1986). Estimating catchment water quality response to acid deposition using mathematical models of soil ion exchange processes. *Geoderma*, 38 :77–95.
- Cétoine (2008). Inventeurs d'Images. www.cetoine.com.
- Damer, B., Marcelo, K., and Revi, F. (1998). Nerve Garden : A public terrarium in cyberspace. In *Proceedings of the First International Conference on Virtual Worlds, Paris, France*, pages 177–185.
- Darley, V. (1994). Emergent phenomena and complexity. In Brooks, R. and Maes, P., editors, *Artificial Life 4*. MIT Press, Cambridge.
- Darwin, C. (1859). *The Origin of Species*. John Murray, London.
- Davidson, R. (1969). Effect of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover. *Annals of Botany*, 33 :561–569.
- Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene*. Oxford University Press, Oxford.
- Dawkins, R. (1986). *The Blind Watchmaker*. WW Norton, New York.

- Dawkins, R. and Krebs, J. (1979). Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 205 :489–511.
- De Liocourt, F. (1898). *De l'aménagement des sapinières*. Bulletin de la Société Forestière de Franche-Comté et Belfort, Besançon, France.
- de Reffye, P., Blaise, F., Chemouny, S., Jaffuel, S., Fourcaud, T., and Houllier, F. (1999). Calibration of hydraulic growth model on the architecture of cotton plants. *Agronomie*, 19 :265–280.
- de Reffye, P., Dinouard, P., and Barthélémy, D. (1990). Architecture et modélisation de l'orme du japon *zelkova serrata* (thunb.) makino (ulmaceae) : La notion d'axe de référence. In *De la forêt cultivée à l'industrie de demain : 3e colloque Sciences et Industries du Bois, Bordeaux, France*, pages 351–352.
- de Reffye, P., Fourcaud, T., Blaise, F., Barthélémy, D., and Houllier, F. (1997). A functional model of tree growth and tree architecture. *Silva Fennica*, 31 :297–311.
- de Reffye, P. and Hu, B. (2003). Relevant choices in botany and mathematics for building efficient dynamic plant growth models : GREENLAB cases. In Hu, B. and Jaeger, M., editors, *Plant Growth Models and Applications*. Tsinghua University Press, Beijing.
- Deleuze, C. and Houllier, F. (1997). A transport model for tree ring width. *Silva Fennica*, 31(3) :239–250.
- Deneubourg, J. and Goss, S. (1989). Collective patterns and decision-making. *Ethology, Ecology and Evolution*, 1 :295–311.
- Deneubourg, J., Pasteels, J., and Verhaeghe, J. (1983). Probabilistic behaviour in ants : A strategy of errors? *Journal of Theoretical Biology*, 105 :259–271.
- Deussen, O., Hanrahan, P., Pharr, M., Lintermann, B., Mech, R., and Prusinkiewicz, P. (1998). Realistic modeling and rendering of plant ecosystems. In *Computer Graphics Proceedings, ACM SIGGRAPH'98, Orlando, FL, USA*, pages 275–286.
- Dewar, R. (1993). A root-shoot partitioning model based on carbon-nitrogen-water interactions and Münch phloem flow. *Functional Ecology*, 7 :356–368.
- D'Haeseleer, P. (1994). Context preserving crossover in genetic programming. In *Proceedings of the IEEE World Congress on Computational Intelligence, Orlando, FL, USA*, pages 256–261.
- DiCaro, G. and Dorigo, M. (1998). AntNet : Distributed stigmergic control for communications networks. *Journal of Artificial Intelligence Research*, 9 :317–365.
- Dobzhansky, T. (1973). Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *The American Biology Teacher*, 35 :125–129.

- Doebley, J., Stec, A., and Gustus, C. (1995). Teosinte branched1 and the origin of maize : Evidence for epistasis and the evolution of dominance. *Genetics*, 141 :333–346.
- Dorigo, M. and Gambardella, L. (1997). Ant colonies for traveling salesman problem. *BioSystems*, 43 :73–81.
- Dorigo, M., Maniezzo, V., and Colorni, A. (1996). The Ant System : Optimization by a colony of cooperating agents. *IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics*, 26 :29–41.
- Dorigo, M. and Stützle, T. (2004). *Ant Colony Optimization*. PMIT Press, Cambridge.
- Ebner, M. (2003). Evolution and growth of virtual plants. In *Proceedings of the 7th European Conference on Artificial Life, Dortmund, Germany*, pages 228–237.
- Ebner, M., Grigore, A., Heffner, A., and Albert, J. (2002). Coevolution produces an arms race among virtual plants. *Lecture Notes in Computer Science*, 2278 :316–325.
- Ek, A. and Monserud, R. (1974). *FOREST : A computer model for simulating the growth and reproduction of mixed species forest stands*. Research Paper R2635, University of Wisconsin.
- Evans, G. (1972). *The quantitative analysis of plant growth*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Farmer, J. and Belin, A. (1992). Artificial life : The coming evolution. In Langton, C., editor, *Artificial Life II*. Addison-Wesley, Redwood City.
- Fenner, M. and Thompson, K. (2005). *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ferber, J. (1995). *Les systèmes multi-agents. Vers une intelligence collective*. Inter Editions, Paris.
- Fick, A. (1855). Über Diffusion. *Annalen der Physik und Chemie*, 94 :59–86.
- Filleur, S., Walch-Liu, P., Gan, Y., and Forde, B. (2005). Nitrate and glutamate sensing by plant roots. *Biochemical Society Transactions*, 33 :283–286.
- Firbank, L. and A.R., W. (1985). A model of interference within plant monocultures. *Journal of Theoretical Biology*, 166 :291–311.
- Firn, R. (1994). Phototropism. In Kendrick, R. and Kronenberg, G., editors, *Photomorphogenesis in Plants*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Flake, G. (2000). *The Computational Beauty of Nature*. The MIT Press, Cambridge.
- Fogel, D. (2000). *Evolutionary Computation : Toward a New Philosophy of Machine Intelligence*. IEEE Press, New York.

- Fogel, L., Owens, A., and Walsh, M. (1966). *Artificial Intelligence through Simulated Evolution*. John Wiley, New York.
- Fontana, W. (2006). The topology of the possible. In Wimmer, A. and Kössler, R., editors, *Understanding Change : Models, Methodologies and Metaphors*. Palgrave Macmillan, Basingstoke.
- Foster, S. and Janson, J. (1985). The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology*, 66 :773–780.
- Fournier, C. and Andrieu, B. (1999). ADEL-Maize : An L-system based model for the integration of growth processes from the organ to the canopy. application to regulation of morphogenesis by light availability. *Agronomie*, 19 :313–327.
- Fournier, C., Andrieu, B., Ljutovac, S., and Saint-Jean, S. (2003). ADEL-Wheat : A 3D architectural model of wheat development. In *Proceedings of the International Symposium on plant Growth Modeling, Simulation, visualization and their Applications, Beijing, China*, pages 54–66.
- Fournier, C., Andrieu, B., Ljutovac, S., and Saint-Jean, S. (2004). ADEL-Wheat : A tool for simulating the 3D architectural development of wheat. In *Proceedings of the 4th International workshop on functional-structural plant models, Montpellier, France*, page 288.
- Gadgil, M. and Solbrig, O. (1972). The concept of r and K selection : Evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *American Naturalist*, 106 :14–31.
- Gardner, M. (1970). Mathematical games. the fantastic combinations of john conway’s new solitaire game “life”. *Scientific American*, 223(4) :120–123.
- Gause, G. (1934). *The Struggle for Existence*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Gerola, H. and Seiden, P. (1978). Stochastic star formation and spiral structure of galaxies. *Astrophysical Journal*, 223 :129–135.
- Gherini, S., Mok, L., Hudson, J., Davis, G., Chen, C., and Goldstein, R. (1985). The ILWAS model : Formulation and application. *Water, Air and Soil Pollution*, 26 :425–460.
- Gilbert, N. (1995). Simulation : An emergent perspective. *Lecture given at the Conference on New Technologies in the Social Sciences, Bournemouth, UK*.
- Godin, C., , and Caraglio, Y. (1998). A multiscale model of plant topological structures. *Journal of Theoretical Biology*, 191(3) :1–46.
- Godin, C. (2000). Representing and encoding plant architecture : A review. *Annals of Forest Sciences*, 57 :413–438.
- Godin, C., Costes, E., and Caraglio, Y. (1997). Exploring plant topology structure with the AMAPmod software : An outline. *Silva Fennica*, 31(3) :355–366.

- Godin, C. and Sinoquet, H. (2005). Functional-structural plant modelling. *New Phytologist*, 166(3) :705–708.
- Goldberg, D. (1989). *Genetic Algorithms in Search, Optimization and Machine Learning*. Addison-Wesley, Reading.
- Goldberg, D. and Deb, K. (1991). A comparative analysis of selection schemes used in genetic algorithms. In Rawlins, G., editor, *Foundations in Genetic Algorithms*. Morgan Kaufmann, San Mateo.
- Goldschmidt, R. (1940). *The Material Basis of Evolution*. Yale University Press, New Haven.
- Gould, S. (1977). The return of hopeful monsters. *Natural History*, 86(6) :23–30.
- Gould, S. and Eldredge, N. (1977). Punctuated equilibria : The tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 3(2) :115–151.
- Greenberg, J., Hassard, B., and Hastings, S. (1978). Pattern formation and periodic structures in systems modeled by reaction-diffusion equations. *Bulletin of the American Mathematical Society*, 84 :1296–1327.
- Greenough, J., Robinson, D., Kurz, W., Beukema, S., Densmore, N., Winter, R., and Snowdon, B. (1999). *Use of the Prognosis EI Model in Balancing Timber and Environmental Values at the Watershed-level*. ESSA Technologies Ltd., Vancouver.
- Grime, J. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, 111 :1169–1194.
- Grime, J. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley and sons, Chichester.
- Grime, J., Hodgson, J., and Hunt, R. (1988). *Comparative plant ecology : a functional approach to common British species*. Unwin Hyman Ltd., London.
- Grimm, V. (1999). Ten years of individual-based modelling in ecology : What we have learned and what could we learn in the future ? *Ecological Modelling*, 115 :129–148.
- Grimm, V. and Railsback, S. (2005). *Individual-based Modeling and Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Grossman, Y. and De Jong, T. (1994). PEACH : A simulation model of reproductive and vegetative growth in peach trees. *Tree Physiology*, 14(4) :329–345.
- Groves, R. and Burdon, J., editors (1986). *Ecology of Biological Invasions : An Australian Perspective*. Australian Academy of Science, Canberra.
- Hallé, F. and Oldeman, R. (1970). *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson et Cie, Paris.

- Hallé, F., Oldeman, R., and Tomlinson, P. (1978). *Tropical trees and forests*. Springer, Berlin.
- Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle. *Science*, 131 :1292–1297.
- Harley, J. (1969). *The Biology of Mycorrhiza*. Leonard Hill, London.
- Harper, J. (1967). A darwinian approach to plant ecology. *Journal of Ecology*, 55 :247–270.
- Harper, J. and Ogden, J. (1970). The reproductive strategy of higher plants. I. the concept of strategy with special reference to *senecio vulgaris*. *Journal of Ecology*, 58 :681–698.
- Harvey, I., Husbands, P., and Cliff, D. (1994). Seeing the light : Artificial evolution, real vision. In *Proceedings of the 3rd International Conference on Simulation of Adaptive Behavior, Brighton, UK*, pages 392–401.
- Herbert, T. (2003). Global warming and the relationship of plant canopy structure to latitude. In *Proceedings of the 8th International Conference on Environmental Science and Technology, Lemnos Island, Greece*, pages 318–324.
- Heudin, J. (1994). *La vie artificielle*. Hermès, Paris.
- Hirshfield, M. and Tinkle, D. (1975). Natural selection and the evolution of reproductive effort. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 72 :2227–2231.
- Holland, J. (1962). Outline for a logical theory of adaptative systems. *Journal of the association of computing machinery*, 3 :297–314.
- Holland, J. (1975). *Adaptation in Natural and Artificial Systems*. University of Michigan Press, Ann Arbor.
- Honda, H. (1971). Description of the form of trees by the parameters of the tree-like body : Effects of the branching angle and branching length on the shape of the tree-like body. *Journal of Theoretical Biology*, 31 :331–338.
- Honderich, T. (1995). *The Oxford Companion to Philosophy*. Oxford University Press, New York.
- Hornby, G. and Pollack, J. (2001a). The advantages of generative grammatical encodings for physical design. In *Proceedings of the Congress on Evolutionary Computation, Seoul, Korea*, pages 600–607.
- Hornby, G. and Pollack, J. (2001b). Evolving L-systems to generate virtual creatures. *Computers and Graphics*, 25(6) :1041–1048.
- Hunt, R. (1982). *Plant Growth Curves - The Functional Approach to Plant Growth Analysis*. Edward Arnold, London.
- Hutchings, M. (1988). Differential foraging for resources and structural plasticity in plants. *Trends in Ecology and Evolution*, 3 :200–204.

- Iba, H. and de Garis, H. (1996). Extending genetic programming with recombinative guidance. In Angeline, P. and Kinnear, Jr., K., editors, *Advances in Genetic Programming 2*. MIT Press, Cambridge.
- Inge-Vechtomov, S. (2002). A possible role of translation ambiguity in gene evolution. *Molecular Biology*, 36(2) :202–208.
- Jackson, L. (1995). Root architecture in cultivated and wild lettuce (*lactuca* spp.). *Plant, Cell and Environment*, 18 :885–894.
- Jacob, C. (1995). Genetic L-system programming : Breeding and evolving artificial flowers with mathematica. In *Proceedings of the First International Mathematica Symposium, Southampton, UK*, pages 215–222. Computational Mechanics Publications.
- Jacob, C. (1996a). Evolution programs evolved. In Voigt, H., Ebeling, W., Rechenberg, I., and Schwefel, H., editors, *PPSN IV, Lecture Notes in Computer Science 1141*. Springer, Berlin.
- Jacob, C. (1996b). Evolving evolution programs : Genetic programming and L-systems. In *Proceedings of the 1st Annual Conference on Genetic Programming, Stanford University, Palo Alto, CA, USA*, pages 107–115.
- Jennings, C. (2008). Turing’s reaction-diffusion model of morphogenesis. www.sfu.ca/~cjennings/toybox/turingmorph.
- Johnston, C. C. V. (1991). Tracking a criminal suspect through face-space with a genetic algorithm. In *Proceedings of the Fourth International Conference on Genetic Algorithms, San Diego, CA, USA*, pages 416–421.
- Jolliffe, I. (1986). *Principal Component Analysis*. Springer, New York.
- Kelly, K. (1994). *Out of Control : The New Biology of Machines*. Fourth Estate, London.
- Kimura, M. (1983). *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Koschmieder, E. (1993). *Benard Cells and Taylor Vortices*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Koza, J. (1992). *Genetic Programming : On the Programming of Computers by Means of Natural Selection*. MIT Press, Cambridge.
- Küppers, M. (1994). Canopy gaps : Competitive light interception and economic space filling - a matter of whole plant allocation. In Caldwell, M. and Pearcy, R., editors, *Exploitation of environmental heterogeneity by plants : Ecophysiological processes above and below ground*. Academic Press, New York.
- Krebs, C. (2001). *Ecology : The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Benjamin Cummings, San Francisco.

- Kurth, W. (1994). Morphological models of plant growth : Possibilities and ecological relevance. *Ecological Modelling*, 75-76 :299–308.
- Lacointe, A. (2000). Carbon allocation among tree organs : A review of basic processes and representation in functional-structural models. *Annals of Forest Sciences*, 57 :521–534.
- Landsberg, J. (2003). Physiology in forest models : History and the future. *Forest. Biometry, Modelling and Information Sciences*, 1 :49–63.
- Landsberg, J. and Gower, S. (1997). *Application of Physiological Ecology to Forest Management*. Academic Press, San Diego.
- Lane, B. and Prusinkiewicz, P. (2002). Generating spatial distributions for multilevel models of plant communities. In *Proceedings of Graphics Interface, Calgary, Canada*, pages 69–80.
- Langton, C. (1988). Artificial life. *Santa Fe Institute Studies in the Sciences of Complexity*, 6 :1–47.
- Langton, C. (1989). Artificial life. In Langton, C., editor, *Artificial Life I*. Addison-Wesley, Redwood City.
- Lattaud, C. (2004). Co-evolution in artificial ecosystems : Competition and cooperation using allelopathy. In Liardet, P., Collet, P., Fonlupt, C., Lutton, E., and Schoenauer, M., editors, *Lecture Notes in Computer Science 2936*. Springer, Berlin.
- Le Roux, X., Lacointe, A., Escobar-Gutiérrez, A., and Le Dizès, S. (2000). Carbon-based models of individual tree growth : A critical appraisal. *Annals of Forest Sciences*, 58 :469–506.
- LIAP5 (2008). Laboratoire d’Intelligence Artificielle de Paris 5. www.math-info.univ-paris5.fr/alife.
- Lie Zi (1997). *Traité du vide parfait*. traduit du Chinois par J.J. Lafitte, Albin Michel, Paris.
- Lindenmayer, A. (1968). Mathematical models for cellular interactions in development. parts I and II. *Journal of Theoretical Biology*, 18 :280–315.
- Lindenmayer, A. (1974). Adding continuous components to L-systems. In Rozenberg, G. and Salomaa, A., editors, *L Systems, Lecture Notes in Computer Science 15*. Springer, Berlin.
- Lotka, A. (1924). *Elements of physical biology*. Williams and Wilkins, Baltimore, Maryland.
- Luan, J., Muetzelfeldt, R., and Grace, J. (1996). Hierarchical approach to forest ecosystem simulation. *Ecological Modelling*, 86 :37–50.

- Lutton, E. (2006). Evolution of fractal shapes for artists and designers. *International Journal on Artificial Intelligence Tools, Special Issue on AI in Music and Art*, 15(4) :651–672.
- MacArthur, R. and Wilson, E. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Mandelbrot, B. (1982). *The Fractal Geometry of Nature*. Freeman, San Francisco.
- Mandelbrot, B. (2004). *Fractals and Chaos. The Mandelbrot Set and Beyond*. Springer, New York.
- Maturana, H. and Varela, F. (1974). Autopoiesis : The organization of living systems, its characterization and a model. *BioSystems*, 5 :187–196.
- Maturana, H. and Varela, F. (1980). *Autopoiesis and Cognition : The Realization of the Living (Vol. 42)*. D. Reidel Pub Co, Boston.
- Mayr, E. (1942). *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E. (1975). *Evolution and the Diversity of Life*. Harvard University Press, Cambridge.
- McCormack, J. (1993). Interactive evolution of L-system grammars for computer graphics modelling. In Green, D. and Bossomaier, T., editors, *Complex Systems : From Biology to Computation*. IOS Press, Amsterdam.
- Mech, R. and Prusinkiewicz, P. (1996). Visual models of plants interacting with their environment. In *Computer Graphics Proceedings, ACM SIGGRAPH'96, New Orleans, LA, USA*, pages 397–410.
- Mendel, G. (1866). Versuche über Pflanzen-Hybriden. *Verhandlungen des naturforschenden Vereins in Brünn*, 4 :3–47.
- Mühlenbein, H. and Schlierkamp-Voosen, D. (1993). Predictive models for the breeder genetic algorithm. I. continuous parameter optimization. *Evolutionary Computation*, 1 :25–49.
- Michalewicz, Z. (1992). *Genetic Algorithms + Data Structures = Evolution Programs*. Springer. New York.
- Mäkelä, A., Landsberg, J., Ek, A., Burk, T., Ter-Mikaelian, M., Agren, G., Olver, C., and Puttonen, P. (2000). Process-based models for forest ecosystem management : Ccurrent state of the art and challenges for practical implementation. *Tree Physiology*, 20 :289–298.
- Münch, E. (1930). *Die Stoffbewegungen in der Pflanze*. Gustav Fischer, Jena.
- Mock, K. (1998). Wildwood : The evolution of L-system plants for virtual environments. In *Proceedings of the International Conference on Evolutionary Computation, Anchorage, AK, USA*, pages 476–480.

- Monmarche, N., Nocent, G., Venturini, G., and Santini, P. (1999). On generating HTML style sheets with an interactive genetic algorithm based on gene frequencies. In Fonlupt, C., Hao, J. K., Lutton, E., Ronald, E., and Schoenauer, M., editors, *Selected Papers from the 4th European Conference on Artificial Evolution*. Springer, London.
- Mustard, M., Standing, D., Aitkenhead, M., Robinson, D., and A.J.S.McDonald (2003). The emergence of primary strategies in evolving plant populations. *Evolutionary Ecology Research*, 5 :1067–1081.
- Newcombe, F. and Rhodes, A. (1904). Chemotropism of roots. *Botanical Gazette*, 37 :23–35.
- Nicolis, G. and Prigogine, I. (1977). *Self-Organization in Non-Equilibrium Systems : From Dissipative Structures to Order through Fluctuations*. J. Wiley and Sons, New York.
- Niklas, K. (1986). Computer-simulated plant evolution. *Scientific American*, 254 :68–75.
- Niklas, K. (1997). *The Evolutionary Biology of Plants*. University of Chicago Press, Chicago.
- Nordin, P. and Banzhaf, W. (1995). Complexity compression and evolution. In *Proceedings of the Sixth International Conference Genetic Algorithms, Pittsburgh, PA, USA*, pages 310–317.
- Ochoa, G. (1998). On genetic algorithms and Lindenmayer systems. In Eiben, A., Bäck, T., Schoenauer, M., and Schwefel, H., editors, *PPSN V, Lecture Notes in Computer Science 1498*. Springer, Berlin.
- ODE (2008). Open Dynamics Engine. www.ode.org.
- Ogre (2008). Object-Oriented Graphics Rendering Engine. www.ogre3d.org.
- Ohno, S. (1970). *Evolution by Gene Duplication*. Springer, New York.
- Ohno, S. (1972). So much “junk” DNA in our genome. *Brookhaven Symposia in Biology*, 23 :366–370.
- Ohno, S. (1973). Ancient linkage groups and frozen accidents. *Nature*, 244 :259–262.
- OpenGLUT (2008). Open source OpenGL utility toolkit. openglut.sourceforge.net/.
- O’Reilly, U. and Oppacher, F. (1994). The troubling aspects of a building block hypothesis for genetic programming. In *Proceedings of Foundations of Genetic Algorithms, Estes Park, CO, USA*, pages 73–88.
- Ovide (1992). *Les Métamorphoses*. Gallimard, Paris.

- Pallez, D., Collard, P., Baccino, T., and Dumercy, L. (2007). Eye-tracking evolutionary algorithm to minimize user fatigue in IEC applied to interactive one-max problem. In *Proceedings of the Genetic and Evolutionary Computation Conference, London, UK*, pages 2883–2886.
- Pattee, H. (1988). Simulations, realizations, and theories of life. *Artificial Life, volume VI of Santa Fe Institute Studies in the Sciences of Complexity*, pages 63–77.
- Peng, C. (2000). Growth and yield models for uneven-aged stands : Past, present and future. *Forest Ecology and Management*, 132 :259–279.
- Perttunen, J., Sievänen, R., Nikinmaa, E., Salminen, H., Saarenmaa, H., and Väkevä, J. (1996). LIGNUM : A tree model based on simple structural units. *Annals of Botany*, 77(1) :87–98.
- Pianka, E. (1970). On r and K selection. *American Naturalist*, 104 :592–597.
- Pigliucci, M. (2001). *Phenotypic Plasticity : Beyond Nature and Nurture*. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Poincaré, H. (1908). *Science et Méthode*. Flammarion, Paris.
- Poli, R. and Cagnoni, S. (1997). Genetic programming with user-driven selection : Experiments on the evolution of algorithms for image enhancement. In *Proceedings of the 2nd Annual Conference on Genetic Programming, Stanford University, Palo Alto, CA, USA*, pages 269–277.
- Poli, R. and Langdon, W. (1997). A new schema theory for genetic programming with one-point crossover and point mutation. In *Proceedings of the 2nd Annual Conference on Genetic Programming, Stanford University, Palo Alto, CA, USA*, pages 278–285.
- Poli, R., Langdon, W., and O’Reilly, U. (1998). Analysis of schema variance and short term extinction likelihoods. In *Proceedings of the Third Annual Conference on Genetic Programming, Madison, WI, USA*, pages 284–292.
- Poli, R. and McPhee, N. (2001). Exact schema theorems for GP with one-point and standard crossover operating on linear structures and their application to the study of the evolution of size. In *Proceedings of the European Conference on Genetic Programming, Milan, Italy*, pages 126–142.
- Poli, R. and McPhee, N. (2003a). General schema theory for genetic programming with subtree-swapping crossover. part I. *Evolutionary Computation*, 11(1) :53–66.
- Poli, R. and McPhee, N. (2003b). General schema theory for genetic programming with subtree-swapping crossover. part II. *Evolutionary Computation*, 11(2) :169–206.

- Prusinkiewicz, P. (1986). Graphical applications of L-systems. In *Proceedings of Graphics Interface '86 - Vision Interface '86, Vancouver, Canada*, pages 247–253. CIPS.
- Prusinkiewicz, P., Hammel, M., Hanan, J., and Mech, R. (1996). Visual models of plant development. In Rozenberg, G. and Salomaa, A., editors, *Handbook of formal languages*. Springer, Berlin.
- Prusinkiewicz, P., James, M., and Mech, R. (1994). Synthetic topiary. In *Computer Graphics Proceedings, ACM SIGGRAPH'94, Orlando, FL, USA*, pages 351–358.
- Prusinkiewicz, P. and Lindenmayer, A. (1990). *The Algorithmic Beauty of Plants*. Springer, Berlin.
- Rauscher, H., Isebrands, J., Host, G., Dickson, R., Dickmann, D., Crow, T., and Michael, D. (1990). ECOPHYS : An ecophysiological growth process model for juvenile poplar. *Tree Physiology*, 7 :255–281.
- Rechenberg, I. (1973). *Evolutionsstrategie : Optimierung technischer Systeme nach Prinzipien der biologischen Evolution*. Frommann Holzboog, Stuttgart.
- Rendell, P. (2002). Turing machine implementation in the game of life. In Adamatzky, A., editor, *Collision Based Computing*. Springer, Heidelberg.
- Rennard, J. (2002). *Vie artificielle, où la biologie rencontre l'informatique*. Vuibert Informatique, Paris.
- Reynolds, C. (1987). Flocks, herds, and schools : A distributed behavioral model. *Computer Graphics*, 21 :25–34.
- Reynolds, C. (2008). Boids, background and update. www.red3d.com/cwr/boids.
- Rice, E. (1974). *Allelopathy*. Academic Press, New York.
- Roff, D. (2002). *Life History Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Ronald, E., Sipper, M., and Capcarrère, M. (1999). Design, observation, surprise ! a test of emergence. *Artificial Life*, 5(3) :225–239.
- Rosca, J. (1997). Analysis of complexity drift in genetic programming. In *Proceedings of the International Conference on Genetic Programming, Stanford University, Palo Alto, CA, USA*, pages 286–294.
- Rothlauf, F. and Goldberg, D. (2003). Redundant representations in evolutionary computation. *Evolutionary Computation*, 11(4) :381–415.
- Rozenberg, G. (1973). T0L-systems and languages. *Information and Control*, 23 :357–381.
- Ryan, C. (2000). *Automatic Re-engineering of Software Using Genetic Programming*. Kluwer Academic Publishers, Boston.

- Salisbury, F. and Ross, C. (1992). *Plant Physiology*. Wadsworth Publishing Company, Belmont.
- Samson, D. and Werk, K. (1986). Size-dependent effects in the analysis of reproductive effort in plants. *The American Naturalist*, 127 :667–680.
- Sax, K. (1962). Aspects of aging in plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 13 :489–506.
- Schrödinger, E. (1986). *Qu'est-ce que la vie ?* Christian Bourgois, Paris.
- Schwefel, H. (1975). *Evolutionstrategie und numerische Optimierung*. PhD thesis, Technische Universität, Berlin.
- Scilab (2008). Plateforme open source de calcul scientifique. www.scilab.org.
- Second Life (2008). Your World. Your Imagination. www.secondlife.com.
- Shelley, M. (1997). *Frankenstein*. Gallimard, Paris.
- Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K., and Kiro, T. (1964). A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory. I. basic analysis. *Japanese Journal of Ecology*, 14 :97–105.
- Shugart, H. (1984). *A theory of forest dynamics. The ecological implication of the forest succession models*. Springer-Verlag, New York.
- Shugart, H., Smith, T., and Post, W. (1992). The potential for application of individual-based simulation-models for assessing the effects of global change. *Annual Review Of Ecology And Systematics*, 23 :15–38.
- Sievanen, R., Makela, A., and Nikinmaa, E. (1997). Preface to the collection of papers on functional-structural tree models. *Silva Fennica*, 31(3) :237–238.
- Sievänen, R., Nikinmaa, E., Nygren, P., Ozier-Lafontaine, H., Perttunen, J., and Hakula, H. (2000). Components of functional-structural tree models. *Annals of Forest Science*, 57 :399–412.
- Sikora, S., Steinberg, D., and Lattaud, C. (2000). Integration of simulation tools in virtual worlds : Towards virtual ecosystems. In *Proceedings of the 2nd International Conference on Virtual Worlds, Paris, France*, pages 19–25.
- Sims, K. (1991). Artificial evolution for computer graphics. *Computer Graphics*, 25(4) :319–328.
- Sims, K. (1994a). Evolving 3D morphology and behavior by competition. In *Proceedings of Artificial Life IV, Cambridge, MA, USA*, pages 28–39.
- Sims, K. (1994b). Evolving virtual creatures. *Computer Graphics*, 28 :15–34.

- Sober, E. (1992). Learning from functionalism - prospects for strong artificial life. In Langton, C., Taylor, C., Farmer, J., and Rasmussen, S., editors, *Artificial Life II. Santa Fe Institute Studies in the Sciences of Complexity Proceedings Vol. X*. Addison-Wesley, Redwood City.
- Spears, W. and Jong, K. D. (1991). An analysis of multi-point crossover. In Rawlins, G., editor, *Foundations of Genetic Algorithms*. Morgan Kaufmann, San Mateo.
- Sperry, J., Adler, F., Campbell, G., and Comstock, J. (1998). Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance : Results from a model. *Plant, Cell and Environment*, 21 :347–360.
- Standage, T. (2002). *The Turk : The Life and Times of the Famous Eighteenth-Century Chess-Playing Machine*. Walker, New York.
- Stearns, S. (1989). Trade-offs in life history evolution. *Functional Ecology*, 3(3) :259–268.
- Stearns, S. (1992). *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Stearns, S. (2000). Life history evolution : Successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften*, 87 :476–486.
- Steinberg, D., Sikora, S., Lattaud, C., Fournier, C., and Andrieu, B. (1999). Plant growth simulation in virtual worlds : Towards online artificial ecosystems. In *Proceedings of the First Workshop on Artificial Life Integration in Virtual Environment, Lausanne, Switzerland*, pages 19–25.
- Stephens, C. and Waelbroeck, H. (1997). Effective degrees of freedom in genetic algorithms and the block hypothesis. In *Proceedings of the Seventh International Conference on Genetic Algorithms, East Lansing, MI, USA*, pages 34–40.
- Stephens, C. and Waelbroeck, H. (1999). Schemata evolution and building blocks. *Evolutionary Computation*, 7(2) :109–124.
- Sussex, I. and Kerk, N. (2001). The evolution of plant architecture. *Current Opinion in Plant Biology*, 4(1) :33–37.
- Sutton, R. and Barto, A. (1998). *Reinforcement Learning : An Introduction*. MIT Press, Cambridge.
- Syswerda, G. (1989). Uniform crossover in genetic algorithms. In *Proceedings of the Third International Conference on Genetic Algorithms, Los Altos, CA, USA*, pages 2–9.
- Takagi, H. (1998). Interactive evolutionary computation : System optimisation based on human subjective evaluation. In *Proceedings of the IEEE International Conference on Intelligent Engineering Systems, Vienna, Austria*, pages 1–6.

- Takagi, H. (2001). Interactive evolutionary computation : Fusion of the capacities of EC optimization and human evaluation. *Proceedings of the IEEE*, 89(9) :1275–1296.
- Takagi, H. and Ohsaki, M. (1999). IEC-based hearing aids fitting. In *Proceedings of the International Conference on System, Man and Cybernetics, Tokyo, Japan*, pages 657–662.
- Taylor, T. and Massey, C. (2001). Recent developments in the evolution of morphologies and controllers for physically simulated creatures. *Artificial Life*, 7(1) :77–87.
- Teck, R., Moeur, M., and Eav, B. (1996). Forecasting ecosystems with the forest vegetation simulator. *Journal of Forestry*, 94 :7–10.
- Thompson, K. and Stewart, A. (1981). The measurement and meaning of reproductive effort in plants. *American Naturalist*, 117 :205–211.
- Thornley, J. (1972a). A balanced quantitative model for root :shoot ratios in vegetative plants. *Annals of Botany*, 36 :431–441.
- Thornley, J. (1972b). A model to describe the partitioning of photosynthate during vegetative plant growth. *Annals of Botany*, 36 :419–430.
- Thornley, J. (1998). Modelling shoot :root relations : The only way forward ? *Annals of Botany*, 81 :165–171.
- Tomboc, C. (1977). Growth, yield and economic rotation of bagras (eucalyptus deglupta) pulptimber in the PICOP plantations (mindanao). Part 2 : Yield prediction model. *Sylvatrop, the Philippine Forest Research Journal*, 2 :117–126.
- Toussaint, M. (2003a). Demonstrating the evolution of complex genetic representations : An evolution of artificial plants. In *Proceedings of the Genetic and Evolutionary Computation Conference, Berlin, Germany*, pages 86–97.
- Toussaint, M. (2003b). *The evolution of genetic representations and modular neural adaptation*. PhD thesis, Ruhr-Universität, Bochum.
- Turing, A. (1952). The chemical basis of morphogenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 237 :37–72.
- Ulam, S. (1962). On some mathematical properties connected with patterns of growth of figures. In *Proceedings of Symposia on Applied Mathematics*, volume 14, pages 215–224. American Mathematical Society.
- Valentine, H. (1985). Tree-growth models : Derivations employing the pipe-model theory. *Journal of Theoretical Biology*, 117 :579–585.
- Valladares, F. (1999). Architecture, ecology and evolution of plant crowns. In Pugnaire, F. and Valladares, F., editors, *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Dekker, New York.

- Van Valen, L. (1976). A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, 1 :1–30.
- Vanclay, J. (1994). *Modelling Forest Growth and Yield. Applications to Mixed Tropical Forests*. CAB International, Wallingford.
- Vandermeer, J. and Goldberg, D. (2003). *Population Ecology : First Principles*. Princeton University Press, Princeton.
- Vanyi, R. and Kokai, G. (2001). Giving structural description of tree-like objects from binary images using genetic programming. In *Proceedings of the Genetic and Evolutionary Computation Conference, San Fransisco, CA, USA*, pages 163–170.
- Verhulst, P. (1838). Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Correspondence Mathématique et Physique*, 10 :113–121.
- Volterra, V. (1926). Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118 :558–560.
- von Koch, H. (1905). Une méthode géométrique élémentaire pour l'étude de certaines questions de la théorie des courbes planes. *Acta Mathematica*, 30 :145–174.
- von Neumann, J. (1966). *Theory of Self-Reproducing Automata*. edited and compiled by A.W. Burks, Urbana, University of Illinois Press.
- Vos, J., Marcelis, L., and Evers, J. (2007). Functional-structural plant modelling in crop production - adding a dimension. In Vos, J., Marcelis, L., de Visser, P., Struik, P., and Evers, J., editors, *Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production*. Springer, Berlin.
- Voukila, Y. (1965). Functions for variable density yield tables of pine based on temporary sample plots. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*, 60(4) :1–86.
- Warren-Wilson, J. (1967). Ecological data on dry matter production by plants and plant communities. In Bradley, E. and Denmead, O., editors, *The collection and processing of field data*. Interscience Publishers, New York.
- Watson, J. and Crick, F. (1953). A structure for desoxyribose nucleic acid. *Nature*, 171 :737–738.
- Weber, J. and Penn, J. (1995). Creation and rendering of realistic trees. In *Computer Graphics Proceedings, ACM SIGGRAPH'95, Los Angeles, CA, USA*, pages 119–128.
- Weiner, J. (1990). Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 5 :360–364.
- Westoby, M. (1984). The self-thinning rule. *Advances in Ecological Research*, 14 :167–225.

- Westoby, M., D.S. Falster, D., Moles, A., Vesk, P., and Wright, I. (2002). Plant ecological strategies : Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33 :125–159.
- Whigham, P. (1995). A schema theorem for context-free grammars. In *Proceedings of the IEEE Conference on Evolutionary Computation, Perth, Australia*, pages 178–181.
- Whitley, D. (1989). The genitor algorithm and selection pressure : Why rank-based allocation of reproductive trials is best. In *Proceedings of the Third International Conference on Genetic algorithms, San Mateo, CA, USA*, pages 116–121.
- Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H., and Hozumi, K. (1963). Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. *Journal of Biology*, 14 :107–129.
- Yu, T. and Miller, J. (2001). Neutrality and the evolvability of boolean function landscape. In *Proceedings of the European Conference on Genetic Programming, Lake Como, Italy*, pages 204–217.
- Zhang, J. (2003). Evolution by gene duplication : An update. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(6) :292–298.