

UNIVERSITE MONTPELLIER II SCIENCES ET TECHNIQUES
École doctorale SIBAGHE

THESE

pour l'obtention du grade de
Docteur de l'Université de Montpellier II
Spécialité : Biologie Intégrative des Plantes

Croissance et développement du manguiier (*Mangifera indica* L.) *in natura* – Approche expérimentale et modélisation de l'influence d'un facteur exogène, la température, et de facteurs endogènes architecturaux

Anaëlle DAMBREVILLE

Soutenance le 14 décembre 2012 devant le jury composé de :

Christian JAY-ALLEMAND, Professeur, Université Montpellier II	Président
Bruno ANDRIEU, Directeur de recherche, INRA AgroParisTech	Rapporteur
Jens WÜNSCHE, Professeur, Université Hohenheim	Rapporteur
Christine GRANIER, Chargée de recherche, INRA LEPSE	Examineur
Françoise LESCOURRET, Directeur de recherche, INRA PSH	Examineur
Pierre-Eric LAURI, Ingénieur de recherche, INRA AGAP	Directeur de thèse

Co-encadrants : Frédéric NORMAND (CIRAD HortSys) et Yann GUÉDON (CIRAD AGAP & INRIA, Virtual Plants)



« Le manguier porte et défend un secret formidable.

Est-ce dans son feuillage d'un vert sombre et comme orageux que réside son mystère?

Est-ce au bout de ses racines puissamment ancrées dans la nuit?

Est-ce dans sa ramure trapue, vêtue d'une écorce écailleuse et grise?

Dans sa sève résineuse, rouge ainsi que le sang?...

Non: c'est dans ses fruits que le manguier abrite, avec sa raison d'être, son énigme et le sens de son destin...

Nourries de pluies et de soleils, meurtries par les cyclones, mordues par le caillou des gamins en quête d'un goûter acide, ces grappes ont résisté, défendues moins par leur force que par une vertu invisible.

Plus tard elles vont mûrir et, si on ne les gaule, elles tomberont d'elles-mêmes, offrande spontanée de pulpes et de baumes, parmi les roses des plates-bandes.

Mais à présent elles sont hantées patiemment modelées par le génie ténébreux des croissances. »

Respiration de la vie

Robert Hedward Hart

Remerciements

En premier lieu, je tiens à remercier Pierre-Eric Lauri, mon directeur de thèse. Merci pour tous ces échanges tant professionnels, personnels que philosophiques ! Merci aussi d'avoir accepté de partager ton bureau avec moi durant cette dernière année.

Un grand merci à Frédéric Normand, mon encadrant à La Réunion. Merci pour ton soutien et tes conseils avisés. Merci aussi pour avoir tout mis en œuvre afin de me permettre d'effectuer mes expérimentations dans les meilleures conditions!

Je tiens à remercier l'UPR HortSys (Fonctionnement agroécologique et performances des systèmes de culture horticoles) du CIRAD qui a financé ma thèse durant ces trois années et qui m'a permis d'aller au colloque FSPM (Functional - Structural Plant Models) qui a eu lieu en Septembre 2010 à Davis.

Je tiens également à remercier les membres du jury pour avoir bien voulu analyser et étudier mon travail. Merci donc à Christian Jay-Allemand pour avoir accepté d'être le président du jury, et à Bruno Andrieu et Jens Wünsche pour avoir accepté la lourde tâche des rapporteurs. Merci à Christine Granier pour ses conseils et pour avoir accepté de faire partie du jury. Enfin, merci à Françoise Lescourret pour avoir accepté d'être à la fois membre de mon comité et de mon jury de thèse.

Je remercie l'équipe Virtual Plants, et plus particulièrement Yann Guédon. Merci de t'être autant investi dans mon travail. Merci à Christophe Pradal d'avoir cru jusqu'au bout à la réalisation du MTG malgré les heures passées et les cheveux arrachés sur cette lourde tâche ! Merci aussi à Jean-Baptiste Durand pour avoir collaboré à mon travail. J'espère que cette collaboration portera ses fruits dans un futur proche !

J'aimerais remercier Catherine Trottier pour m'avoir aidé entre autres à décrypter le langage codé des modèles statistiques sous R. Merci pour ton temps et ta disponibilité.

Par ailleurs, je voudrais remercier Alexandre Law-Yat et Raoul Zitte, propriétaires des vergers de manguier sur lesquels j'ai réalisé mes expérimentations.

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance aux ciradiens de la station de Bassin Plat qui m'ont accueillie à bras ouverts durant mes séjours à La Réunion. Je remercie plus particulièrement Doralice pour son aide lors des expérimentations, pour m'avoir fait découvrir

toutes ces variétés de mangue et aussi pour toutes ces discussions et ces fous rires qu'on a partagés. Merci à Paul, pour m'avoir appris à faire des supers plots sous R et pour m'avoir fait découvrir un peu plus la faune ornithologique de La Réunion. Merci aussi à Philippe pour tous ces midis partagés autour d'une bonne barquette de cari !

Mes remerciements vont également à l'équipe AFEF qui m'a accueillie lors de mes passages à Montpellier. J'ai une pensée particulière pour tous mes amis thésards : Ahmed, Hicham, Inès, Gustavo, Juliano et Nicolas. Merci à tous pour votre bonne humeur, pour toutes ces séances de rires et de sourires, et bon courage pour vos thèses ! Merci aussi à Céline qui m'a fait découvrir la Capoeira et à Sébastien pour m'avoir accepté comme coéquipière pour participer au vétathlon le plus dur de ma vie. L'essentiel c'est de participer n'est ce pas ?

Merci également à Damien pour ton oreille attentive et réconfortante et pour m'avoir appris à faire des sushis comme personne !

Un grand merci à Christelle pour m'avoir accepté en collocation à Montpellier durant ces trois années malgré tout le désordre que j'ai pu mettre dans l'appartement. Merci pour ton soutien et pour toutes ces journées partagées à visiter la France et l'Europe.

J'ai également une pensée affectueuse pour mes proches, amis et famille, que j'ai laissé à La Réunion. Merci d'avoir accepté et soutenu mon choix de voler vers de nouveaux horizons ! Sans vous je n'en serais sans doute pas là aujourd'hui !

Merci zot tout' !

Résumé

L'objectif de cette thèse est d'étudier la croissance et le développement du manguier (*Mangifera indica* L.) en lien avec un facteur exogène, la température, et plusieurs facteurs endogènes architecturaux de type structurel (topologie) et temporel. Les études sont menées à l'échelle de l'organe (l'axe végétatif, ses feuilles et l'axe florifère) et de la succession des axes (végétatifs ou florifères) sur plusieurs cycles de croissance. A la première échelle, l'étude met en évidence une relation allométrique négative entre la vitesse relative de croissance, positivement reliée à la température, et la durée de croissance de l'organe. Cette relation est commune entre les trois organes et les deux cultivars étudiés. Par ailleurs, des modèles de segmentation montrent que les stades phénologiques classiquement admis sont caractérisés par des vitesses absolues de croissance contrastées. Cette approche met en évidence des asynchronismes entre l'axe végétatif et ses feuilles. A la seconde échelle, l'effet des facteurs architecturaux sur le développement est analysé pour quatre cultivars. Nos résultats montrent de fortes interactions entre certains facteurs structurels (ex. position de l'axe, apicale vs. latérale) ou temporels (ex. date d'apparition), et des caractéristiques développementales qualitatives (ex. occurrence de la floraison), quantitatives (ex. nombre d'inflorescences) ou temporelles (ex. date de floraison). Ces résultats font ressortir une « mémoire de l'effet architectural » qui se propage d'un cycle de croissance aux suivants. Nos études multi-échelles permettent de quantifier les parts respectives des facteurs endogènes et exogènes contribuant aux variations phénotypiques (incluant la plasticité) du manguier.

Mots clefs : architecture, asynchronisme, croissance, développement, *Mangifera indica* L., modélisation, phénologie, température, variation phénotypique.

Summary

The aim of this work is to study mango (*Mangifera indica* L.) growth and development in relation to an exogenous factor, temperature, and to endogenous factors, whether structural (topology) or temporal. The study is carried out at two scales: the organ (vegetative axis, its leaves, and reproductive axis) and the succession of axes (vegetative or reproductive). At the first scale, there was a common negative allometric relationship between the relative growth rate, positively related to temperature, and the duration of growth of the organ. This relationship is common between the three organs and the two studied cultivars. Otherwise, segmentation models reveal that the phenological stages classically studied are characterized by contrasted values of absolute growth rate. This approach shows asynchronisms between the axis and its leaves. At the second scale, the effect of endogenous factors on mango development is investigated for four cultivars. Our results reveal strong interplays between some structural (e.g. axis position, apical vs. lateral) or temporal (e.g. date of burst) factors, and qualitative (e.g. occurrence of flowering), quantitative (e.g. number of inflorescences) or temporal (e.g. date of flowering) developmental traits. These results highlight a “memory of the architectural effect” which spreads from one growing cycle to the followings. Our multiscale study enables to quantify the respective contributions of endogenous and exogenous factors to the phenotypic variations (including plasticity) of mango.

Keywords: architecture, asynchronism, development, growth, *Mangifera indica* L., modeling, phenology, phenotypic variation, temperature.

Sommaire

I. INTRODUCTION	8
1. CADRE GENERAL	8
2. OBJECTIFS	10
II. CONCEPTS ET DEFINITIONS	13
1. CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT	13
A. La croissance	13
B. Le développement	14
C. Les relations entre croissance et développement	15
2. L'ARCHITECTURE DES PLANTES	17
A. Caractéristiques structurelles et temporelles de l'architecture	17
B. Le modèle architectural	17
C. L'unité de croissance	18
3. LA VARIATION PHENOTYPIQUE	18
A. Définition	18
B. La plasticité phénotypique	19
C. Variation phénotypique à l'échelle intra-arbre	19
III. LE MANGUIER	21
1. GENERALITES SUR LE MANGUIER	21
A. Taxinomie, origine et distribution	21
B. Description botanique	21
C. Déroulement temporel et topologie d'un cycle de croissance	24
D. Description des stades de développement	26
a. Stades de développement végétatifs	26
b. Stades de développement reproducteurs	27
E. Les problèmes liés à la culture du manguiers	28
2. ÉTAT DE L'ART DE LA RECHERCHE SUR LE MANGUIER AU PLAN INTERNATIONAL	29
A. Régulation du développement et de la croissance végétative	29
B. Régulation du développement et de la croissance florifère	31
C. Régulation du développement et de la croissance fructifère	36
IV. CONTEXTE DE L'ETUDE	40
1. LA CULTURE DU MANGUIER A LA REUNION	40
A. Les conditions naturelles	40
B. Les zones de culture de la mangue	41
2. LA PHENOLOGIE DU MANGUIER A LA REUNION	42
3. LES DEMARCHES EXPERIMENTALES	42
A. Mise en place et exploitation de la « Base Température »	43
B. Mise en place et exploitation de la « Base Doralice »	46
V. RESULTATS	50
1. EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LA CROISSANCE ET LE DEVELOPPEMENT DES ORGANES	50
A. ARTICLE 1 - Plant growth co-ordination in natura: a unique temperature-controlled law among vegetative and reproductive organs in mango	51
B. Effet des variations journalières de la température sur la croissance de l'UC	64
a. Objectifs	64
b. Matériels et méthodes	64
c. Résultats et discussion	65
2. COORDINATION ENTRE LES PROCESSUS DE CROISSANCE ET DE DEVELOPPEMENT DES ORGANES	70
ARTICLE 2 - Linking growth and development: the concept of developmental growth stages	71

3. EFFET DE FACTEURS STRUCTURELS ET TEMPORELS SUR LA CROISSANCE ET LE DEVELOPPEMENT.....	95
A. <i>Effet de facteurs structurels sur la croissance des organes</i>	96
a. Objectifs.....	96
b. Matériels et méthodes.....	96
c. Résultats et discussion.....	97
B. <i>ARTICLE 3 - Alternating patterns of mango - Quantification at the growth unit level on four cultivars</i>	101
C. <i>ARTICLE 4 - Deciphering structural and temporal interplays during the architectural development of mango trees</i>	111
VI. DISCUSSION ET PERSPECTIVES	134
1. L'ÉTUDE DE LA VARIATION PHÉNOTYPIQUE A TRAVERS UNE APPROCHE MULTI-ÉCHELLE	134
A. <i>Variation phénotypique en fonction de facteurs endogènes et exogènes</i>	134
B. <i>Variation phénotypique à l'échelle inter-arbre et intra-arbre</i>	136
C. <i>Variation phénotypique à l'échelle de l'organe, et de la succession des axes végétatifs et florifères</i> ...	136
2. LES ORIGINES DE LA VARIATION PHÉNOTYPIQUE	137
A. <i>Le génotype</i>	137
B. <i>L'environnement – La température</i>	138
C. <i>L'environnement – Autres facteurs</i>	140
D. <i>Le mouvement ontogénique</i>	142
E. <i>L'architecture</i>	143
3. PERSPECTIVES	146
A. <i>De recherche</i>	146
B. <i>Agronomiques</i>	147
BIBLIOGRAPHIE	149
ANNEXES.....	162
1. DETERMINATION DE LA POSITION DES FEUILLES LE LONG DE L'AXE DE L'UC.....	162
2. DETERMINATION DES ALLOMETRIES FOLIAIRES	164
3. EFFET DE LA TEMPERATURE SUR LA DUREE DES STADES DE DEVELOPPEMENT	166
4. DETERMINATION DES TEMPERATURES DE BASE	169
5. ÉTUDE DE LA VARIATION SPATIALE INTRA-ARBRE DE LA TEMPERATURE	171
6. VISUALISATION DU DEVELOPPEMENT DES MANGUIERS.....	173
7. POSTER COLLOQUE FSPM 2010	176

I. Introduction

I. Introduction

1. Cadre général

A l'heure actuelle, le changement climatique est une réalité indiscutable. L'IPCC (« Intergovernmental Panel on Climate Change ») prévoit une augmentation des températures de 1.8 à 4.0°C associée à des variations des précipitations (diminution probable d'environ 20% des précipitations dans la plupart des régions continentales subtropicales) pour la période de 1990 à 2100 (IPCC, 2007). Face à une modification de leur environnement, les organismes à faible mobilité comme les plantes montrent une très forte capacité d'ajustement via la plasticité phénotypique. Cette plasticité peut s'observer sur différents caractères relatifs à leur croissance (ex. la taille de la feuille, la vitesse de croissance) et à leur développement (ex. la date de floraison, la durée des stades de développement).

Tous les organes d'une plante résultent des processus de croissance et développement (Bell, 1991). Face aux perspectives de réchauffement du climat, il est important d'avoir une meilleure compréhension de ces deux processus ainsi que de leur plasticité en réponse aux variations de température. La longévité de la graine, la phénologie, la durée de vie de la feuille et les températures de réponse de certains processus métaboliques font parti des caractères les plus étudiés en réponse aux changements climatiques (Nicotra *et al.*, 2010). Parmi ces caractères, les évènements phénologiques sont d'une très grande importance (Körner & Basler, 2010). En effet, l'impact d'une augmentation des températures sur la phénologie des plantes serait direct via, par exemple, un avancement de la date de floraison. Cette évolution pourrait mener à des problèmes écologiques liés par exemple à une apparition plus tardive des insectes pollinisateurs ou des variétés pollinisatrices dans le cas des pollinisations croisées (Legave *et al.*, 2009).

En région tempérée, la phénologie des plantes est déterminée en grande partie par la température. En effet, les températures froides induisent une sorte de remise à zéro phénologique des plantes. Ceci a pour conséquence un débourrement quasi-synchrone des plantes d'une même espèce à l'arrivée du printemps. A l'inverse, en zone tropicale et subtropicale, des asynchronismes phénologiques intra-spécifiques, *i.e.* des plantes d'une même espèce, tendent à montrer une certaine indépendance entre la phénologie des plantes tropicale et la température (Borchert *et al.*, 2005).

I. Introduction

Ces asynchronismes intra-spécifiques sont observés à l'échelle inter-arbre mais aussi intra-arbre. Ils sont le reflet d'une importante plasticité phénotypique et indiquent une bonne capacité d'adaptation des plantes tropicales (Valdez-Hernández *et al.*, 2010). Le fait que ces asynchronismes soient présents à l'échelle intra-arbre montre qu'il existe des facteurs propres à l'individu qui régissent sa phénologie et donc son développement. Des QTL (Quantitative trait loci) relatifs aux dates de feuillaison et de floraison ont d'ores et déjà été mis en évidence (Bradshaw & Stettler, 1995; Celton *et al.*, 2011). Néanmoins des asynchronismes intra-arbres ne peuvent pas s'expliquer par des variations génétiques. Avant de m'intéresser à des analyses fines de type génétique ou physiologique, j'ai décidé de suivre une approche plus globale de type morphologique. Certaines études ont suivi la piste de facteurs reliés à l'architecture des arbres. Elles ont montré que les bourgeons en position distale le long d'un axe (niveau structurel) avaient une croissance (organe plus grand) et aussi un développement (débourrement et floraison précoces) favorisés (Lauri, 2007). D'autre part, l'âge des axes végétatifs (niveau temporel) a été déterminé comme un facteur important influençant le rythme de croissance du litchi (Costes, 1995). Néanmoins, peu d'études ont considéré l'influence de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement des plantes.

Le manguier est l'espèce modèle qui a été choisie dans le cadre de cette thèse pour plusieurs raisons :

- Sur un plan socio-économique : la mangue est le 5^{ème} fruit le plus produit au monde avec 39 millions de tonnes produites en 2010 selon la FAO (« Food and agriculture organization »).
- Sur un plan biologique : le manguier est un arbre caractérisé par de forts asynchronismes végétatifs et reproducteurs à l'intérieur d'un même arbre (Chacko, 1986). De plus, le manguier est une culture pérenne, ce qui permet d'étudier sa croissance et son développement sur plusieurs années successives.
- Sur un plan expérimental : la culture du manguier en zone tropicale et subtropicale permet d'étudier sa croissance et son développement sur une longue période car ces événements ont lieu presque tout au long de l'année.
- Sur un plan scientifique : les travaux déjà réalisés sur le manguier, par exemple concernant les facteurs affectant l'induction de la floraison, posent un cadre intéressant pour l'approche architecturale que nous développons ici.

2. Objectifs

Ce travail de thèse porte sur trois objectifs principaux :

(i) Identifier dans un premier temps l'influence de la température sur la croissance et le développement du manguiier. Cette influence est considérée à l'échelle de l'organe pour l'axe végétatif, ses feuilles et l'axe de l'inflorescence. Pour parvenir à cet objectif, la croissance est étudiée à travers plusieurs paramètres de croissance: la durée de la phase de croissance, la taille finale de l'organe, la vitesse absolue de croissance, et la vitesse relative de croissance. Le développement des organes est lui étudié à travers la durée des stades de développement.

(ii) Étudier la coordination entre la croissance et de développement des organes en prenant en compte l'effet de la température sur ces deux processus. Comme pour l'objectif précédent, ce travail est mené à l'échelle de l'organe pour l'axe végétatif, ses feuilles et l'axe de l'inflorescence. Pour parvenir à cet objectif, nous cherchons à mettre en évidence des stades intégrateurs qui permettent de prendre en compte à la fois les mesures objectives de la croissance (vitesse absolue de croissance) et les observations morphologiques composant les stades de développement.

(iii) Identifier quels sont les facteurs endogènes architecturaux structurels (topologie) et temporels (timing de la mise en place de l'architecture) qui influencent la croissance et le développement du manguiier, et quantifier leurs effets. La croissance est étudiée à travers les quatre paramètres de croissance décrits précédemment, pour les trois mêmes organes (axe végétatif, feuilles et axe de l'inflorescence). Le développement est considéré à une échelle plus macroscopique de succession des axes végétatifs et florifères sur plusieurs cycles de croissance. Trois types de caractéristiques développementales sont étudiées: qualitatif (ex. occurrence de la floraison), quantitatif (ex. nombre d'inflorescences) et temporel (ex. date de floraison).

Ces travaux apportent une meilleure compréhension des processus de croissance et de développement ainsi que de leur coordination chez le manguiier. Ils permettent d'expliquer grâce à des facteurs endogènes, structurels et temporels, et exogènes une partie de la forte variation phénotypique observée chez les arbres en région tropicale et subtropicale.

I. Introduction

Dans un premier temps, les concepts majeurs utiles à la compréhension de cette thèse sont définis dans le chapitre II. Le chapitre III présente le manguier et fait l'état de l'art des recherches déjà effectuées. Le chapitre IV décrit plus précisément le contexte de cette thèse. Le cinquième chapitre détaille les résultats obtenus concernant : (i) l'influence de la température sur la croissance et le développement du manguier ; (ii) la coordination entre les processus de croissance et de développement ; (iii) l'effet des facteurs endogènes architecturaux sur la croissance et le développement du manguier. Ce chapitre V est composé de quatre articles scientifiques (Chapitres V-1-A, V-2, V-3-B & V-3-C), dont un issu d'une communication à un colloque (Chapitre V-3-B), et de deux sous-parties présentant des résultats complémentaires détaillées de manière indépendante (objectifs, matériels & méthodes, et résultats & discussion) (Chapitres V-1-B & V-3-A). Le dernier chapitre est consacré à la discussion et aux perspectives (Chapitre VI). La bibliographie liste toutes les références citées dans cette thèse sans reprendre celles utilisées et déjà référencées dans les articles. Enfin, les annexes sont présentées indépendamment et détaillées en trois sous-parties : objectifs, matériels et méthodes, et résultats.

II. Concepts et définitions

II. Concepts et définitions

Dans le chapitre précédent, certains termes ont été utilisés dans un contexte général. Dans ce chapitre, les termes importants pour la compréhension de cette thèse sont définis.

1. Croissance et développement

A. La croissance

Il existe plusieurs notions liées au terme « croissance ».

La croissance « quantitative »

- L'augmentation de volume et de poids quantifie la croissance de l'organisme (Guinochet, 1965).
- La croissance est l'augmentation irréversible de la masse qui résulte de la division et de l'expansion cellulaire (Campbell & Reece, 2004).
- La croissance est le phénomène biologique d'augmentation de la taille avec le temps (Karam, 2009).

La croissance définie vs. indéfinie

La croissance des plantes est indéfinie car elle se poursuit tout au long de leur vie (Campbell & Reece, 2004).

La croissance primaire vs. secondaire

La croissance primaire donne naissance à la structure primaire des plantes (allongement des racines et des pousses) grâce aux méristèmes primaires. La croissance secondaire ajoute du volume aux plantes (augmentation des diamètres) grâce aux méristèmes secondaires (Campbell & Reece, 2004).

La croissance continue vs. rythmique

La croissance rythmique est définie par une alternance de temps d'activité et de temps de repos, assez régulière pour qu'apparaisse une périodicité. La périodicité peut se manifester soit dans l'espace et dans le temps, soit dans l'espace ou dans le temps (Champagnat *et al.*, 1986).

Dans cette thèse, le terme croissance est utilisé en référence à la croissance dite « quantitative », c'est-à-dire à l'augmentation continue de la taille avec le temps.

L'évolution de la croissance est souvent modélisée par une fonction sigmoïdale. En effet, de nombreuses plantes annuelles, et des organes de plantes annuelles et pérennes (ex. la feuille) montrent une courbe de croissance de forme sigmoïdale. Trois phases primaires sont alors détectées : une « phase logarithmique », une « phase linéaire » et une « phase de sénescence » (Fig. II-1). Pendant la phase de croissance logarithmique, la taille augmente exponentiellement avec le temps. Pendant la phase linéaire, l'augmentation de la taille est

II. Concepts et définitions

constante et généralement maximale. La phase de sénescence est caractérisée par une diminution de la vitesse de croissance.

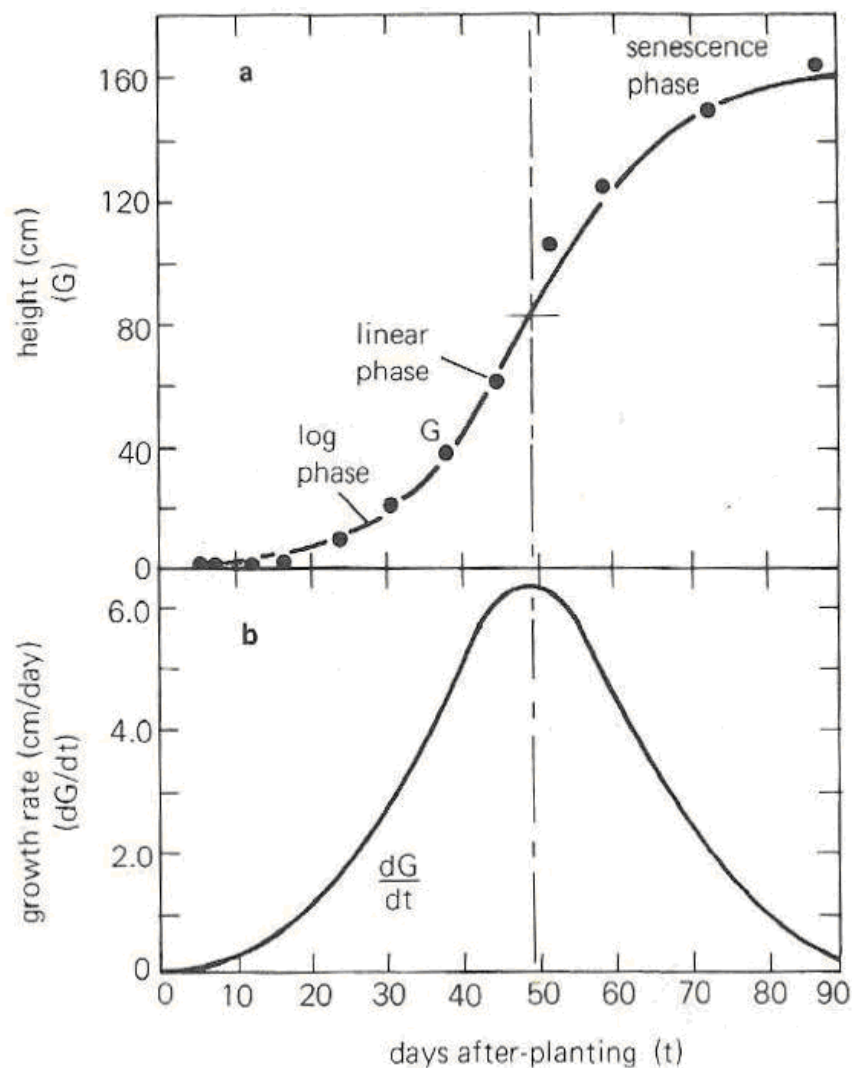


Figure II-1. Une courbe sigmoïdale de croissance presque idéale et l'évolution de sa vitesse de croissance en forme de cloche. La courbe de vitesse (b) est la dérivée première (la pente) de la courbe de croissance totale (a) (Salisbury & Ross, 1985).

B. Le développement

Il existe plusieurs notions liées au terme « développement ».

Le développement « discret » dans le temps

- Le développement désigne l'ensemble des modifications morphologiques successives (ex. germination, floraison, fructification) qui se manifestent au cours de la vie végétale (Guinochet, 1965).
- Le développement est défini par une série d'évènements identifiables résultant de modifications qualitative (ex. germination, floraison) ou quantitative (ex. nombre de feuilles, nombre de fleurs) de la structure de la plante (Bonhomme, 2000).
- Le développement est la somme de toutes les modifications qui élaborent graduellement le corps de l'organisme (Campbell & Reece, 2004).

II. Concepts et définitions

- La succession des stades de développement (ex. pousse juvénile à pousse mature) est sous la dépendance de facteurs génétiques et environnementaux. (Campbell & Reece, 2004).
- Les processus de développement impliquent la différenciation, c'est-à-dire un changement d'état (ex. la germination de la graine) (Trudgill *et al.*, 2005).

Développement = croissance + différenciation

- Le développement est défini par les processus de croissance et de différenciation de cellules individuelles en tissus, organes, et organismes (Salisbury & Ross, 1985).
- Le développement d'un organisme dépend des activités intégrées de la croissance et de la différenciation (Steeves & Sussex, 1989).

Dans cette thèse, le terme développement est utilisé pour caractériser un phénomène « discret » dans le temps. Le développement est ici considéré à plusieurs niveaux : qualitatif (ex. occurrence de la floraison), quantitatif discret (ex. nombre d'inflorescences) et temporel (ex. date de la floraison). Par ailleurs, nous considérons aussi les stades de développement afin de caractériser le développement à l'échelle de l'organe. Un stade de développement définit la période du développement d'un organe caractérisée par la présence ou l'apparition d'éléments ou de caractéristiques morphologiques spécifiques.

C. Les relations entre croissance et développement

La croissance et le développement sont souvent étudiés séparément, alors qu'en réalité ces deux processus sont très liés (Fig. II-2). Il serait donc intéressant de mettre en place une démarche intégrative permettant d'étudier croissance et développement de façon simultanée.

- Bien que le plus souvent corrélatifs, croissance et développement sont deux séries de faits dont l'étude peut être dissociée et conduite séparément. On peut voir des plantes pousser avec vigueur tout en restant incapables de fleurir ; inversement, on observe des plantes qui fleurissent très rapidement après la germination avant d'avoir eu le temps de pousser (Guinochet, 1965).

- Toute approche du développement d'un végétal ligneux aura à rendre compte de la croissance "en train de se faire" (Crabbé, 1987).

- Il est vrai que séparer croissance et développement est un peu artificiel car ces deux phénomènes sont connectés (ex. la croissance implique souvent l'apparition de nouveaux tissus) (Bonhomme, 2000).

II. Concepts et définitions

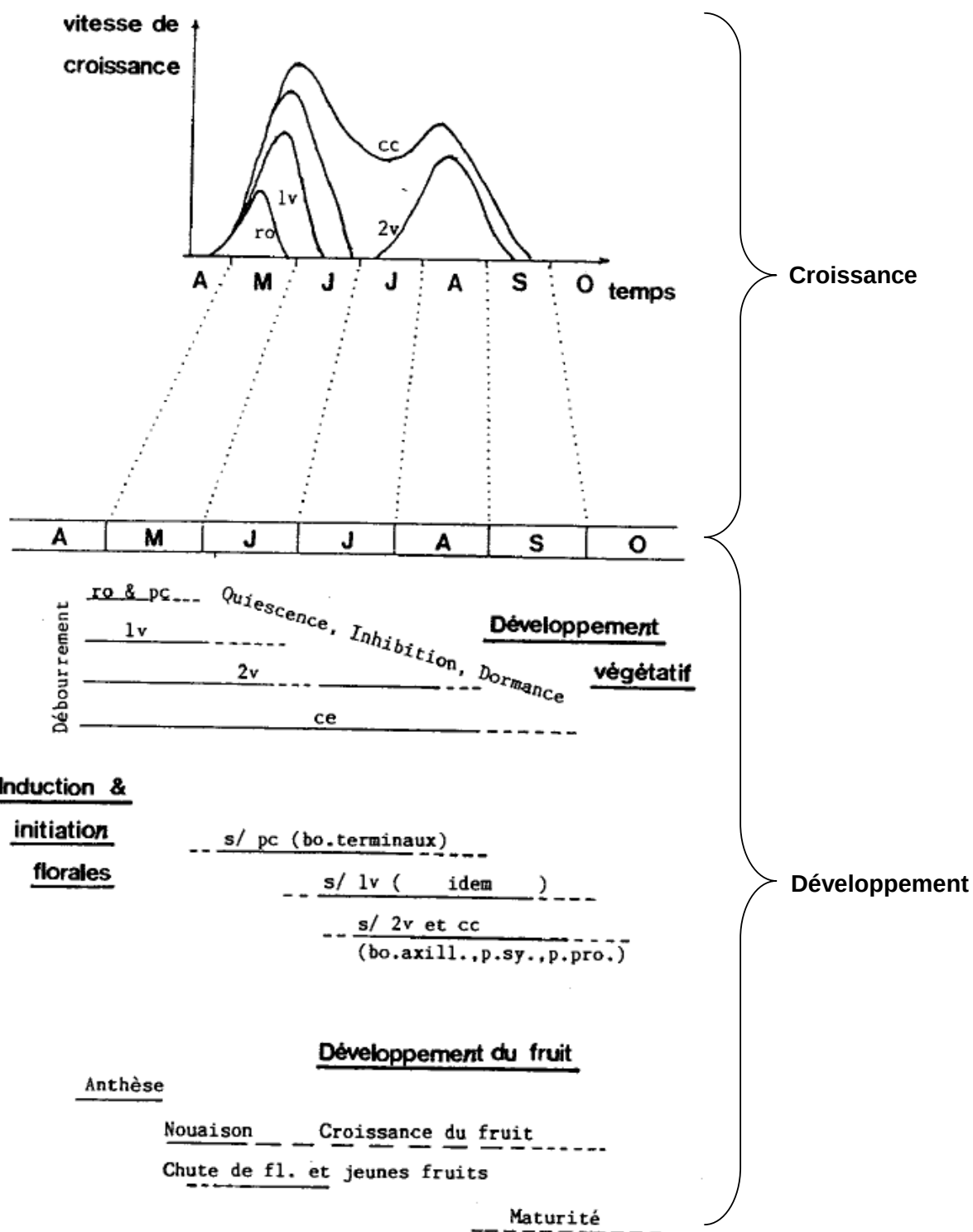


Figure II-2. Schéma montrant la simultanéité de la croissance et des processus de développement (Crabbé, 1987). ro : rosette, pc : pousse courte, lv : pousse à 1 vague de croissance, 2v : pousse à 2 vagues de croissance, ce : pousse à croissance continue.

2. L'architecture des plantes

A. Caractéristiques structurelles et temporelles de l'architecture

L'architecture des plantes intègre une composante structurelle et temporelle. La phénologie des plantes caractérise en partie la composante temporelle de l'architecture (ex. dates de mise de place des pousses, dates de floraison).

- L'architecture d'une plante repose sur la nature et l'agencement relatif de chacune de ses parties ; elle est, à tout moment, l'expression d'un équilibre entre des processus endogènes de croissance et des contraintes extérieures exercées par le milieu (Edelin, 1984).

- L'architecture d'une plante définit l'organisation dans l'espace des composants de la plante. Cette organisation change avec le temps. A un instant donné, l'architecture d'une plante peut être définie par des informations topologiques (connexions entre les composants) et géométriques (forme, taille, orientation et localisation dans l'espace des composants) (Godin *et al.*, 1999).

B. Le modèle architectural

Le concept de modèle architectural a été introduit par Hallé & Oldeman en 1970 à la suite de l'observation de la structure et du mode de développement des plantes tropicales. Il représente l'expression du programme de développement endogène de la plante.

- Le modèle architectural repose sur l'observation de quatre caractères : le mode de croissance (rythmique vs. continue, définie vs. indéfinie), le mode de ramification (monopodiale vs. sympodiale, proleptique vs. sylleptique), la différenciation morphologique des axes (orthotropie vs. plagiotropie) et la position de la sexualité (latérale vs. terminale) (Hallé & Oldeman, 1970 ; Edelin, 1984 ; Barthelemy, 1988).

- Le modèle architectural est une stratégie de croissance qui définit à la fois la manière dont la plante élabore sa forme et l'architecture qui en résulte. Il correspond au mode de développement de l'organisme placé dans des conditions écologiques stables et non contraignantes (Edelin, 1984).

- Le modèle architectural représente la stratégie de croissance de base d'une plante (Barthélémy & Caraglio, 2007).

Les modèles architecturaux ne sont pas des formes fixes. Ainsi, certains arbres ont les traits de plusieurs modèles et d'autres passent progressivement d'un modèle à l'autre au cours de leur ontogenèse.

II. Concepts et définitions

C. L'unité de croissance

Les études effectuées dans cette thèse se placent à deux échelles: l'échelle de l'organe (l'axe de l'unité de croissance, ses feuilles et l'axe de l'inflorescence) et l'échelle de la succession des axes végétatifs ou florifères (ex. succession de plusieurs unités de croissance durant un cycle de croissance).

- La croissance rythmique fait référence à des périodes de croissance rapide qui alternent rythmiquement avec des périodes de croissance nulle, de sorte que l'axe aérien peut être considéré comme formé d'une succession linéaire d'unités de croissance (Hallé & Martin, 1968).
- L'unité de croissance est une portion d'axe édifiée en deux temps (un tronçon préformé et un tronçon néoformé) et qui s'allonge de façon ininterrompue (Hallé & Martin, 1968).
- En fonction de l'origine des organes foliaires émis, trois types d'unité de croissance peuvent se rencontrer : des unités de croissance entièrement préformées, des unités de croissance avec une partie préformée et une partie néoformée et des unités de croissance entièrement néoformées (Sabatier, 1999).

3. La variation phénotypique

A. Définition

La variation phénotypique décrit la variation du phénotype d'une plante en fonction de facteurs endogènes et exogènes. Elle est le plus souvent étudiée à l'échelle inter-arbre en fonction du génotype et de facteurs environnementaux. Elle intègre aussi une composante ontogénique.

- La « variation phénotypique fixe » est d'origine endogène, indépendante de l'environnement. Elle est liée à l'évolution ontogénique de la plante (Bradshaw, 1965).
- La variation phénotypique est souvent étudiée en fonction de l'environnement (plasticité phénotypique) ou en fonction de facteurs génétiques. Mais une des causes de cette variation est aussi liée à l'évolution de la croissance et du développement de l'individu lui-même. C'est ce qu'on appelle le mouvement morphogénétique (Nozeran, 1978) ou mouvement ontogénique (Coleman *et al.*, 1994).
- La variation phénotypique résulte de facteurs environnementaux (la plasticité phénotypique) et de facteurs génétiques. La variabilité phénotypique représente l'ensemble des phénotypes possibles (observés ou pas) (Willmore *et al.*, 2007).

Dans cette thèse, nous avons considéré au maximum quatre génotypes différents et un facteur environnemental (la température).

B. La plasticité phénotypique

- La plasticité est mise en évidence par un génotype qui altère son expression en fonction de son environnement (Bradshaw, 1965).
- La plasticité phénotypique est définie par l'ensemble des phénotypes qu'un seul génotype est capable d'exprimer en fonction de son environnement (Nicotra *et al.*, 2010).

La plasticité phénotypique peut s'observer sur plusieurs caractères reliés aux processus de croissance et de développement.

- Chez les plantes, la plasticité caractérise l'influence de l'environnement sur la croissance et le développement (Sultan, 2000).
- La plasticité morphologique se rapporte à l'ajustement fonctionnel des plantes à des conditions environnementales : la taille de la feuille, la surface foliaire globale de la plante... (Sultan, 2000).
- La plasticité architecturale se rapporte aux variations de l'architecture des plantes en fonction de l'environnement par exemple à travers le nombre de branches sylleptiques vs. proleptiques (Sultan, 2000).
- La plasticité du développement varie entre les génotypes, populations ou espèces (Sultan, 2000).
- La plasticité du développement s'observe sur les traits liés au développement, comme l'âge à maturité (âge chronologique atteint par la plante quand elle fleurit) (Novoplansky, 2002).

C. Variation phénotypique à l'échelle intra-arbre

La variation phénotypique peut aussi s'observer à l'échelle intra-arbre. Dans ce cas, elle ne peut pas être d'origine génétique.

- L'instabilité développementale décrit les variations de phénotype intra-individuelles. On pense que cette instabilité est issue d'erreurs des processus développementaux (Willmore *et al.*, 2007).
- L'effet architectural définit la variation phénotypique due à des variations de la position de l'organe étudié inhérentes à l'architecture des plantes (Diggle, 1995).
- La contingence ontogénique définit le phénomène lors duquel le devenir d'un primordium dépend de où et quand il est mis en place et aussi des événements qui ont précédé cette mise en place durant l'ontogenèse de l'organisme (Diggle, 2003).

Dans cette thèse, l'origine de la variation phénotypique intra-arbre est étudiée à travers les facteurs architecturaux, aussi bien structurels (topologie, ex. position de l'organe) que temporels (timing de la mise en place de l'architecture, ex. date d'apparition de l'organe).

III. Le manguier

III. Le manguier

1. Généralités sur le manguier

Cette partie est consacrée à la connaissance générale du manguier et de sa biologie.

A. Taxinomie, origine et distribution

Le manguier (*Mangifera indica* L.) fait partie de la famille des Anacardiaceae qui comporte en grande partie des espèces tropicales comme l'anacardier et le pistachier (Bompard, 2009). Hormis les espèces fruitières, les espèces de cette famille produisent plusieurs types de matériaux comme le bois, les résines et les vernis. Cette famille est aussi très connue car plusieurs espèces, dont le manguier, provoquent des irritations de la peau et des réactions allergiques. Le genre *Mangifera* comporte 69 espèces. Le plus grand nombre d'espèces de ce genre est retrouvé en Malaisie (Bompard, 2009).

Cultivé depuis plus de 4000 ans (De Candolle, 1885), le manguier est probablement originaire de la région Indo-birmane (Bompard, 2009). Deux centres de domestication sont reconnus : l'un en Inde avec les mangues monoembryoniques et l'autre en Asie du sud-est (Indonésie, Philippines, Thaïlande) avec les mangues polyembryoniques (Iyer & Schnell, 2009).

B. Description botanique

Le manguier suit un modèle architectural de Scarrone, défini par un tronc monopodial orthotrope qui porte des étages de branches sympodiales orthotropes à sexualité terminale (Hallé *et al.*, 1978 ; Edelin, 1984 ; Barthélémy, 1988, Fig. III-1).

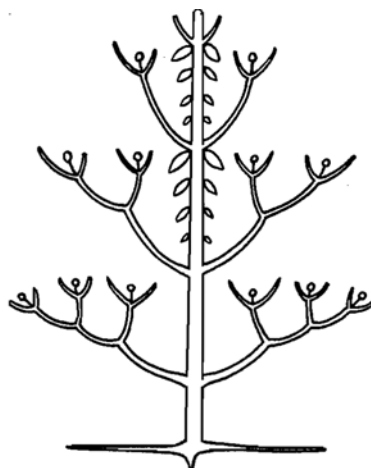


Figure III-1. Le modèle architectural de Scarrone (Edelin, 1984).

III. Le manguiier

L'arbre peut atteindre une hauteur de 40 m ou plus, et peut vivre plusieurs centaines d'années (Mukherjee & Litz, 2009).

La croissance du manguiier est rythmique. Les unités de croissance végétatives du manguiier portent des feuilles simples et alternées qui sont arrangées en spirale avec un indice de 2/5 (Goguey, 1995). La forme des feuilles varie beaucoup en fonction du cultivar (lancéolée, oblongue, ovale). Quand un bourgeon est induit végétativement, chaque primordium foliaire se développe en feuille et le méristème latéral associé à chaque feuille devient un bourgeon axillaire dormant (Fig. III-2 ; Davenport, 2009).

Les fleurs sont portées par des panicules pyramidales qui apparaissent en position terminale sur les pousses végétatives. Une panicule est une inflorescence définie qui est irrégulièrement ramifiée et où chaque ramification possède une fleur terminale. Ces unités de croissance génératives sont des unités de croissance végétatives modifiées où les primordia foliaires donnent des petites feuilles vestigiales et où les méristèmes latéraux se développent en structures florifères (Fig. III-2 ; Davenport, 2009). L'inflorescence peut mesurer jusqu'à 30 cm de long (Mukherjee & Litz, 2009) et sa forme est plus ou moins compacte en fonction de l'élongation des entre-nœuds qui est cultivar-dépendante. L'inflorescence de manguiier porte à la fois des fleurs mâles et des fleurs hermaphrodites (Bally, 2006). Une fleur termine toujours l'inflorescence, ce qui fait d'elle un organe éphémère qui disparaît de la structure de l'arbre après quelques semaines à quelques mois.

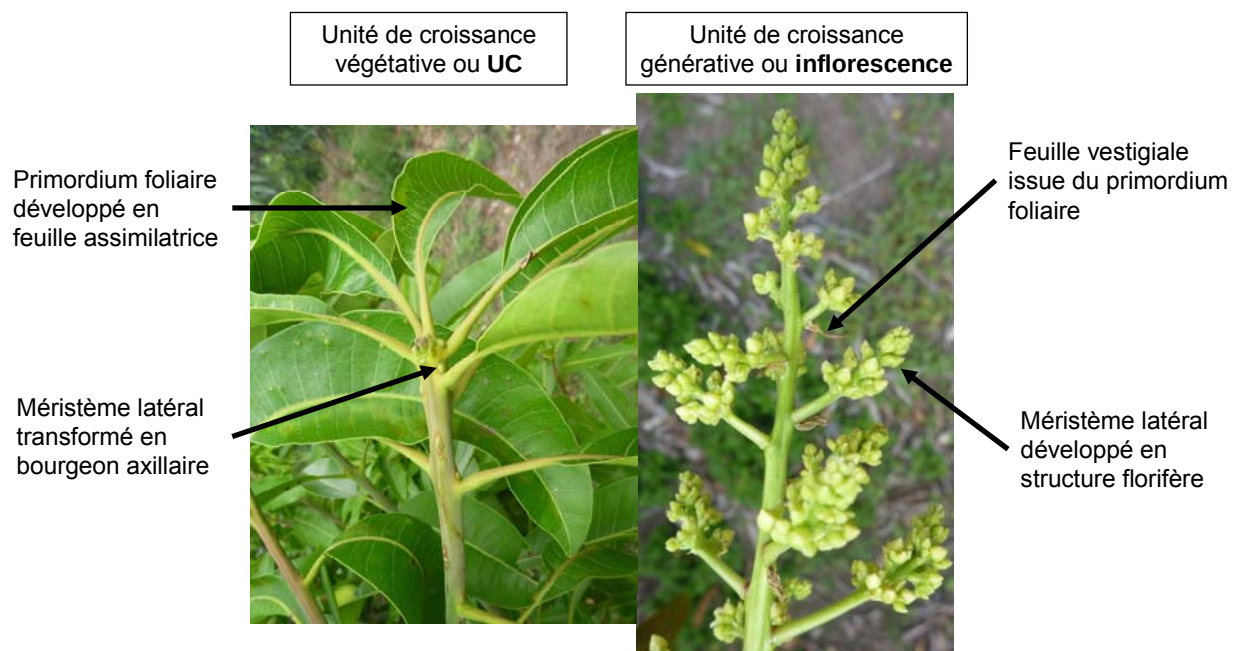


Figure III-2. Une même structure pour les unités de croissance végétative (UCs) et les unités de croissance génératives (inflorescences) du manguiier.

III. Le manguier

Dans cette thèse, les termes « UC » et « inflorescence » sont utilisés pour faire référence aux unités de croissance végétative et générative, respectivement (Fig. III-2).

Quand il y a développement à la fois des méristèmes latéraux et des primordia foliaires, différents types de pousses « transitoires » peuvent être mises en place : les pousses « mixtes » (structures florifères et feuilles développées aux mêmes noeuds), « chimériques » (structures florifères d'un côté de la pousse et feuilles de l'autre côté), de « transition végétative vers florifère » (feuilles à la base de la pousse et structures florifères au sommet) ou de transition « florifère vers végétative » (structures florifères à la base de la pousse et feuilles au sommet) (Fig. III-3).

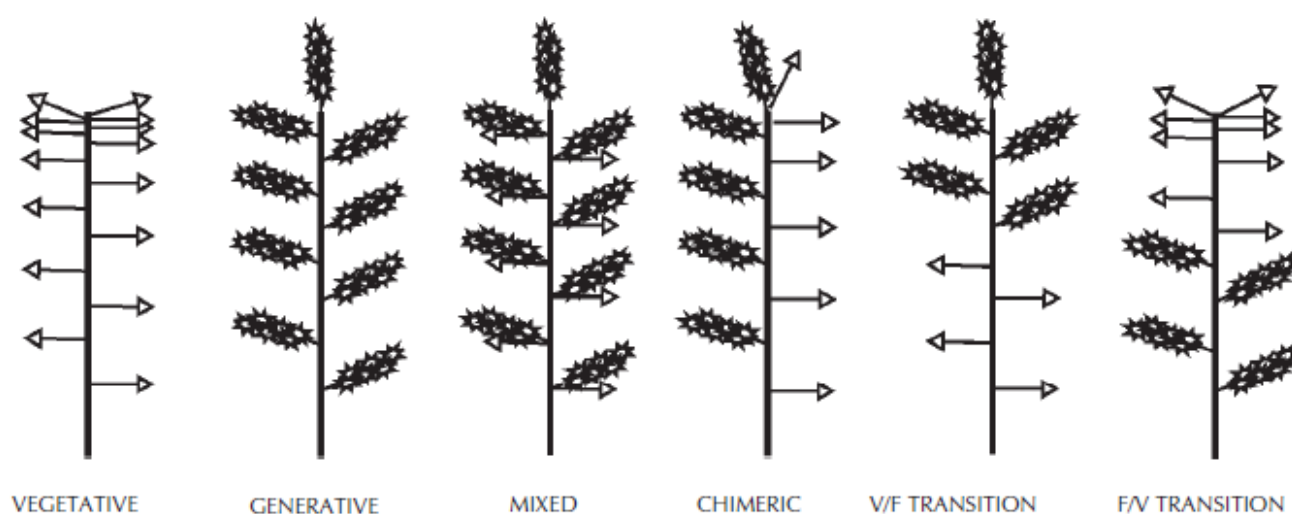


Figure III-3. Diagrammes des différents types de pousses du manguier. Les flèches représentent des feuilles et les formes épineuses représentent des structures florifères (Davenport, 2009).

Le fruit du manguier est une drupe. Sa forme et sa taille varient beaucoup (oblongue, ovale...) en fonction du cultivar. La longueur du fruit peut mesurer de 2.5 à 30 cm. La mangue est un fruit climactérique, c'est-à-dire que sa maturation est dépendante de l'éthylène et est associée avec une augmentation de la respiration cellulaire des tissus.

C. Déroulement temporel et topologie d'un cycle de croissance

Le cycle de croissance est défini par la succession des périodes de croissance végétative (croissance des UCs, VG, Fig. III-4B), florifère (floraison et croissance des inflorescences, Flo, Fig. III-4B) puis fructifère (croissance des fruits, Fr, Fig. III-4B). Une période de repos végétatif sépare les croissances végétative et florifère (VR, Fig. III-4B). Les croissances végétative et florifère se déroulent par vagues successives, ou « flushs », à partir de bourgeons apicaux ou latéraux (Davenport, 2009). Dans cette thèse, le terme flush est utilisé en référence à un épisode de croissance (niveau temporel). Pendant un cycle de croissance, il peut y avoir plusieurs flushs de croissance végétative et florifère. Par convention, on considérera qu'une pousse végétative met ou non en place une UC durant un flush déterminé.

La dernière UC mise en place pendant un cycle de croissance n est appelée l'UC ancêtre. Elle porte les UCs mises en place pendant le cycle de croissance $n+1$ qui sont appelées les UCs descendantes (Fig. III-4C).

La succession des UCs à l'intérieur d'un cycle de croissance forme des étages de croissance consécutifs (Figure III-4C). Par convention, l'étage 0 comprend l'UC qui est apparue au cycle de croissance précédent, *i.e.* l'UC ancêtre. Si on considère une succession de plusieurs UCs, une UC située sur un étage inférieur est apparue plus tôt dans le cycle de croissance qu'une UC située sur un étage supérieur. Les UCs d'un cycle de croissance sont généralement distribuées sur 1 ou 2 étages (maximum 5). Les UCs d'un même étage peuvent être apparues à des flushs différents, même si elles sont portées par la même UC.

III. Le manguiier

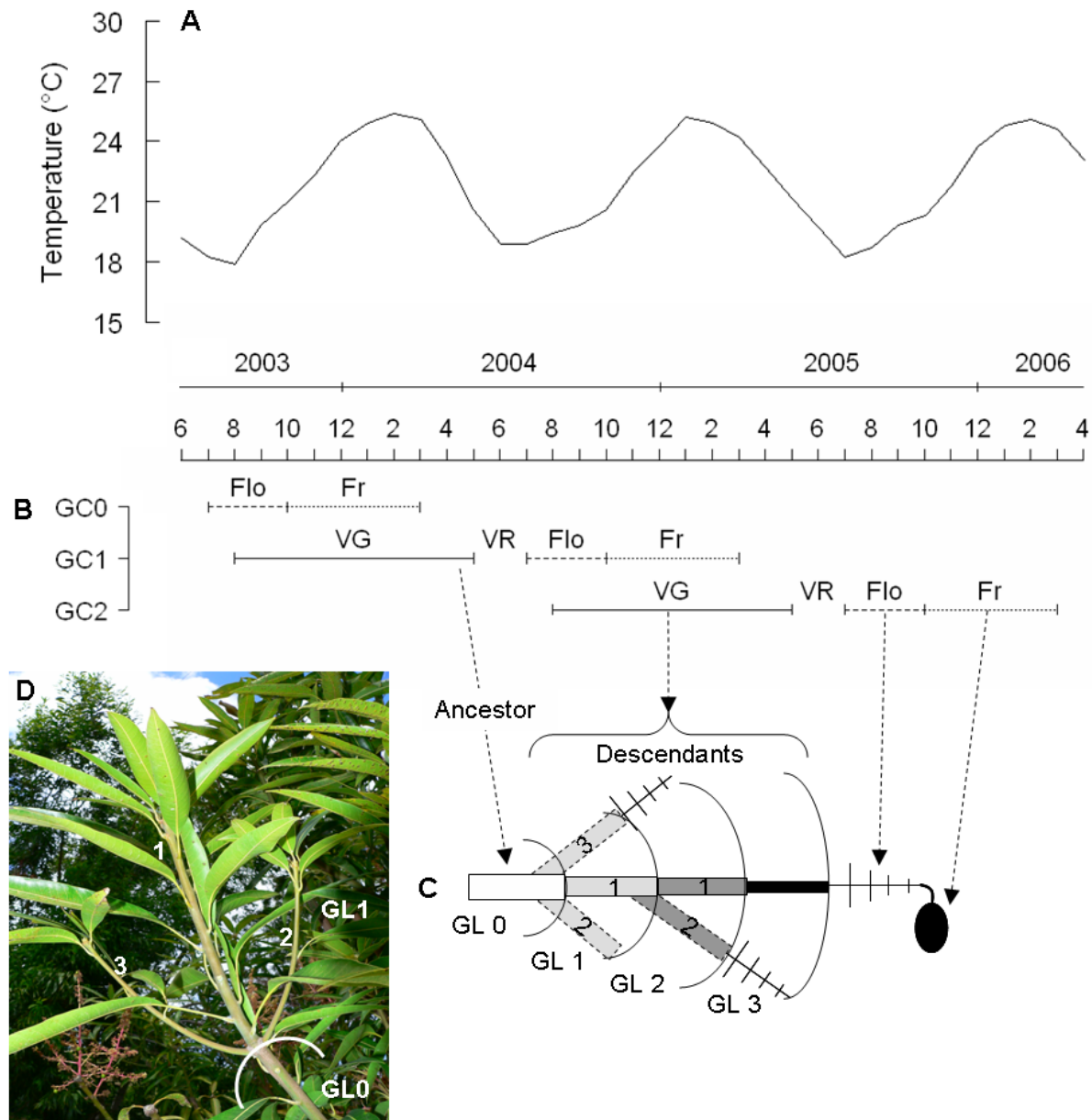


Figure III-4. (A) Températures moyennes mensuelles de juin 2003 à avril 2006 sur la parcelle expérimentale de Bassin Martin (280m d'altitude) localisée à Saint-Pierre, île de La Réunion. (B) Succession temporelle de trois cycles de croissance (GC, Growing Cycle : GC0, GC1, GC2). Chaque cycle de croissance est composé de la succession d'une période de croissance végétative (VG, Vegetative growth), d'une période de repos végétatif (VR, Vegetative Rest), d'une période de floraison (Flo) et d'une période de croissance des fruits (Fr). (C) Succession topologique et temporelle d'un cycle de croissance (GC2). Les rectangles représentent des UCs et les symboles en forme d'arête représentent des inflorescences. Une UC peut être en position apicale (trait plein) ou latérale (pointillé) par rapport à son UC porteuse. Le dégradé de gris représente des flushs consécutifs : gris clair pour flush précoce et gris foncé pour flush tardif dans le cycle de croissance. Les étages de croissance (GL, Growth Level) sont représentés par des arcs de cercle. Sur cette représentation, les UCs sont synchrones à l'intérieur de chaque étage car elles sont apparues aux mêmes flushs. (D) Photographie d'UCs de manguiier montrant une UC ancêtre (GL0), et trois descendants, un apical (1) et deux latérales (2, 3) situés sur le premier étage de croissance (GL1). (D'après Dambreville *et al.*, 2012b).

D. Description des stades de développement

a. Stades de développement végétatifs

Stade A : repos végétatif, bourgeons non gonflés	
 Stade B1 - Bourgeon gonflé sans ouverture des écailles	 Stade B2 - Début d'ouverture du bourgeon - Feuilles resserrées
 Stade C - Ouverture du bourgeon - Axe principal non visible - Écartement des feuilles de l'axe principal	 Stade D - Axe principal visible - Déploiement des feuilles - Pétioles orientés à environ 45° - Limbes pliés au niveau de la nervure centrale.
 Stade E - Pétioles orientés à environ 90° par rapport à la verticale - Limbes à demi ouverts - Début du retournement des limbes	 Stade F - Pétioles orientés à environ 135° - Limbes totalement ouverts - Limbes retombant
 Stade G - Pétioles orientés à environ 90° - Durcissement, décoloration et remontée des feuilles	 Stade H - UC mature - Pétioles orientés à environ 45-60° - Limbes durs et verts foncés, axes des nervures bien marquées

Figure III-5. Stades de développement végétatifs adaptés par F. Normand à partir des travaux de Aubert & Lossois (1972) (Photos : F. Normand).

III. Le manguier

b. Stades de développement reproducteurs

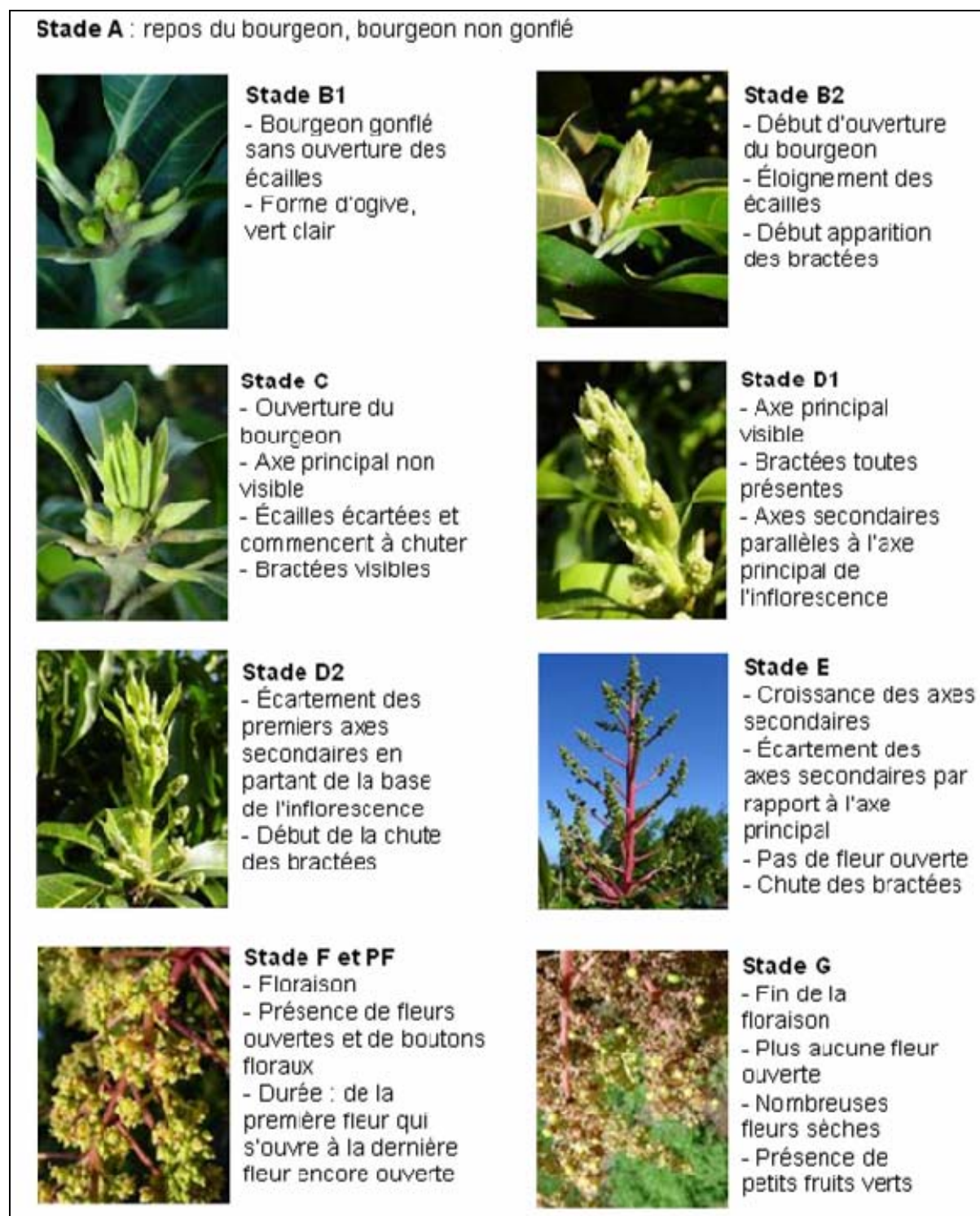


Figure III-6. Stades de développement reproducteurs adaptés par F. Normand à partir des travaux de Aubert & Lossois (1972) (Photos : F. Normand).

III. Le manguiier

E. Les problèmes liés à la culture du manguiier

Le développement du manguiier est caractérisé par la présence d'asynchronismes phénologiques entraînent un étalement dans le temps des stades phénologiques. Cet étalement pose plusieurs problèmes liés à la protection phytosanitaire des cultures (nécessité de protéger les stades sensibles aux bio-agresseurs grâce à des pesticides à plusieurs reprises au cours de l'année car ils sont asynchrones entre les arbres et sur le même arbre), à la qualité du fruit (la maturation des fruits est asynchrone entre les arbres et sur le même arbre), ou encore à l'économie (nécessité de plus de main d'œuvre).

En plus des asynchronismes phénologiques inter-arbres et intra-arbres, la culture de la mangue doit faire face à plusieurs problèmes parmi lesquels l'alternance de la floraison et de la fructification. Ce phénomène caractérise la tendance à ne produire des fleurs et des fruits qu'une année sur deux. A l'opposé de l'année « on », on appelle l'année « off » l'année caractérisée par une faible production de fleurs et de fruits.

Le manguiier est sensible à plusieurs types de bio-agresseurs parmi lesquels : l'anthracnose (champignon), la bactériose (bactérie), les cécidomyies des feuilles et des fleurs, les cochenilles, les mouches des fruits, les thrips (insectes).

Plusieurs problèmes peuvent résulter d'une croissance des arbres en environnement défavorable. Par exemple, un apport brutal d'eau peut entraîner un éclatement des fruits.

Tous ces problèmes de culture dépendent beaucoup de la sensibilité de chaque cultivar.

2. État de l'art de la recherche sur le manguier au plan international

Beaucoup de thématiques ont été travaillées sur le manguier. Cette partie bibliographique présente uniquement les travaux relatifs aux thèmes développés dans cette thèse : l'influence de facteurs endogènes et exogènes sur le développement et la croissance du manguier. Comme les organes étudiés dans cette thèse sont les axes des UCs, les feuilles et les inflorescences, cette partie se rapporte surtout à la croissance végétative et à la floraison mais la fructification y est aussi détaillée dans un troisième temps.

A. Régulation du développement et de la croissance végétative

Dans cette thèse, le développement végétatif fait référence à des caractéristiques discrètes observées lors de la mise en place des UCs (ex. l'occurrence de débourrement, le nombre d'UCs, le flush, le stade de développement végétatif). Ce sont des caractéristiques qualitatives, quantitatives discrètes et temporelles. Le développement végétatif est sous la dépendance de facteurs endogènes et exogènes.

Régulation du développement végétatif par des facteurs endogènes

Influence de l'âge :

- Le nombre et la fréquence des flushs varient en fonction du cultivar, de l'âge des arbres (Chacko, 1986).
- La fréquence des flushs diminue quand l'arbre vieillit (Davenport, 2009).

Influence de la croissance végétative :

- Il existe une relation de type logarithmique entre le nombre de points de branchement de l'arbre (x) et la surface de la section transversale (cross-sectional area) du tronc ou des branches porteuses (y) (Oosthuyse & Jacobs, 1995).
- La probabilité de débourrer et le nombre de pousses produites augmente avec le nombre de flushs végétatifs du cycle de croissance précédent (Issarakraisila *et al.*, 1997).
- Le développement des UCs de manguier a lieu généralement un mois sur deux (Anwar *et al.*, 2011).

Influence de la reproduction :

- Le nombre et la fréquence des flushs varient en fonction du nombre de fruits portés par l'arbre durant le cycle précédent (Chacko, 1986).
- La présence d'une inflorescence ou d'un fruit inhibe l'occurrence d'un flush végétatif (Issarakraisila *et al.*, 1991).

Régulation du développement végétatif par des facteurs exogènes

Influence de la température :

- Le nombre et la fréquence des flushs varient en fonction du climat (Chacko, 1986).
- Le nombre de feuilles d'une UC dépend de la température pendant la phase d'initiation et augmente avec la température (Whiley *et al.*, 1989). Néanmoins, des feuilles additionnelles peuvent apparaître suite à un regain d'activité du méristème apical (Davenport, 2009).
- Le nombre de flushs végétatifs d'un arbre augmente avec la température (à 30/25°C comparé à 25/20°C et 20/15°C) (Whiley *et al.*, 1991).
- L'occurrence d'un flush végétatif est stimulée par des températures chaudes, au-dessus de 15°C (Whiley *et al.*, 1989 ; Issarakraisila *et al.*, 1991 ; 1997).

Influence de la photopériode :

- « L'induction végétative » ne dépend pas de la photopériode (Núñez-Elisea & Davenport, 1995 ; Davenport, 2009).

Influence de la disponibilité en eau :

- Le stress hydrique diminue la fréquence d'émergence des flushs végétatifs (Tahir *et al.*, 2003).
- Le stress hydrique inhibe l'initiation des pousses par son impact direct sur la division et l'élongation cellulaire (Davenport, 2009).

Dans cette thèse, la croissance végétative fait référence à l'extension des UCs, *i.e.* à une évolution continue de certaines caractéristiques lors de la mise en place des UCs. La croissance peut être étudiée à travers la durée de la phase de croissance, la vitesse de croissance et la taille des organes. Elle est sous la dépendance de facteurs endogènes et exogènes.

Régulation de la croissance végétative par des facteurs endogènes

Influence de l'alternance:

- Les arbres alternant qui sont en année « off » durant le cycle de croissance n produisent des pousses végétatives qui sont plus longues, qui ont plus de feuilles, avec des surfaces foliaires individuelles plus importantes durant le cycle de croissance $n+1$ (Shaban, 2009).

Influence de la position de la feuille et de celle de l'UC :

- La taille finale de la feuille dépend de sa position le long de l'axe végétatif (Taylor, 1970).
- La longueur de l'axe des UCs, leur surface foliaire totale et la densité de branchement sont plus élevées pour les UCs en position apicales que pour les UCs en position latérale (Normand *et al.*, 2009).

Influence du nombre de cellules :

- La croissance des feuilles individuelles du manguier est due dans un premier temps à la division cellulaire (jusqu'à la moitié de la taille finale de la feuille), puis à l'élongation des cellules (Taylor, 1970).
- Les différences de taille finale des feuilles sont déterminées par des différences en nombre de cellules et non en taille des cellules (Taylor, 1970).

Régulation de la croissance végétative par des facteurs exogènes

Influence de la température :

- L'optimum de température pour la croissance du manguier semble être entre 19.5 et 28.8°C (Chacko, 1986).
- Une température de 25°C est favorable à la croissance des pousses (plus longues avec une surface foliaire totale plus grande) alors que des températures de 32°C et de 18°C diminuent leur croissance (Parisot, 1988).
- La durée de la phase de croissance augmente avec la diminution des températures (Parisot, 1988).
- Une diminution des températures pendant la croissance d'une pousse végétative donne naissance à une inflorescence mixte avec des feuilles à la base et des fleurs au sommet (Batten & McConchie, 1995).

Influence de la photopériode :

- Il y a un manque d'information sur l'influence de la photopériode et de la thermopériode sur la croissance végétative du manguier. Néanmoins, les manguiers répondent plus aux variations de la température qu'aux variations de la photopériode (Chacko, 1986).

Influence de la lumière :

- Une intensité lumineuse élevée entraîne une augmentation de la longueur et de la surface foliaire totale de la pousse (Parisot, 1988).
- Une feuille de manguier située à l'ombre a un ratio masse/surface plus faible qu'une feuille située à la lumière (Léchaudel & Joas, 2007).

Influence de la disponibilité en eau :

- Le stress hydrique diminue la longueur des pousses, leur poids frais et sec, et leur nombre de feuilles (Tahir *et al.*, 2003).

B. Régulation du développement et de la croissance florifère

Dans cette thèse, le développement florifère fait référence à des caractéristiques discrètes observées lors de la mise en place des inflorescences (ex. l'occurrence de la floraison, le nombre d'inflorescences, la date de floraison, le stade de développement reproducteur). Ce sont des caractéristiques qualitatives, quantitatives discrètes et temporelles. Le développement florifère dépend de facteurs endogènes et exogènes.

Régulation du développement florifère par des facteurs endogènes

Influence de l'âge de l'UC :

- L'âge du dernier flush végétatif influence la floraison : une pousse plus âgée a une plus forte probabilité de floraison (Van der Meulen *et al.*, 1971).
- En absence de températures froides, les pousses doivent avoir un arrêt de croissance de 4 à 5 mois avant de pouvoir fleurir (Ramírez *et al.*, 2010b).
- Les pousses les plus âgées produisent plus d'inflorescences (Scholefield *et al.*, 1986 ; Davenport, 2000).

Influence du cultivar :

- La date de la floraison varie beaucoup selon les cultivars (Whiley *et al.*, 1989 ; Chaikiattiyos *et al.*, 1994 ; Ramírez & Davenport, 2012).

III. Le manguier

Influence de la croissance végétative :

- Une croissance végétative retardée (due par exemple à la présence de fruits) peut réduire le potentiel de floraison des UCs (Singh, 1960 ; 1972 ; Monselise & Goldschmidt, 1982).
- Une forte activité végétative est antagoniste de l'initiation de la floraison qui a lieu en fin du cycle de croissance (Chacko, 1986).
- Néanmoins, la probabilité de fleurir augmente si il y a eu au moins un flush végétatif pendant le cycle de croissance (Issarakraisila *et al.*, 1997).

Influence de la position de l'UC :

- La probabilité de fleurir est plus forte pour les UCs en position apicale comparé aux UCs en position latérale (Normand *et al.*, 2009).

Influence du diamètre de l'UC :

- Il existe une relation quadratique entre la probabilité de fleurir et le diamètre des UCs (Normand *et al.*, 2009).

Influence des hormones :

- L'auxine a un effet négatif sur l'initiation (Davenport, 2009 ; Ramírez & Davenport, 2012).
- Les cytokinines jouent probablement un rôle dans la floraison du manguier à travers la stimulation de l'initiation (Davenport, 2009 ; Ramírez & Davenport, 2012).
- L'effet de l'éthylène sur la floraison du manguier s'effectue probablement à travers une inhibition du transport d'auxine des feuilles vers les bourgeons (Davenport, 2009 ; Ramírez & Davenport, 2012).
- Les gibbérellines inhibent la floraison du manguier (Davenport & Núñez-Elisea, 1997 ; Ramírez & Davenport, 2012).

Régulation du développement florifère par des facteurs exogènes

Influence de la température :

- Plus la température diminue (19/13°C comparé à 25/19°C et 31/25°C, température jour/nuit), plus il y a d'inflorescences (nombre de bourgeons latéraux induits) (Shu & Sheen, 1987).
- La date de floraison du manguier est très fortement influencée par la température (Chacko, 1986). En effet, de faibles températures stimulent la floraison (Dutcher & Valmayor, 1974 ; Joubert *et al.*, 1993).
- La floraison a lieu quand les températures mensuelles moyennes sont entre 12 et 17°C (Issarakraisila *et al.*, 1997), et quand les températures journalières sont en dessous de 20°C (le jour) et 15°C (la nuit) (Whiley, 1992).

Influence de la photopériode :

- L'induction florale ne dépend pas de la photopériode (Núñez-Elisea & Davenport, 1995).

Influence de la disponibilité en eau :

- La floraison du manguier nécessite une période de repos végétatif qui peut être induite par un manque d'eau ou des températures froides (Chacko, 1986).
- Le stress hydrique ne peut pas induire la floraison (Whiley, 1992).
- Les températures basses stimulent l'induction florale du manguier, alors que le stress hydrique stimule le développement des bourgeons floraux induits (Núñez-Elisea & Davenport, 1994).

III. Le manguier

- L'intensité de la floraison est corrélée négativement à la teneur relative en eau de la pousse et au potentiel hydrique du xylème des feuilles (Pongsomboon *et al.*, 1997).

- Le stress hydrique est responsable de l'inhibition de la croissance végétative, ce qui permet de maintenir les arbres au repos pour que les pousses aient l'âge suffisant pour fleurir (Ramírez & Davenport, 2010; Ramírez *et al.*, 2010a, b ; Ramírez & Davenport, 2012).

Influence de la nutrition :

- A part dans les conditions de carence ou d'excès extrêmes, la nutrition ne joue probablement pas un rôle clé dans la floraison (Kulkarni, 2004).

Il existe plusieurs modèles conceptuels de la floraison du manguier.

Chacko (1991) a proposé un modèle basé sur les ressources carbonées et les relations sources-puits. En effet, les organes en croissance (feuille, inflorescence, fruit), qui sont des puits, agissent comme inhibiteurs de la floraison à travers une utilisation des ressources destinées aux méristèmes terminaux. Dans ce modèle, les conditions environnementales (stress hydrique, températures fraîches, inondations...) agissent comme inhibiteurs de la croissance résultant en une réorientation des ressources vers les méristèmes terminaux induisant la floraison.

Kulkarni (1991) a proposé un modèle hormonal basé sur un promoteur floral synthétisé dans les feuilles et un inhibiteur floral synthétisé dans les feuilles et les fruits. Ces deux promoteurs couplés à l'activité du bourgeon (un bourgeon qui est resté dormant durant le cycle de croissance ne fleurira pas) sont présentés comme les trois facteurs interagissant sur la floraison du manguier (« tri-factor hormonal theory »).

Davenport (1993) a proposé un modèle conceptuel global de la floraison du manguier. Ce modèle est basé à la fois sur les ressources carbonées et les hormones. Il intègre l'influence de facteurs exogènes et endogènes sur toutes les étapes du développement florifère (Fig. III-7). J'ai choisi de détailler plus spécifiquement ce modèle car il est le plus intégrateur.

III. Le manguier

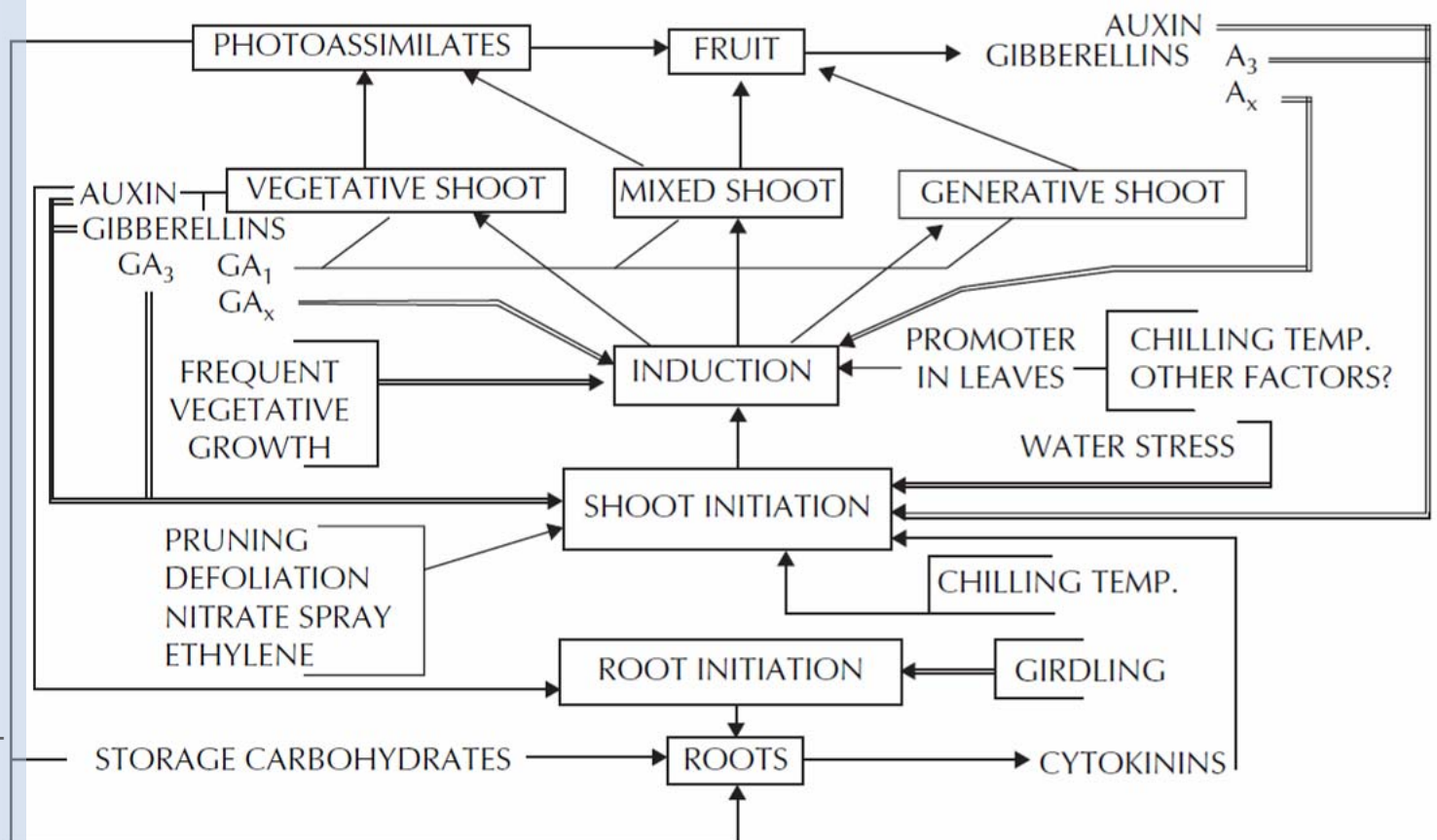


Figure III-7. Modèle conceptuel global de la floraison du manguier. Ce modèle résume les rôles des facteurs exogènes et endogènes dans l'initiation de la croissance de la pousse (shoot initiation) et dans la détermination du devenir végétatif ou reproductif de cette croissance (induction). Les lignes simples montrent un effet positif alors que les doubles lignes montrent un effet inhibiteur (Davenport, 2007).

Le modèle conceptuel global de la floraison

Initiation du développement :

- Chez le manguier, l'initiation de la pousse implique probablement un ratio cytokinines/auxine. Une augmentation de ce ratio entraîne le débourrement du bourgeon (Davenport, 2007).
- Le stress hydrique inhibe l'initiation probablement en diminuant la translocation des cytokinines des racines vers les pousses (Davenport, 2009).
- D'autres facteurs comme la taille, les sprays d'azote foliaire et l'éthylène stimulent aussi l'initiation (Davenport, 2007).

Induction :

- Le devenir végétatif ou reproducteur d'un bourgeon n'est pas fixé jusqu'à ce que sa croissance soit initiée (Reece *et al.*, 1946 ; 1949 ; Núñez-Elisea & Davenport, 1992 ; Núñez-Elisea *et al.*, 1996).
- Le signal inductif peut passer de végétatif à florifère à cause de changements des températures pendant la croissance de la pousse, donnant naissance à une pousse mixte (Batten & McConchie, 1995; Núñez-Elisea *et al.*, 1996).
- Ce type d'induction diffère des arbres fruitiers tempérés pour lesquels le bourgeon floral devient dormant pour l'hiver avant de débourrer au printemps, c'est-à-dire que l'induction florale a lieu l'année précédente et non avant le débourrement (Davenport, 2007).

III. Le manguier

Le promoteur végétatif :

- Le promoteur végétatif (VP) est le signal qui induit la différenciation des primordium foliaires en feuilles.
- Le VP est présent dans les feuilles des jeunes pousses et disparaît ensuite avec l'âge de la pousse (Núñez-Elisea & Davenport, 1995; Davenport, 2003 ; 2009).
- Le VP est soit une gibbérelline, soit associé de près à la voie de synthèse des gibbérellines (Chacko, 1991 ; Kulkarni, 1991 ; Davenport, 2007, 2009).
- En effet, un inhibiteur de biosynthèse des gibbérellines, le paclobutrazol, stimule une floraison précoce et intense (Blaikie & Kulkarni, 2000).

Le promoteur florigénique :

- Il existe un stimulus floral transmissible par greffage qui est produit dans les feuilles et est transporté ensuite aux bourgeons pour stimuler le développement floral (Chailakhyan, 1936 ; Chacko, 1986).
- Le promoteur florigénique (FP) est le signal responsable de l'activation du développement des méristèmes latéraux pour former les axes secondaires, tertiaires et quaternaires de l'inflorescence. Chez le manguier, le FP est synthétisé par les feuilles durant une exposition à des températures fraîches (Reece *et al.*, 1946, 1949; Singh & Singh, 1956; Singh, 1959, Núñez-Elisea & Davenport, 1992; Davenport *et al.*, 2006).
- Le FP est régulé à un faible niveau constant quand les températures sont chaudes (Davenport, 2000).
- Le FP peut être transporté sur de longues distances (plus de 100 cm) (Davenport *et al.*, 2006).
- Le FP se déplace jusqu'au bourgeon via le phloème grâce aux sucres produits par la photosynthèse de la feuille source (Kulkarni, 1991 ; Davenport, 2007).
- Comme pour beaucoup d'autres espèces, le gène MiFT (FLOWERING LOCUS T-like isolated from mango) est un facteur clé de la floraison du manguier (Nakagawa *et al.*, 2012).

Le ratio VP / FP :

- Le ratio VP / FP est probablement responsable de l'induction végétative ou reproductive du manguier (Davenport, 2009).
- Beaucoup de FP par rapport au VP induit une pousse reproductive, peu de FP par rapport au VP induit la formation d'une pousse végétative et un ratio intermédiaire de FP et VP doit être responsable de la formation de pousses mixtes (Davenport & Núñez-Elisea, 1997; Davenport, 2000).
- En zone subtropicale la floraison est stimulée par des températures froides (augmentation de FP). En zone tropicale, la température descend rarement en dessous de 18°C. Le niveau de FP est donc maintenu à un faible niveau constant et c'est surtout l'âge du dernier flush végétatif qui détermine la floraison (Davenport, 2000 ; 2003 ; Ramírez & Davenport, 2010).

Dans cette thèse, la croissance florifère fait référence à l'extension de l'axe principal des inflorescences. Elle peut être étudiée à travers la durée de la phase de croissance, la vitesse de croissance et la taille de l'inflorescence. Comme pour le développement florifère, la croissance de l'inflorescence dépend de facteurs endogènes et exogènes.

Régulation de la croissance florifère par des facteurs endogènes

Influence de la croissance végétative :

- La taille de l'inflorescence augmente avec le nombre de flushs végétatifs qu'il y a eu pendant le cycle de croissance (Issarakraisila *et al.*, 1997).

Influence de l'alternance :

- La longueur de l'inflorescence et le pourcentage de fleurs hermaphrodites est plus important pour les arbres alternant qui sont en année « on », de forte production (Shaban, 2009).

Influence de la position de l'inflorescence :

- Les bourgeons apicaux donnent des inflorescences qui ont plus de nœuds, avec des axes secondaires plus développés que les bourgeons latéraux (Reece *et al.*, 1949).

- Les inflorescences en position terminale sont plus longues que celles en position latérale (Joubert *et al.*, 1993).

Régulation de la croissance florifère par des facteurs exogènes

Influence de la température :

- Des températures chaudes (25/15°C et 30/20°C comparé à 15/5°C et 20/10°C, jour/nuit) diminuent la durée de croissance des inflorescences (Sukhvibul *et al.*, 1999a) et la durée de l'anthèse (Sukhvibul *et al.*, 1999b).

- Il existe une relation directe positive entre la température et la largeur des inflorescences mais pas de relation avec la longueur des inflorescences ou le diamètre moyen du rachis (Sukhvibul *et al.*, 1999a).

C. Régulation du développement et de la croissance fructifère

Le développement fructifère (ex. l'occurrence de la nouaison, le nombre de fruits par inflorescence, la date de récolte) dépend de facteurs endogènes et exogènes.

Régulation du développement fructifère par des facteurs endogènes

Influence du cultivar :

- Le nombre final de fruits par inflorescence dépend du cultivar (Roemer *et al.*, 2008).

Influence de la croissance végétative :

- La forte chute des jeunes fruits est probablement due à une compétition trophique entre les fruits en croissance et la croissance végétative, et entre les jeunes fruits (Chacko *et al.*, 1969).

- La probabilité qu'a une UC terminale de porter des fruits et le nombre des fruits portés augmentent avec le nombre d'UCs en position terminale dans l'arbre (Oosthuyse & Jacobs, 1995).

- Les axes végétatifs composés de deux ou trois flushs ont un plus fort pourcentage de nouaison comparés aux axes végétatifs où il n'y a eu qu'un seul flush (Issarakraisila *et al.*, 1997).

Influence de la reproduction :

- La date et l'intensité de la floraison déterminent quand et quelle quantité de fruits sera produite (Davenport, 2009). Dans des conditions de croissance favorables, une floraison intense et précoce donnera une récolte plus importante et plus précoce qu'une floraison faible et tardive.

Influence de l'alternance :

- Le développement fructifère requiert la présence de photoassimilats mais dépend aussi de la quantité de réserves de l'arbre. Une forte utilisation des réserves carbonées par le développement du fruit pendant les années « on » peut mener à une diminution de la croissance végétative et de la fructification l'année suivante, résultant en une année « off » (Chacko *et al.*, 1982 ; Reddy & Singh, 1991; Davie & Stassen, 1996).

- Le nombre de fruits par inflorescence est plus important pour les arbres alternant qui sont en année « on » (Shaban, 2009).

Influence de la position de l'UC :

- La probabilité de fructifier est plus forte pour les UCs en position apicale comparé aux UCs en position latérale (Normand *et al.*, 2009).

- La probabilité de fructification est corrélée positivement au diamètre de l'UC qui porte l'inflorescence (Normand *et al.*, 2009).

Régulation du développement fructifère par des facteurs exogènes**Influence de la température :**

- Des températures faibles (20/10°C jour/nuit) après la pollinisation augmentent le pourcentage de fruits stenospermocarpiques (petits fruits sans noyau) (Sukhvibul *et al.*, 2005).

- Une température de l'air supérieure à 30°C et une température du fruit supérieure à 35°C lors du début de la croissance des fruits augmentent la chute des jeunes fruits (Roemer *et al.*, 2008).

Influence de la disponibilité en eau :

- Un stress hydrique durant les premiers stades du développement des fruits augmente l'intensité de la chute des jeunes fruits (Spreer *et al.*, 2007).

- Une humidité relative entre 60 et 70% au début de la croissance des fruits augmente la chute prématurée des fruits (Roemer *et al.*, 2008).

- Un stress hydrique durant le développement des jeunes fruits affecte beaucoup le rendement. Une irrigation durant cette période augmente le nombre final de fruits par inflorescence (Roemer, 2011).

Influence du vent :

- Les vents chauds et secs augmentent la chute des jeunes fruits (Roemer, 2011).

III. Le manguier

La croissance de la mangue est sous l'influence de facteurs endogènes et exogènes.

Régulation de la croissance de la mangue par des facteurs endogènes

Influence de la croissance végétative :

- Il existe une relation positive entre la circonférence du tronc et la charge en fruits de l'arbre (Stassen *et al.*, 2000).
- La taille de la mangue est plus petite quand le ratio feuille/fruit est faible (10 feuilles par fruit comparé à 100 feuilles par fruit) (Léchaudel & Joas, 2006).

Influence de l'alternance :

- Le poids individuel des fruits est plus important pour les arbres alternants qui sont en année « off » (Shaban, 2009).

Influence des hormones :

- La vitesse de croissance maximale du fruit est corrélée avec un pic d'auxine dans le noyau (Davenport, 2009).
- Comme pour les auxines, il y a aussi un pic de production des gibbérellines, particulièrement dans les noyaux, pendant la croissance du fruit (Davenport, 2009).

Régulation de la croissance de la mangue par des facteurs exogènes

Influence de la température :

- Une augmentation de la température entraîne une augmentation de la vitesse de croissance du fruit (Léchaudel *et al.*, 2005).

Influence de la lumière :

- Le manque de lumière entraîne une diminution de la taille du fruit et de sa teneur en matière sèche (Léchaudel & Joas, 2007).

Influence de la disponibilité en eau :

- Une coupure de l'irrigation qui intervient tôt dans la croissance du fruit diminue la taille finale du fruit à travers un effet sur le nombre de cellule. Une coupure qui intervient à partir de la fin de la 1^{ère} moitié de la période de croissance du fruit diminue la taille finale du fruit à travers un effet sur la taille des cellules (Léchaudel & Joas, 2007).

IV. Contexte de l'étude

IV. Contexte de l'étude

1. La culture du manguiier à La Réunion

A. Les conditions naturelles

L'île de la Réunion se situe au Nord du tropique du Capricorne ($21^{\circ}10' S$, $55^{\circ}50' E$). Du fait du relief accentué de l'île, il y existe une forte variabilité thermique et pluviométrique (Fig. IV-1). Le gradient thermique fluctue en fonction de l'altitude entre $-0.7^{\circ}C$ et $-0.8^{\circ}C$ par 100 mètres. En conséquence, son climat est tropical au niveau de la mer alors qu'il est plus de type tempéré dans les hautes altitudes (Chopart *et al.*, 2002). Cette forte variabilité des températures sur de faibles distances représente un atout considérable pour l'étude de l'effet des variations thermiques sur la végétation.

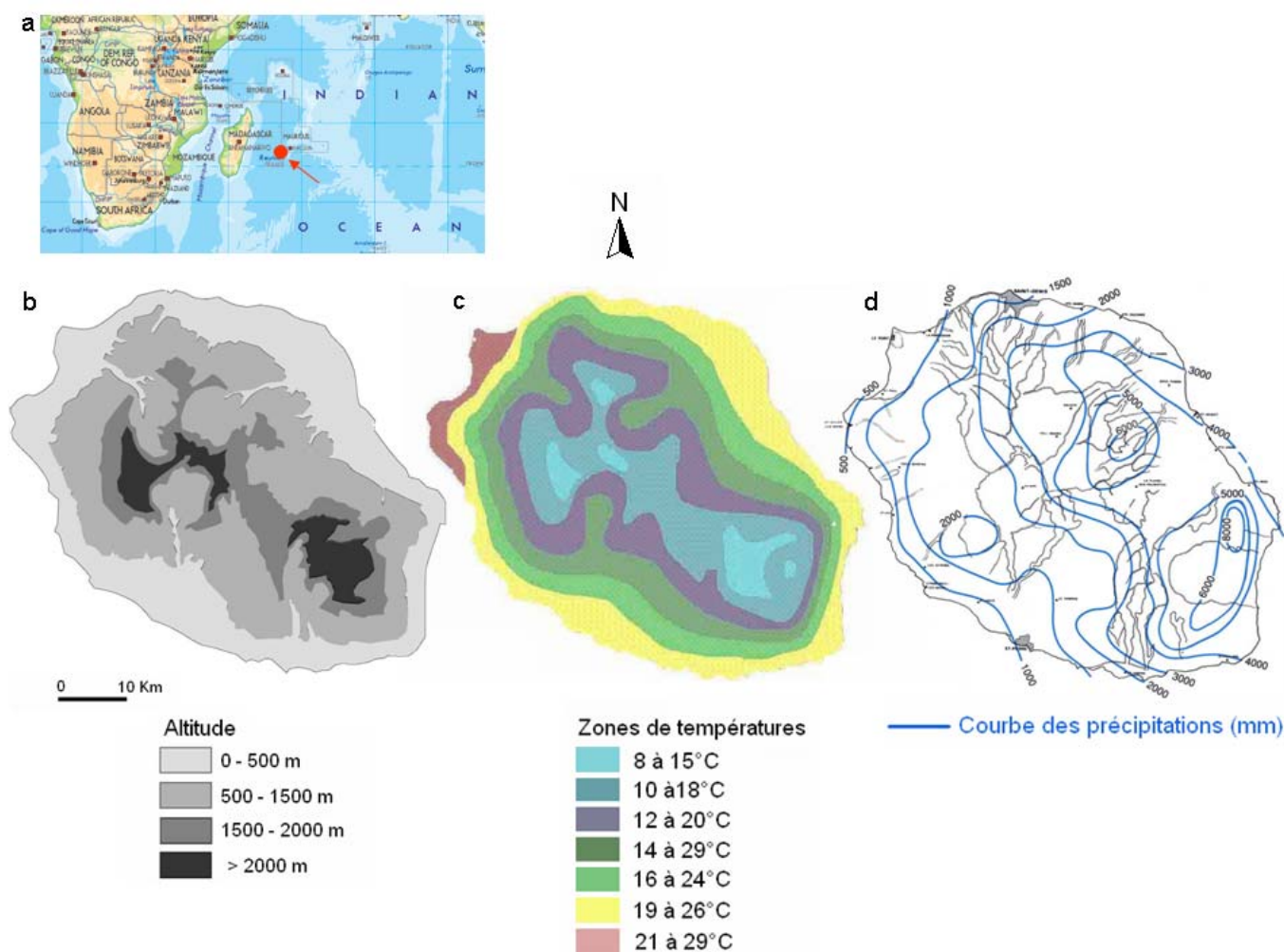


Figure IV-1. Cartes présentant (a) la localisation de La Réunion dans l'Océan Indien ainsi que quelques caractéristiques de température et précipitation de l'île : (b) le gradient altitudinal, (c) le gradient thermique moyen, et (d) le gradient pluviométrique. Adapté de Raunet (1991).

IV. Contexte de l'étude

Coté pluviométrie, il existe deux saisons marquées à La Réunion (Fig. IV-2): la saison 'des pluies' (de janvier à mars) et la saison 'sèche' (de mai à novembre). Avril et décembre sont des mois de transition. Néanmoins, il existe une grande dissymétrie entre l'ouest où les précipitations sont peu abondantes et l'est où il peut pleuvoir jusqu'à 10 mètres par an. Même en saison 'sèche', les précipitations peuvent rester importantes sur l'est de l'île.

Coté températures, elles demeurent douces tout au long de l'année à basse altitude, même pendant la saison fraîche de l'hiver austral (de mai à octobre). La saison chaude de l'été austral s'étend de novembre à avril (Fig. IV-2).

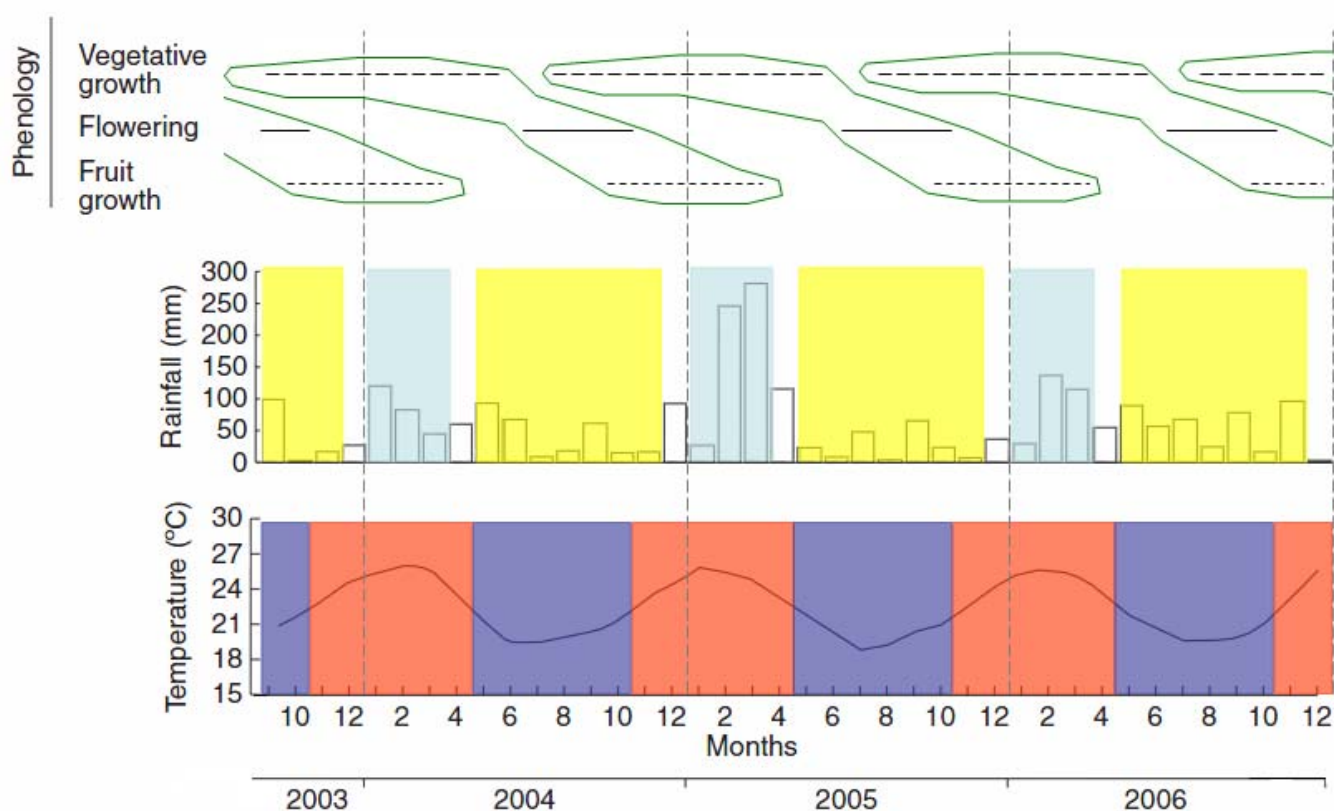


Figure IV-2. Évolution de septembre 2003 à décembre 2006 des températures moyennes mensuelles (zone rouge : saison chaude, zone bleue : saison froide), des précipitations mensuelles (zone jaune : saison 'sèche', zone bleue : saison 'des pluies'), et de la phénologie du manguiers (une ellipse verte correspond à un cycle de croissance) dans le verger de Bassin Martin localisé à 280m d'altitude à Saint-Pierre dans le sud de l'île. Adapté de Normand *et al.* (2009).

B. Les zones de culture de la mangue

Deux conditions fixent les principales zones de production de mangue à La Réunion. La première condition est la température qui ne doit pas être trop basse. En effet, en période de floraison, les températures minimales doivent être supérieures à 15°C pour que le tube

IV. Contexte de l'étude

pollinique puisse germer dans de bonnes conditions. Afin de se situer en zone de température optimale, la majorité des vergers se situe donc en dessous de 500m d'altitude. La deuxième condition est la pluviométrie qui ne doit pas être trop élevée (inférieure à 1500mm de précipitation annuelle) afin d'éviter les attaques parasitaires liées à une trop forte humidité. Cette condition contraint les zones de culture de la mangue dans l'ouest et le sud-ouest de l'île (Vincenot & Normand, 2009).

2. La phénologie du manguiier à La Réunion

Le cycle de croissance du manguiier (de la croissance végétative à la fin de la croissance des fruits) à La Réunion s'étend globalement sur un an et demi, d'août de l'année n à mars de l'année $n+2$ (Fig. IV-2). Cet étalement varie en fonction des cultivars et des zones géographiques.

La croissance végétative du manguiier est stimulée par des températures élevées et une bonne disponibilité en eau, alors que des températures fraîches et un manque d'eau l'inhibe. De fait, la période de croissance végétative du manguiier à La Réunion s'étale globalement d'août à mai (Fig. IV-2).

Le repos végétatif apparaît après le début de la saison sèche vers les mois de mai - juin (Fig. IV-2). Ce repos est une étape essentielle au bon déroulement de l'évènement suivant : la floraison.

A La Réunion, la floraison du manguiier s'étend de juillet à octobre, pendant la saison fraîche.

La croissance des fruits fait suite à la floraison pour les inflorescences où il y a eu nouaison. Elle s'étend d'octobre à mars. La récolte des fruits peut durer plus d'un mois pour un même arbre.

3. Les démarches expérimentales

Deux principales expérimentations ont été utilisées dans cette thèse (Fig. IV-3). Ces expérimentations ont été réalisées à deux échelles structurelles différentes : à l'échelle de l'organe (axe de l'UC, feuille, axe de l'inflorescence) pour l'expérimentation conduisant à la « Base Température » et à l'échelle plus macroscopique de la succession des axes végétatifs et florifères (ex. succession d'UCs sur plusieurs cycles de croissance) pour l'expérimentation conduisant à la « Base Doralice ».

IV. Contexte de l'étude

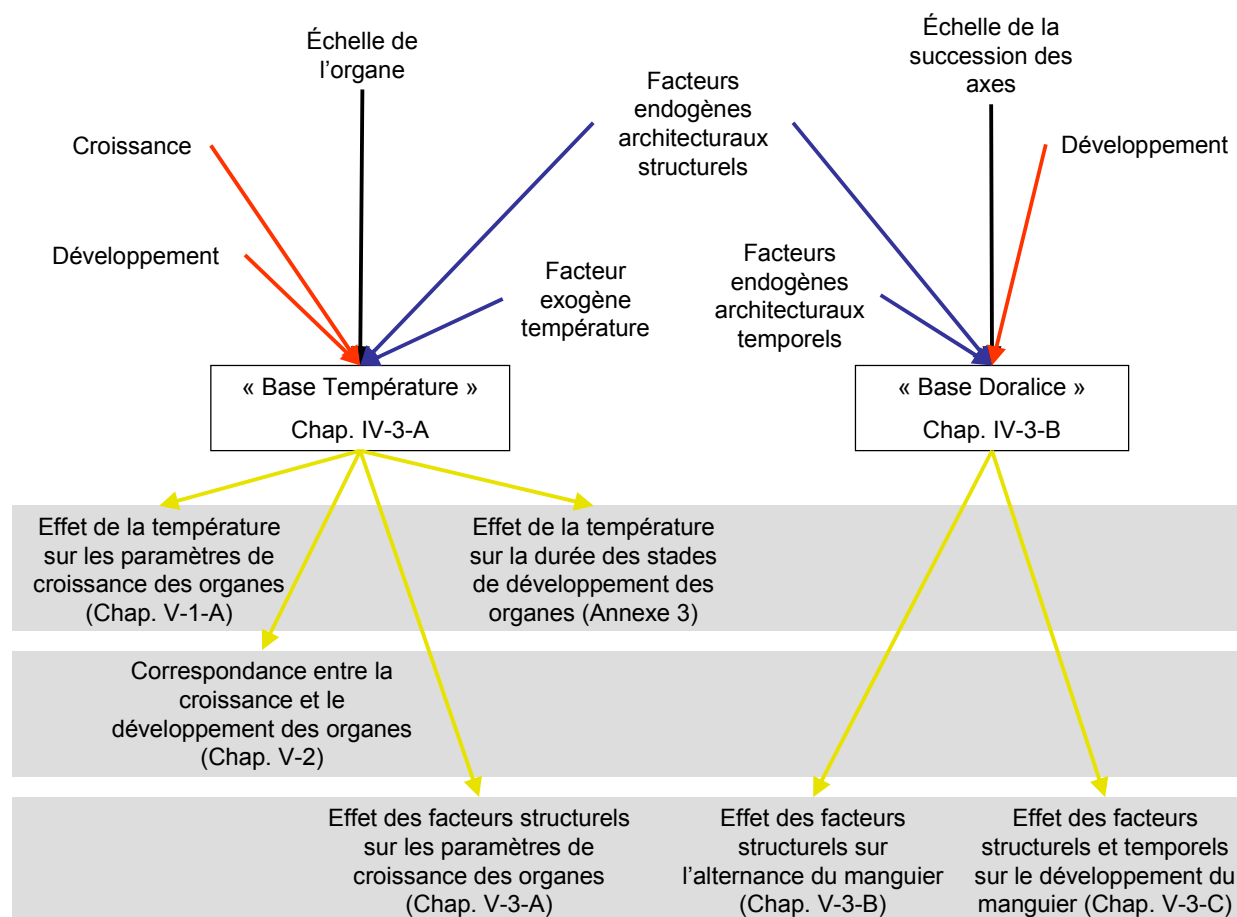


Figure IV-3. Composition et exploitation des bases de données utilisées dans cette thèse. Les flèches noires représentent l'échelle considérée, les flèches rouges représentent les variables suivies, les flèches bleues représentent les facteurs considérés et les flèches jaunes représentent les études réalisées à partir de chaque base de données. Les cadres gris représentent du haut vers le bas : l'effet de la température (Chapitre V-1), l'étude de la correspondance entre les processus de croissance et de développement des organes (Chapitre V-2) et enfin l'effet des facteurs endogènes architecturaux (Chapitre V-3).

A. Mise en place et exploitation de la « Base Température »

Cette première expérimentation, que j'ai mise en place de février à novembre 2010, avait pour objectif principal d'étudier l'effet d'un facteur exogène, la température, sur la croissance et le développement de différents organes du manguier. La base de données mise en place grâce à cette expérimentation est appelée « Base Température » (Fig. IV-3).

Deux cultivars de manguier ont été étudiés lors de cette expérimentation: Cogshall et José. Ces cultivars sont les plus cultivés à La Réunion.

Cogshall est cultivé sur plus du quart des surfaces de manguier à La Réunion (Vincenot, 2004). C'est un cultivar monoembryonné qui a été sélectionné en Floride à partir du cultivar Haden (Knight *et al.*, 2009). Les UCs de Cogshall présentent un rapport masse foliaire/masse

IV. Contexte de l'étude

axe élevé (Normand *et al.*, 2008). De ce fait, l'arbre présente une canopée dense et son port est en forme de boule (Fig. IV-4). Il est très productif mais présente des problèmes d'alternance. La récolte des fruits est précoce (octobre) et s'étend jusqu'à la mi-saison (février) sur l'ensemble de la zone de production.

José occupe plus de la moitié des vergers de manguier à La Réunion (Vincenot, 2004). C'est un cultivar monoembryonné qui est originaire de La Réunion. Les UCs de José présentent un rapport masse foliaire/masse axe faible (Normand *et al.*, 2008). L'arbre présente donc une canopée ouverte et de taille moyenne (Fig. IV-4). Chez José, il y a souvent plusieurs mangues par inflorescence. Il a une bonne productivité mais présente des problèmes d'alternance. La floraison est souvent très hétérogène et asynchrone sur le même arbre. De ce fait, la récolte des fruits s'étale sur une très longue période et peut être très précoce (octobre) ou très tardive (avril) (Vincenot, 2004 ; Normand *et al.*, 2008).

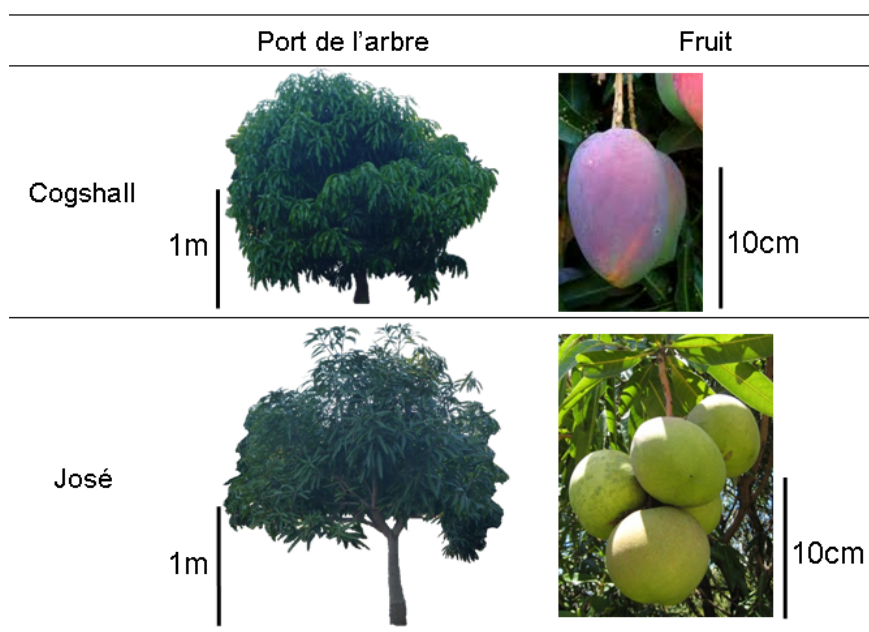


Figure IV-4. Photographies du port des arbres et des fruits des cultivars Cogshall et José (âge des arbres : environ 4 ans).

Cette expérimentation a été menée à l'échelle de l'organe à travers l'étude des axes des UCs, des feuilles et des axes des inflorescences. Le complexe UC constitué d'un axe et de feuilles, dont la croissance est simultanée, a été considéré afin d'étudier de possibles phénomènes de coordinations entre organes topologiquement reliés. Trois feuilles ont été suivies pour chaque UC (Fig. IV-5): une feuille proximale (à la base de l'UC), une feuille sub-distale (à l'apex de l'UC) et la première feuille distale (première feuille à l'apex de l'UC) (cf. Annexe 1 pour la méthode de détermination de la position des feuilles).

IV. Contexte de l'étude

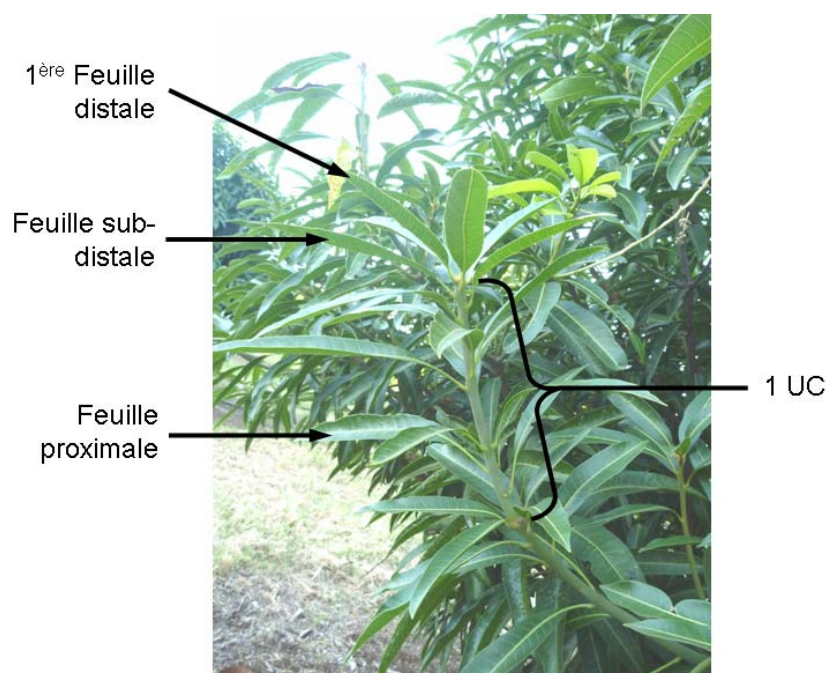


Figure IV-5. Photographie d'une unité de croissance avec le détail de la position des feuilles suivies lors de la première expérimentation : proximale, sub-distale et la première distale.

La croissance est définie par une évolution de la biomasse au court du temps. L'axe est considéré comme une structure en une dimension et on fait l'hypothèse que sa biomasse est proportionnelle à la longueur de l'axe (peu de croissance en diamètre chez l'axe en croissance). La feuille est considéré comme une structure en deux dimensions et nous faisons l'hypothèse que sa biomasse est proportionnelle à sa surface (l'épaisseur de la feuille est probablement négligeable comparé à la surface foliaire).

La surface foliaire des feuilles a été déterminée de façon non destructive grâce à des relations allométriques à partir de la longueur et de la largeur maximale du limbe foliaire (cf. Annexe 2 pour la méthode de détermination des relations allométriques).

La « Base Température » a été utilisée principalement afin d'étudier l'effet de la température sur la croissance des organes à travers quatre paramètres de croissance (la durée de la croissance, la taille finale de l'organe, et les vitesses absolue et relative de croissance) (Chapitre V-1-A). L'effet de la température sur le développement a été étudié à travers la durée des stades de développement des organes (Annexe 3).

En plus de l'étude de l'effet de la température sur la croissance des organes, cette expérimentation a été utilisée, d'une part, afin de déterminer des stades intégrateurs permettant d'étudier la correspondance entre la croissance et le développement des organes

IV. Contexte de l'étude

(Chapitre V-2), et d'autre part, afin d'étudier l'effet de certains facteurs structurels comme la position de l'UC (apicale vs. latérale) sur la croissance des organes (Chapitre V-3-A).

B. Mise en place et exploitation de la « Base Doralice »

Cette expérimentation a été mise en place avant ma thèse et a eu lieu de 2003 à 2006. Elle avait pour objectif principal d'étudier l'effet de facteurs endogènes architecturaux sur le développement du manguier (Chapitres V-B & V-C). La base de données mise en place grâce à cette expérimentation est appelée « Base Doralice » (Fig. IV-3).

Alors que l'expérimentation précédente considérait la croissance et le développement à l'échelle de l'organe, cette expérimentation considère le développement du manguier à l'échelle de la succession des axes végétatifs et florifères durant plusieurs cycles de croissance.

Pour cette étude, quatre cultivars caractérisés par des architectures et des patterns d'alternance contrastés ont été choisis : Cogshall et José, précédemment décrits, ainsi que Irwin et Kensington Pride (Fig. IV-6).

Irwin a été introduit à La Réunion en 1968 (Vincenot, 2004). C'est un cultivar monoembryonné qui a été sélectionné en Floride à partir des cultivars Lippens et Haden (Knight *et al.*, 2009). L'arbre est moyennement vigoureux et présente une canopée ouverte. Ce cultivar est décrit comme précoce, régulier et très productif (Whiley *et al.*, 1989). Il a la particularité d'accumuler de fortes quantités d'amidon dans les pousses (Whiley *et al.*, 1991).

Kensington Pride a été introduit à La Réunion en 2000. C'est un cultivar polyembryonné qui est cultivé intensivement en Australie (Vincenot, 2004). L'arbre est très vigoureux et présente une large canopée. Ce cultivar présente une bonne productivité (Knight *et al.*, 2009) mais il a souvent une production irrégulière (Whiley *et al.*, 1989).

IV. Contexte de l'étude

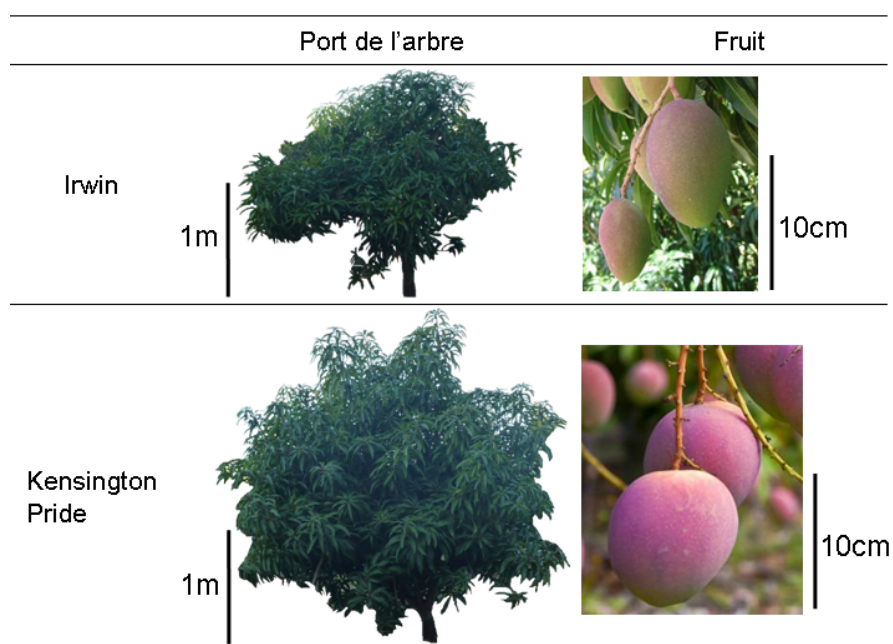


Figure IV-6. Photographies du port des arbres et des fruits des cultivars Irwin et Kensington Pride (âge des arbres : environ 4 ans).

Pendant deux cycles de croissances successifs, le développement de toutes les UCs situées en périphérie de vingt arbres a été suivi à travers les données suivantes :

- qualitatives (Fig. IV-7):

- position de l'UC vis-à-vis de l'UC précédente topologiquement : apicale ou latérale,
- nature de l'UC : reproductive si elle a produit au moins une inflorescence (avec ou sans nouaison) ou végétative ;

- quantitatives discrètes (Fig. IV-7):

- nombre d'UCs filles produites par UC mère,
- nombre d'inflorescences produites si l'UC est reproductive,
- nombre de fruits produits si l'UC reproductive a fructifié ;

- temporelles :

- date de d'apparition de l'UC (à l'échelle du mois),
- date de floraison de l'UC (date de la pleine floraison = environ 50% des fleurs des inflorescences ouvertes) à l'échelle de la quinzaine.

IV. Contexte de l'étude

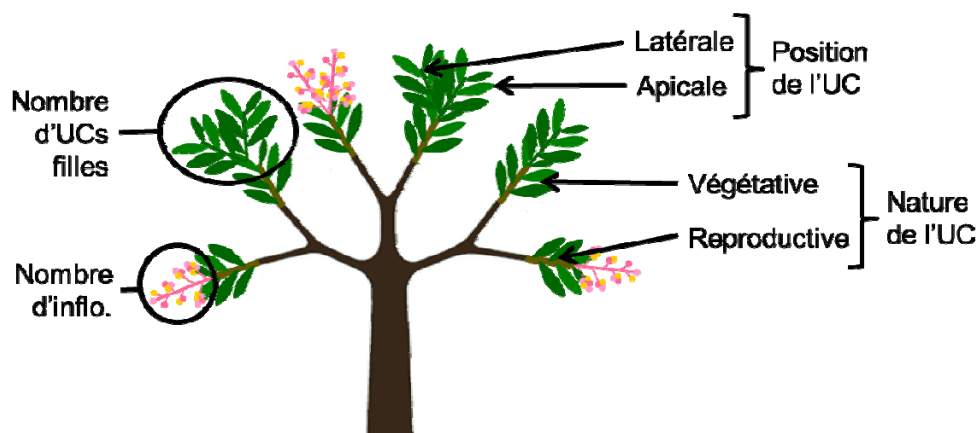


Figure IV-7. Caractéristiques qualitatives et quantitatives suivies pour la réalisation de la « Base Doralice ».

Durant ma thèse, la base de données « Doralice » a été convertie à partir de son format Excel d'origine en « graphes arborescents multi-échelles » ou MTG (Multiscale Tree Graph). Le format MTG a été développé afin de rendre compte de l'existence des différents niveaux d'organisation des plantes et de faciliter la description topologique de l'architecture (Godin & Caraglio, 1998). Ce format permet d'attacher des attributs, de type qualitatif ou quantitatif, aux entités botaniques décrites. La conversion en MTG a permis l'importation de la base « Doralice » sur la plateforme OpenAlea (Pradal *et al.*, 2008) dans un objectif de visualisation du développement des manguiers et d'analyses plus approfondies des dépendances entre UCs (Annexe 6).

V. Résultats

V. Résultats

La majorité des résultats présentés dans ce chapitre sont sous forme d'article scientifique. Néanmoins, ce chapitre contient aussi quelques résultats ponctuels supplémentaires qui viennent en complément des articles. D'autres résultats moins détaillés sont aussi présentés en annexe.

1. Effet de la température sur la croissance et le développement des organes

Cette partie présente les résultats concernant l'effet de la température sur la croissance et le développement du manguiier à l'échelle de l'organe (l'axe de l'UC, ses feuilles et l'axe de l'inflorescence).

Les résultats de la partie A sont issus sur la « Base Température » qui a été présentée dans le chapitre précédent et considèrent l'effet de la température sur la croissance des trois types d'organe.

Les résultats de la partie B sont issus d'une expérimentation complémentaire et montrent l'influence des variations de température à l'échelle journalière sur la croissance de deux organes végétatifs: l'axe de l'UC et la feuille.

L'effet de la température sur la durée des stades de développement des UCs et des inflorescences a été étudié grâce à la « Base Température ». Ces résultats montrent un effet négatif de la température sur la durée des stades de développement végétatif et reproducteur (Annexe 3).

V. Résultats

1. Effet de la température sur la croissance et le développement des organes

A. ARTICLE 1 - Plant growth co-ordination *in natura*: a unique temperature-controlled law among vegetative and reproductive organs in mango

Accepté en octobre 2012 à « Functional Plant Biology », publié en ligne

<http://dx.doi.org/10.1071/FP12243>

Plant growth co-ordination *in natura*: a unique temperature-controlled law among vegetative and reproductive organs in mango

Anaëlle Dambreville^{A,B}, Frédéric Normand^A and Pierre-Éric Lauri^{B,C}

^ACIRAD, UPR HortSys, 97455 Saint-Pierre Cedex, Reunion Island, France.

^BINRA, UMR AGAP, 34060 Montpellier, France.

^CCorresponding author. Email: lauri@supagro.inra.fr

Abstract. The impact of temperature on plant growth is usually studied on the leaves of annuals. We studied *in natura* the effect of temperature on the growth of three plant organs: the growth unit (GU) axis; its attached leaves, considering their position along the axis; and the inflorescence axis. Mango tree was chosen as plant model. Organ growth was measured at different seasons and elevations, permitting a range of temperatures overlapping the optimal range for mango growth. Four growth parameters were investigated: the final organ size, the duration of growth, the maximal absolute growth rate (AGR_{max}) and the relative growth rate at the time of AGR_{max} (RGR_{ip}). Temporal growth dependencies were found between the axis and its leaves, regardless of their positions. Size dependencies were revealed only between the GU axis and its proximal leaf. Strong effects of temperature on duration of growth and on RGR_{ip} were observed regardless of the organ studied. A common allometric coefficient linked duration of growth and RGR_{ip} of all organs although the intercepts for axes and leaves were different. These relationships strongly suggested that regardless of the physiological mechanisms subtending the growth dynamics, e.g. auto- vs heterotrophy, a common temperature-controlled allometric constraint is probably underlying the growth of all these organs in mango.

Additional keywords: allometry, leaf position, *Mangifera indica*, reproductive organ, vegetative organ.

Received 17 August 2012, accepted 4 October 2012, published online 20 November 2012

Introduction

Plant growth results from the expression of the genotype, the influence of the environment and their interactions (Callaham 1962). The study of plant growth patterns is crucial for deciphering the relationships between plants and their environment (Granier and Tardieu 2009). Plant growth often follows a sigmoidal curve for different traits (e.g. length, weight, number of cells) or scales (e.g. organ, cell). This sigmoidal curve is composed of three successive phases: an early accelerating phase where growth is exponential, a linear phase and a saturation phase where growth tends to zero as the final size is reached (Goudriaan and Van Laar 1994). The study of some parameters of this curve is used to characterise plant growth from a biological point of view. Final size, duration of growth (from inception of growth to final size) and absolute growth rate (AGR, local slope of the curve) are some of these parameters. The relative growth rate (RGR) is calculated by a size normalisation of the local slope, eliminating size-related growth differences (South 1995).

Temperature has a major effect on plant growth. Because of large variations in temperature during a day, between seasons and across long-term climate changes, temperature is one of the most studied environmental factors that influences plant growth. Most

studies that address the effect of temperature on plant growth parameters focus on annuals, probably because of their brief growing cycle and of their small final size. Moreover, annuals can be easily cultivated in greenhouses and growth chambers where temperature can be controlled (Ben Haj Salah and Tardieu 1995; Adams *et al.* 2001). The few existing studies that deal with perennials generally focus on herbaceous perennials (Peacock 1976; Poorter and Remkes 1990), vines (Morgan *et al.* 1985; Seleznyova and Greer 2001) or young tree seedlings (Junttila 1986; Bruhn *et al.* 2000). The effect of temperature on the growth parameters of adult trees has rarely been studied.

The leaf is the main site where photosynthesis and thus, carbon assimilation, occurs. Several studies have focussed on the effect of temperature on leaf growth parameters (e.g. Milthorpe 1959; Peacock 1976; Poiré *et al.* 2010). One position of the leaf is often taken into consideration (e.g. the 6th leaf of the rosette of *Arabidopsis thaliana* (L. Heynh.), Cookson *et al.* 2005). However, leaf position may affect leaf growth parameters such as size (Lauri and Térouanne 1995), duration of growth (Seleznyova and Greer 2001) and maximal absolute growth rate (Cookson *et al.* 2007). Some studies have investigated the effect of temperature on other plant organs: roots (Teskey and Hinckley

1981), shoots (Junttila 1986), inflorescences (Sukhvibul *et al.* 2000) and fruits (Adams *et al.* 2001). However, to the best of our knowledge, no comprehensive study has yet reported the effect of temperature on growth parameters of different organs of the same plant.

In the present study we explored the hypothesis that the effects of temperature on growth depend on the organ, i.e. the vegetative axis, the leaf and the inflorescence; and that co-ordination exists between topologically-connected organs with simultaneous growth, e.g. the axis and the leaves it bears. We chose to work on adult trees under natural conditions. In the tropics and subtropics, rainfall and temperature are suitable for plant growth almost all year round, providing good conditions to study plant growth *in natura* over an extended period of time. Mango, a woody perennial widely cultivated in the tropics and subtropics, was chosen as the plant model. Mango rhythmic growth is characterised by several events of vegetative and reproductive growth during the year (Scarrone 1972; Chacko 1986), i.e. under different temperature regimes.

We designed our study to address the following questions. (i) How does temperature influence growth parameters, in particular, final size, duration of growth, AGR and RGR of vegetative and reproductive organs? (ii) Does growth coordination exist between topologically-connected organs, i.e. between the GU axis and the leaves it bears? (iii) More generally, is there a general law underlying the relationships between growth parameters across vegetative and reproductive organs and across cultivars?

Materials and methods

Field sites and plant material

Our experiment took place in Reunion Island (21°10'S; 55°50'E) in 2010. Two mango (*Mangifera indica* L.) cultivars characterised by their contrasted origin and growth habits were chosen for this study: Cogshall and José. Cogshall was selected in Florida and has a dense, compact canopy. José was selected in Reunion Island and has an open canopy (Normand *et al.* 2009).

Mango vegetative growth is characterised by the production of growth units (GUs), which are defined as the portions of shoot developed during an uninterrupted period of growth. They are composed of an axis bearing several leaves (Hallé and Martin 1968). In Reunion Island, mango vegetative growth occurs from August to May. Mango flowering occurs during the fresh dry season from July to October after a vegetative rest in June. Inflorescences are modified GUs in which leaves are aborted and axillary buds develop into secondary axes that bear flowers (Davenport 2009).

The optimum range of temperature for mango vegetative growth is between 19.5 and 28.8°C (Chacko 1986). Concerning mango reproductive growth, inflorescence growth occurs when temperatures are above 12–15°C (Sukhvibul *et al.* 2000; Ramírez and Davenport 2010). In order to study growth within an extended range of temperatures under natural conditions, we recorded measurements during three periods in orchards located at different elevations. Vegetative organs were studied from February to April 2010 and from September to November 2010 (Fig. 1). Mango inflorescences were studied from July to November 2010 (Fig. 1).

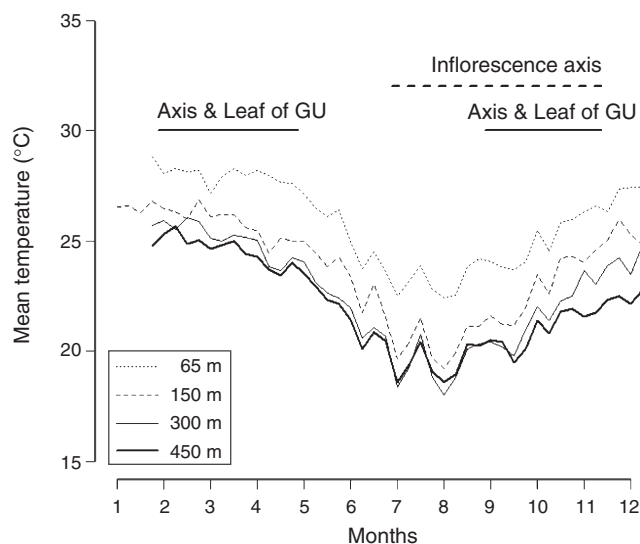


Fig. 1. Mean weekly temperatures from January 2010 to December 2010 at the four mango orchards located at various elevations (65, 150, 300 and 450 m above sea level). Horizontal solid and dashed lines at the upper part of the graph represent the periods when vegetative organs (axis and leaf) and inflorescences were measured respectively.

Reunion Island is characterised by a strong relief that reaches 3069 m above sea level (asl). Mango is mainly cultivated from the sea level up to 450 m. For each cultivar, three sites located at various elevations were selected (Fig. 1). For Cogshall, the sites were located at 65, 150 and 300 m asl. For José, the sites were located at 65, 300 and 450 m asl. All selected sites were orchards with similar agronomic conditions, i.e. tree training, irrigation, fertilisation and phytosanitary treatments. An automatic temperature recorder sheltered from the direct sun recorded temperature every 15 min at each site.

Data collection

Vegetative and reproductive organs were selected at budburst at the periphery of the canopy from a supporting GU free of pests and diseases.

Previous studies have shown that the size of mango leaves varies depending on their position along the GU axis (Taylor 1970). Leaves located at the top of the GU, i.e. distal leaves, are smaller than leaves located at the base of the GU, i.e. proximal leaves, with the latter ~2.5 times larger than the former (Table 2). The most distal leaf is often the smallest leaf of the GU. In order to study the effects of final leaf size and position on leaf growth parameters, we studied three leaves per GU, the 'first distal leaf' (leaf at the top of the GU), a 'subdistal leaf' (just below the first distal leaf) and a 'proximal leaf' (at the base of the GU). When a studied leaf was damaged during the experiment due to pest attack or physical injury, it was discarded from the data analyses.

The length of GU axes (from the base to the apical bud), the length and maximum width of foliar lamina and the length of the inflorescence main axis (from the base to the apical flower) were measured with a ruler at the nearest millimetre. Measures were conducted at the same time on consecutive days. Initial

measurements were made as soon as the organs reached a minimal size in order to avoid breakage. Measurements were made until all organs reached their final size.

Leaf area was estimated using the following allometric relationships during leaf growth:

$$\text{leaf area} = 0.740 \times \text{leaf length} \times \text{leaf maximum width}, \quad (1)$$

($n = 60$, $R^2 = 0.992$, $P < 0.001$) for Cogshall; and

$$\text{leaf area} = 0.720 \times \text{leaf length} \times \text{leaf maximum width}, \quad (2)$$

($n = 60$, $R^2 = 0.998$, $P < 0.001$) for José. Since young leaves are folded at the central vein, only their length was measured and the leaf area was estimated using the following equation:

$$\text{leaf area} = 0.164 \times \text{leaf length}^2, \quad (3)$$

($n = 15$, $R^2 = 0.936$, $P < 0.001$) for both cultivars.

Over the whole experiment, the growth of 93 GU axes, 267 leaves and 43 inflorescence axes was recorded for Cogshall and the growth of 75 GU axes, 194 leaves and 47 inflorescence axes was recorded for José (Tables 1, 2).

Growth parameters

For each individual organ, we studied four growth parameters: the organ final size, the duration of growth, the maximum absolute growth rate ($\text{AGR}_{\max}$) and the relative growth rate at time of $\text{AGR}_{\max}$ (RGR_{ip}).

A sigmoidal curve was fitted to the data linking size expansion (Y) to time (t):

$$Y = \frac{A}{1 + \exp \frac{t - t_{\text{ip}}}{B}}, \quad (4)$$

where A is the upper asymptote (the plateau) of the curve, t_{ip} is the time of the $\text{AGR}_{\max}$ (inflection point of the curve) and B is the slope parameter proportional to the RGR_{ip} . Y was expressed in cm for GU and inflorescence axes and in cm^2 for leaves; t was expressed in days from budburst.

The $\text{AGR}_{\max}$ occurs at the inflection point of the sigmoidal curve and was calculated from the sigmoidal equation parameters (Cookson *et al.* 2007):

$$\text{AGR}_{\max} = \frac{A}{4B}, \quad (5)$$

Relative growth rate (RGR) is generally studied when it is constant, during the exponential phase at the beginning of growth (Granier *et al.* 2002). Since we had no precise data at the beginning of growth and since the RGR changes rapidly over time, we studied this parameter, referred to as the RGR_{ip} , at the time of $\text{AGR}_{\max}$, i.e. when organs are at 50% of their final size. It is expressed as:

$$\text{RGR}_{\text{ip}} = \frac{2 \text{AGR}_{\max}}{A}, \quad (6)$$

To avoid inaccuracies when determining the day of final size, organ growth was considered to begin at budburst and to end when it reached 90% of its final size. For better legibility, we will

Table 1. Mean ($\pm$ s.d.) values of growth parameters for GU and inflorescence axes and for each mango cultivar (Cogshall and José)

The effects of 'cultivar' is determined with one-way analyses of variance. P_c , P -value of the cultivar effect; n , sample size; $\text{AGR}_{\max}$, maximum absolute growth rate; RGR_{ip} , relative growth rate at the time of $\text{AGR}_{\max}$

	GU axis			Inflorescence axis		
	Cogshall ($n = 93$)	José ($n = 75$)	P_c	Cogshall ($n = 43$)	José ($n = 47$)	P_c
Final size (cm)	11.38 $\pm$ 4.55	16.27 $\pm$ 6.70	<0.01	20.94 $\pm$ 6.08	17.86 $\pm$ 6.14	0.02
Duration growth (days)	7.25 $\pm$ 1.82	11.35 $\pm$ 2.69	<0.01	24.95 $\pm$ 6.50	26.45 $\pm$ 6.64	0.28
$\text{AGR}_{\max}$ (cm day^{-1})	2.22 $\pm$ 0.89	2.22 $\pm$ 1.02	0.99	1.12 $\pm$ 0.31	1.05 $\pm$ 0.39	0.35
RGR_{ip} (day^{-1})	0.36 $\pm$ 0.07	0.24 $\pm$ 0.05	<0.01	0.10 $\pm$ 0.03	0.11 $\pm$ 0.03	0.18

Table 2. Mean ($\pm$ s.d.) values of growth parameters for leaves according to their position along the GU axis and for each mango cultivar (Cogshall and José)

The effects of 'cultivar' or 'leaf position' factors are determined with one-way analyses of variance. P_c , P -value of the cultivar effect calculated for all leaf positions pooled. P_p , P -value of the effect of leaf position within each cultivar; n , sample size; $\text{AGR}_{\max}$, maximum absolute growth rate; RGR_{ip} , relative growth rate at the time of $\text{AGR}_{\max}$

	Leaf							
	Cogshall				José			
	Proximal ($n = 86$)	Subdistal ($n = 102$)	First distal ($n = 79$)	P_p	Proximal ($n = 68$)	Subdistal ($n = 66$)	First distal ($n = 60$)	P_p P_c
Final size (cm^2)	41.57 $\pm$ 16.25	25.09 $\pm$ 10.06	17.20 $\pm$ 8.15	<0.01	33.66 $\pm$ 15.80	18.81 $\pm$ 6.50	14.05 $\pm$ 5.62	<0.01 <0.01
Duration growth (days)	10.67 $\pm$ 2.34	11.58 $\pm$ 2.28	11.56 $\pm$ 2.17	0.012	12.19 $\pm$ 2.85	13.02 $\pm$ 2.95	13.10 $\pm$ 2.97	0.15 <0.01
$\text{AGR}_{\max}$ ($\text{cm}^2 \text{day}^{-1}$)	9.68 $\pm$ 4.32	5.70 $\pm$ 2.43	4.01 $\pm$ 2.01	<0.01	6.54 $\pm$ 3.43	3.74 $\pm$ 1.65	2.84 $\pm$ 1.39	<0.01 <0.01
RGR_{ip} (day^{-1})	0.41 $\pm$ 0.08	0.41 $\pm$ 0.07	0.42 $\pm$ 0.07	0.71	0.34 $\pm$ 0.07	0.35 $\pm$ 0.07	0.35 $\pm$ 0.07	0.74 <0.01

use the terms ‘final size’ and ‘duration of growth’ hereafter to refer to ‘90% of the final organ size’ and ‘duration of growth from budburst to the time at which the organ reached 90% of its final size’ respectively.

The mean temperature of day i (T_{mi}) was calculated as:

$$T_{mi} = \frac{\min(T_i) + \max(T_i)}{2}, \quad (7)$$

where T_i are the temperatures recorded during day i . The mean temperature T_m between two dates was calculated as the mean of T_{mi} between these dates. For AGR_{max} and RGR_{ip} , we considered T_m from budburst to the day where the organ reached 50% of its final size (T_{m50}). For final size and duration of growth, we considered T_m from budburst to the day when the organ reached 90% of its final size (T_{m90}). T_{m50} and T_{m90} were strongly and linearly correlated ($r=0.996$, $P<0.01$, data not shown), probably because of the short period during which the organs expanded.

Data analyses

The differences in growth parameters between cultivars or leaf position were compared using one-way analyses of variance. The relationships between two quantitative variables (a growth parameter ~mean temperature or a growth parameter ~a growth parameter) were characterised using a linear regression model with the ordinary least-squares method. To study the effect of leaf position on these relationships, we used one model for each leaf position. The effects of the type of organ or the cultivar on these linear regressions were investigated using analyses of covariance. When the relationship was significant for each modality of the considered factor (organ or cultivar), we followed two consecutive steps. First, we compared the slopes between modalities. Second, if there was a common slope across modalities, we compared the y -intercepts between modalities. If the slopes were different between modalities, no second step was performed.

The relationship between RGR_{ip} and the duration of growth was a negative power relationship with a double asymptote. To estimate the asymptotes of this relationship for vegetative and reproductive axes, we performed a nonlinear least squares estimation of an asymptotic regression model. The asymptote could not be accurately estimated for the leaves because of their narrower range of variation compared with that of axes.

A significance level of $\alpha=0.01$ was used for each analysis.

The aim of allometric laws is generally to assess relationships between the sizes of parts of a body. In this study, we used allometry concepts to study the relationship between RGR_{ip} and the duration of growth. We performed a logarithmic transformation of both variables and we used a linear regression model with the ordinary least-squares method. The slope, or allometric coefficient, of the log-log relationship determines whether the relationship is isometric (allometric coefficient=1, indicating a proportionality between both variables) or allometric (allometric coefficient $\neq$ 1, indicating a scaling relationship between both variables). Following the two-step method described above, we compared the slopes

and if relevant, the y -intercepts of the log-log relationships between RGR_{ip} and the duration of growth for GU axes, leaves and inflorescences axes and for the two cultivars. This analysis was conducted using the SMATR program (Standardised Major Axis Tests and Routines, <http://bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/>, accessed 15 October 2012) set with the significance level (α) adjusted by Bonferroni's correction (15 comparisons, $\alpha_{adj}=0.01/15=0.0007$).

Other analyses were performed with R software, ver. 2.13.0 (R Development Core Team 2011) with the ‘stats’ package (anova() for analyses of variance, lm() for linear regression and analyses of covariance, nls() for non-linear regression and SSasypm() for the asymptotic regression model).

Results

The combination of different elevations and contrasted seasons led to mean temperatures varying from 19.3 to 28.5°C during the growth of vegetative organs and from 18.4 to 26.5°C during the growth of inflorescences (Fig. 1).

Growth parameters varied depending on the organ, cultivar and leaf position

P_c was the P -value of the cultivar effect and P_p was the P -value of the effect of leaf position. When needed, we added P_o for the P -value of the effect of the type of organ (not figured in tables).

Final size

GU axes were significantly longer for José compared with Cogshall (Table 1, see Fig. S1, available as Supplementary Material to this paper). However, Cogshall had larger leaves than José (Table 2; Fig. S1). The cultivar did not significantly affect the final size of inflorescence axes (Table 1). For both cultivars, there was a decrease of final leaf size from proximal to distal leaf positions along the GU axis (Table 2; Fig. S1).

Duration of growth

Axes and leaves of GU grew for a longer time for José compared with Cogshall (Tables 1, 2). The cultivar did not affect the duration of growth of inflorescence axes (Table 1). The duration of growth was not affected by leaf position for the two cultivars (Table 2). For each cultivar, the duration of growth was significantly different between organs ($P_o<0.01$). It was the longest for inflorescence axes, intermediate for the leaves and the shortest for GU axes.

AGR_{max}

There was no cultivar effect on the AGR_{max} for GU and for inflorescence axes (Table 1). The AGR_{max} of the leaves was higher for Cogshall compared with José (Table 2). For each cultivar, there was a significant decrease of AGR_{max} from the proximal to the distal leaf position along the GU axis (Table 2).

RGR_{ip}

The RGR_{ip} of the GU axes and of the leaves was higher for Cogshall than for José (Tables 1, 2). There was no cultivar effect on the RGR_{ip} of inflorescence axes (Table 1). For both cultivars, the RGR_{ip} was remarkably constant across leaf position (Table 2). For each cultivar, the RGR_{ip} was significantly different between organs ($P_o < 0.01$). It was the highest for the leaves, intermediate for the GU axes and the lowest for the inflorescence axes.

The mean temperature (T_{m90}) had a variable effect on the final size, whereas it strongly decreased the duration of growth

Final size

There was a significant negative relationship between T_{m90} and the length of the GU axis for Cogshall, but not for José (Fig. 2a). For José, there was a weak ($R^2 = 0.03$) but significant positive effect of T_{m90} on final leaf size (Fig. 2b). When considering leaf position, the effect of T_{m90} was significant

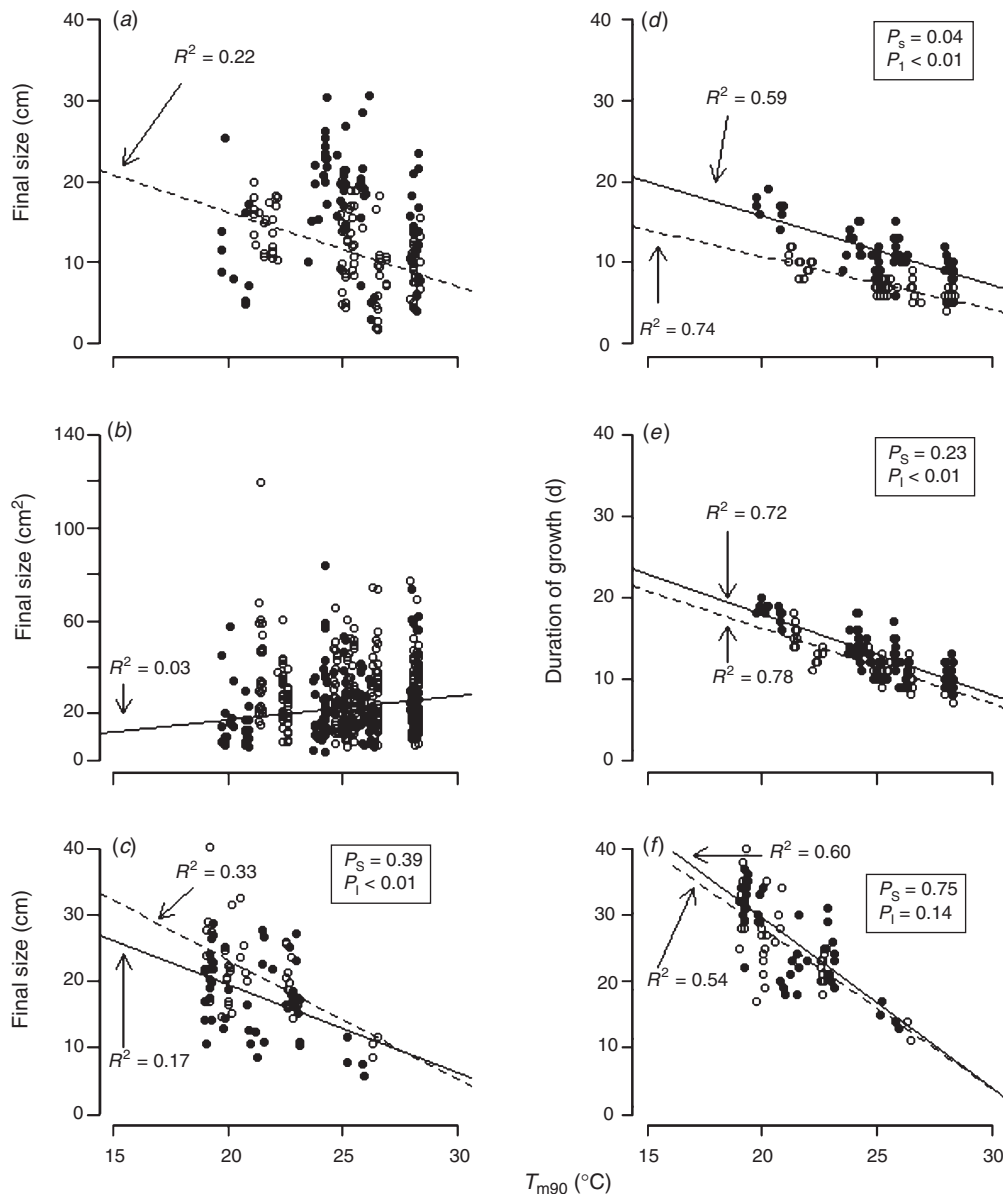


Fig. 2. Effect of mean temperature (T_{m90}) on the final organ size (a–c) and the duration of growth (d–f) for two mango cultivars, Cogshall (open circles and broken lines) and José (closed circle and solid lines) and for three organs: growth unit axes (a, d), leaves (b, e) and inflorescence axes (c, f). Fitted lines and adjusted R^2 are only given for significant linear regressions ($P < 0.01$). P_S and P_I in the insets are the P -values of the analysis of covariance testing for a cultivar effect on the slope and the y -intercept of the relationship, respectively. y -intercepts were compared only in the case of a common slope ($P_S > 0.01$).

only for the subdistal and first distal leaves of José (Table 3). For the two cultivars, T_{m90} had a negative effect on the final size of inflorescence axes (Fig. 2c). The slopes of these relationships were similar for Cogshall and José, but the y -intercepts were significantly different (Fig. 2c).

Duration of growth

Regardless of the cultivar and the organ, T_{m90} had a negative effect on the duration of growth (Fig. 2d–f). For vegetative organs, the slopes of the relationships were similar for Cogshall and José, but the y -intercepts were significantly higher for José (Fig. 2d, e). The effect of T_{m90} on the duration of growth was highly significant at all leaf positions (Table 3). For inflorescence axes, the slopes and the y -intercepts of the relationships were similar for Cogshall and José, indicating a unique relationship for the two cultivars (Fig. 2f). For Cogshall, the slope of the relationship was significantly different between organs ($P_o < 0.01$). The slope value was the highest for the inflorescence axis (slope = -2.42, Fig. 2f), intermediate for the leaves (slope = -0.92, Fig. 2e) and the lowest for the GU axes (slope = -0.66, Fig. 2d). For José, the slope of the inflorescence axes (slope = -2.56, Fig. 2f) was significantly higher than the slopes of the leaves (slope = -0.98, Fig. 2e) and of the GU axes (slope = -0.84, Fig. 2d). These relationships indicated a higher sensitivity of the duration of inflorescences growth to temperature.

The mean temperature (T_{m50}) had a variable effect on the maximum absolute growth rate (AGR_{max}), whereas it strongly increased the relative growth rate (RGR_{ip})

AGR_{max}

For both cultivars, T_{m50} did not affect the AGR_{max} of GU and inflorescence axes (Fig. 3a, c), but it had a significant positive effect on the AGR_{max} of the leaves (Fig. 3b). This effect was significant at all leaf positions for José, whereas it was significant only for the proximal leaves for Cogshall (Table 3). The slopes of these relationships were similar for Cogshall and José, but Cogshall had a significantly higher y -intercept than José (Fig. 3b).

RGR_{ip}

Regardless of the cultivar and the organ, T_{m50} had a positive effect on the RGR_{ip} (Fig. 3d–f). For vegetative organs, the slopes of the relationships were similar for Cogshall and José, but the y -intercepts were significantly higher for Cogshall (Fig. 3d, e). The effect of T_{m50} on RGR_{ip} was highly significant at all leaf positions (Table 3). For inflorescence axes, the slopes and the y -intercepts of the relationships were similar for Cogshall and José (Fig. 3f). For Cogshall, the slope of the leaves (slope = 0.024, Fig. 3e) was significantly higher than the slope of the inflorescence axis (slope = 0.011, Fig. 3f). The slope of the GU axis (slope = 0.020, Fig. 3d) did not significantly differ from the other two. For José, the slope of the leaves (slope = 0.022, Fig. 3e) was significantly higher than the slopes of the GU (slope = 0.016, Fig. 3d) and inflorescence (slope = 0.0089, Fig. 3f) axes. These latter two slopes were not significantly different. These relationships indicated a higher sensitivity of the leaves RGR_{ip} to temperature.

The relationships between the growth parameters of the GU axis and of its leaves differed between cultivars and leaf positions

Final size

For Cogshall, there was no significant relationship between the final size of the axis and of its leaves (Fig. 4a). However, when considering leaf position, this relationship was significant for the proximal leaves (Table 4). For José, there was a weak ($R^2 = 0.05$) but significant positive relationship between the size of the axis and of its leaves (Fig. 4a). When considering leaf position, this relationship was significant only for the proximal leaves (Table 4).

Duration of growth

For both cultivars, there was a strong positive relationship between the duration of growth of the axis and of its leaves (Fig. 4b). This relationship was significant at all leaf positions (Table 4). For the two cultivars, the duration of growth of the leaves was longer than the duration of growth of the axis (Fig. 4b).

Table 3. Effect of mean temperature (T_{m90} or T_{m50}) on the final leaf area, duration of growth, maximum absolute growth rate (AGR_{max}) and relative growth rate at the time of AGR_{max} (RGR_{ip}) for three leaf positions along the growth unit axis (proximal, subdistal and first distal) and for two mango cultivars (Cogshall and José)

P , P -value of the linear regression of each growth parameter against mean temperature for each cultivar and leaf position; R^2 , adjusted R^2 ; AGR_{max} , maximal absolute growth rate; RGR_{ip} , relative growth rate at the time of AGR_{max}

		Cogshall			José		
		Proximal	Subdistal	First distal	Proximal	Subdistal	First distal
Final leaf size $\sim T_{m90}$	P	0.38	0.02	0.07	0.16	<0.01	<0.01
	R^2	0.00	0.05	0.03	0.02	0.21	0.15
Duration growth $\sim T_{m90}$	P	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
	R^2	0.80	0.78	0.80	0.78	0.72	0.69
$AGR_{max} \sim T_{m50}$	P	<0.01	0.16	0.35	<0.01	<0.01	<0.01
	R^2	0.09	0.01	0.00	0.20	0.40	0.34
$RGR_{ip} \sim T_{m50}$	P	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
	R^2	0.60	0.51	0.48	0.75	0.61	0.63

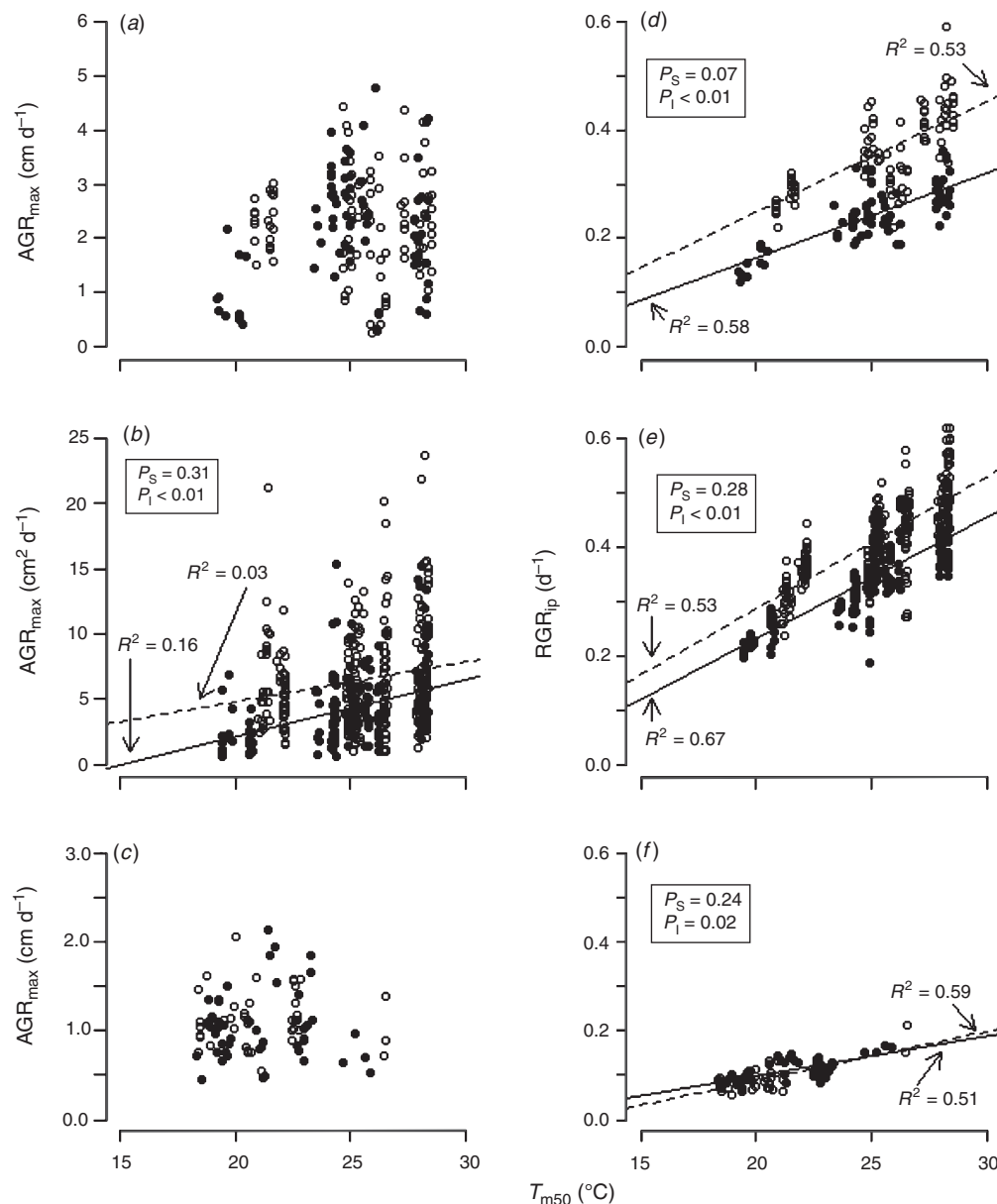


Fig. 3. Effect of mean temperature (T_{m50}) on the maximum absolute growth rate (AGR_{max} ; *a–c*) and on the relative growth rate at the time of AGR_{max} (RGR_{ip} ; *d–f*) for two mango cultivars, Cogshall (open circles and broken lines) and José (closed circle and solid lines) and for three organs: growth unit axes (*a, d*), leaves (*b, e*) and inflorescence axes (*c, f*). Fitted lines and adjusted R^2 are only given for significant linear regressions ($P < 0.01$). P_S and P_I in the insets are the P -values of the analysis of covariance testing for a cultivar effect on the slope and the y-intercept of the relationship, respectively. y-intercepts were compared only in the case of a common slope ($P_S > 0.01$).

The slopes of these relationships were similar for Cogshall and José, but the y-intercept was significantly higher for Cogshall (Fig. 4*b*).

AGR_{max}

For Cogshall, there was no significant relationship between the AGR_{max} of the axis and of its leaves, whether for all leaf positions pooled ($P = 0.23$, data not shown) or at each leaf position (Table 4). For José, there was a significant but weak

($R^2 = 0.05$, data not shown) positive relationship between the AGR_{max} of the axis and of its leaves, when all leaf positions were pooled. When considering leaf position, this relationship was significant only for the proximal and the first distal leaves (Table 4).

RGR_{ip}

For both cultivars, there was a significant relationship between leaf RGR_{ip} and axis RGR_{ip} ($P < 0.01$ for Cogshall and José, data

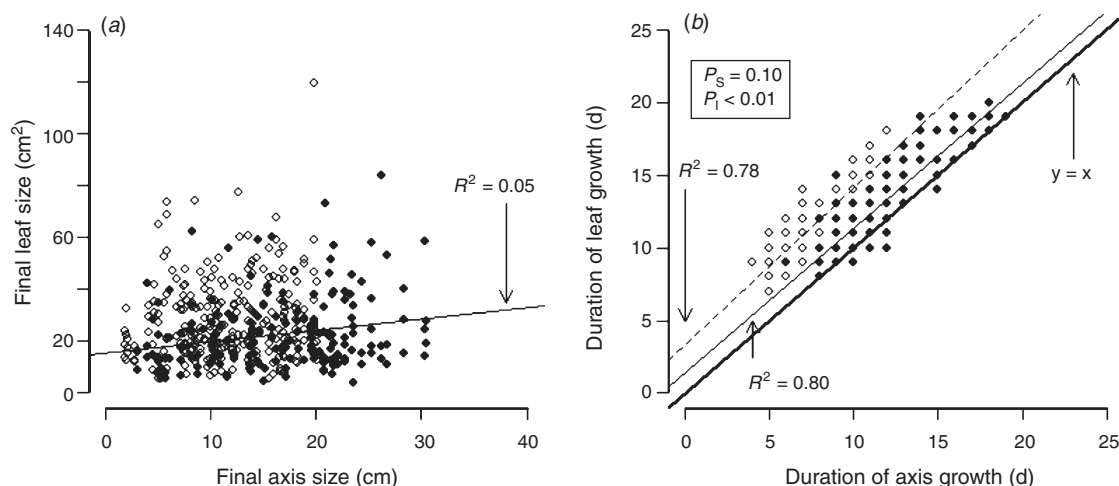


Fig. 4. Relationships between two growth parameters of the growth unit axis and of its leaves for two mango cultivars, Cogshall (open circles and broken lines) and José (closed circle and solid lines). (a) Relationship between the final dimensions. (b) Relationship between the durations of growth. In (b), the bold line represents the bisecting line $y=x$. Fitted lines and adjusted R^2 are only given for significant linear regressions ($P < 0.01$). In (b), P_S and P_I in the insets are the P -values of the analysis of covariance testing for a cultivar effect on the slope and the y -intercept of the relationship, respectively. y -intercepts were compared only in the case of a common slope ($P_S > 0.01$).

Table 4. Relationships between growth parameters of the axis of a growth unit and of its attached leaves for three leaf positions along the growth unit axis (proximal, subdistal and first distal) and for two mango cultivars (Cogshall and José)

P , P value of the linear regression between growth parameters for each cultivar and leaf position; R^2 , adjusted R^2 ; AGR_{max} , maximal absolute growth rate; RGR_{ip} , relative growth rate at the time of AGR_{max}

		Cogshall			José		
		Proximal	Subdistal	First distal	Proximal	Subdistal	First distal
Leaf size ~axis length	P	<0.01	0.07	0.25	<0.01	0.08	0.05
	R^2	0.10	0.02	0.00	0.16	0.03	0.05
Leaf growth duration ~axis growth duration	P	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
	R^2	0.75	0.81	0.81	0.76	0.83	0.83
Leaf AGR_{max} ~axis AGR_{max}	P	0.07	1.00	0.65	<0.01	0.04	<0.01
	R^2	0.03	0.00	0.00	0.10	0.05	0.13
Leaf RGR_{ip} ~axis RGR_{ip}	P	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
	R^2	0.41	0.34	0.34	0.42	0.45	0.57

not shown). This relationship was significant at all leaf positions (Table 4).

There were strong relationships between the final size and the maximum absolute growth rate and between the duration of growth and the relative growth rate

Final organ size and maximum absolute growth rate (AGR_{max})

For each organ, there was a positive relationship between final size and AGR_{max} (Fig. S2). For the GU axes and the leaves, the slopes of these relationships were significantly different between the two cultivars (Fig. S2a, b respectively). For the inflorescence axes the slopes and y -intercepts of these relationships were similar for Cogshall and José (Fig. S2c).

Duration of growth and relative growth rate (RGR_{ip})

For each organ of each cultivar, the duration of growth decreased and the RGR_{ip} increased with the increase of mean temperatures (Fig. 5). There was a linear relationship between RGR_{ip} and the duration of growth when considering each organ and cultivar separately, especially for inflorescence axes (Fig. 5a). However, for all organs and cultivars together, there was a negative power relationship with a double asymptote between RGR_{ip} and the duration of growth (Fig. 5a). For the axes, the horizontal asymptote was at 5.6 days and the vertical asymptote was at 0.07 day^{-1} . This common relationship between organs and cultivars was confirmed by the log-log relationships. Indeed, there was a common slope between organs and cultivars (Fig. 5b, common slope = -0.89) significantly lower than 1 (test for isometry: $P < 0.01$). Within each cultivar, the y -intercept was

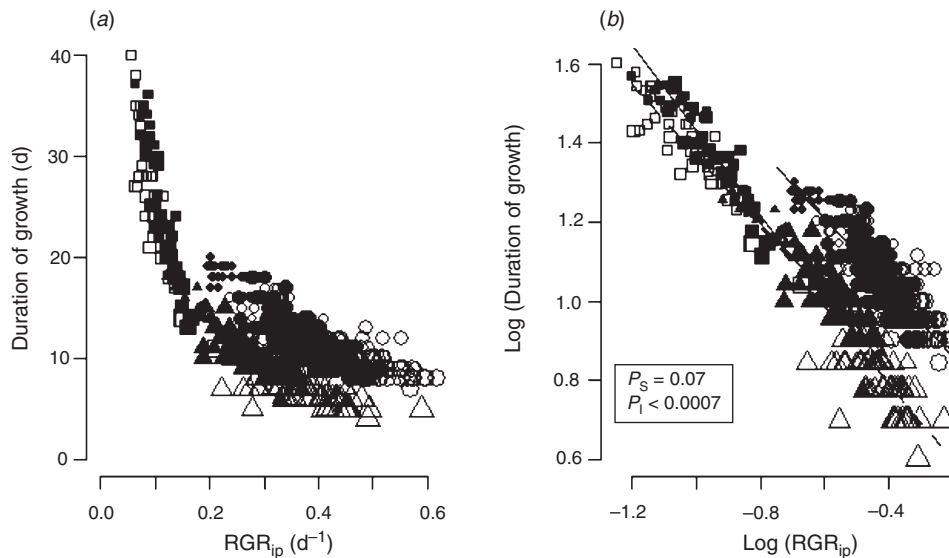


Fig. 5. Relationships between the relative growth rate at the time of the maximum absolute growth rate (RGR_{ip}) and the duration of growth for two mango cultivars, Cogshall (open symbols and broken line) and José (closed symbols and solid line) and for three organs: growth unit axes (Δ), leaves ($\circ$) and inflorescence axes ($\square$) on a linear scale (a) and on a logarithmic scale of base-10 (b). Symbol size is proportional to mean temperature (the larger the symbol, the higher the mean temperature). Gray lines represent the significant linear regressions for each type of organ of each cultivar ($R^2 > 0.64$, $P < 0.01$). P_S and P_I in the insets are the P -values of the analysis of covariance testing for cultivar and organ effects on the slope and the y -intercept of the relationship respectively. The significance level adjusted by Bonferroni's correction was $\alpha_{adj} = 0.0007$.

similar between GU and inflorescence axes, but was significantly higher for the leaves (Fig. 5b).

Discussion

Working *in natura* allowed us to study development and growth patterns of adult trees. However, it induces an inability to control environmental parameters, in particular, air temperature. Our experimental scheme based on different orchards located at different elevations and across different periods led to a range of temperatures that overlapped the optimum range for mango vegetative growth. Under these conditions, our results highlighted strong effects of the air temperature on the growth of GU axes and leaves, as well as on inflorescence axes. Other uncontrolled environmental parameters, like the photoperiod, which does not fluctuate so much throughout the year (650 to 805 min), may explain a part of the variability observed in these relationships. Our results made it possible to obtain more insights into three mechanisms underlying organ growth: the genotype $\times$ environment interaction, the preformation or neoformation of vegetative organs and the co-ordination between the growth parameters of vegetative and reproductive organs. The hypothesis that these three mechanisms would reflect different trophic status will be explored.

The genotype $\times$ environment interaction differed between vegetative and reproductive organs

The cultivar had contrasted effects on the growth parameters of vegetative and reproductive organs. Growth parameter values of the inflorescence axes were similar for the two cultivars (Table 1). The effects of temperature on duration of growth and on RGR_{ip} of

inflorescence axes (Figs 2f, 3f respectively) were the same for Cogshall and José (same slope and y -intercept). In contrast, there was a significant cultivar effect on the growth parameters of vegetative organs, both GU axes and leaves, except for the AGR_{max} of GU axes (Tables 1, 2). Even if the two cultivars shared the same slope in the relationships between duration of growth and temperature, on the one hand and RGR_{ip} and temperature, on the other hand, they had different y -intercepts in the two cases, indicating different responses to temperature (Figs 2d, e, 3d, e respectively). Phenotypic plasticity is the ability of a given genotype to produce alternative phenotypes in response to environmental conditions (West-Eberhard 1989). The genotype $\times$ environment interaction specifies that the environment effect differs between genotypes (DeWitt and Scheiner 2004). If this interaction is significant, genotypes react differently to environment, whereas if it is non-significant, genotypes react similarly to environment (Nicotra *et al.* 2010). Our results showed that the genotype $\times$ environment interaction depended strongly on the organ. Indeed, it was non-significant for reproductive organs and significant for vegetative organs. Our study is a first step and other cultivars should be considered before making this a general rule.

Size and temporal growth dependencies existed between the axis and the leaves it bears

Few studies have focussed on the relationships between the growth of a GU axis and the leaves it bears and they mainly focus on final size dependencies. A positive relationship between leaf size and shoot length, diameter or volume is usually shown (Barlow 1980; Pieters 1986; Normand *et al.* 2008). Our results

highlighted a strong effect of leaf position on size dependencies within the GU entity (Table 4). There was a significant positive relationship between the final sizes of the axis and of its proximal leaf, whereas this relationship was not significant for the subdistal and first distal leaves. Goguet (1995) described the mango GU as a mixed shoot, i.e. composed of a proximal set of preformed nodes and a distal set of neoformed nodes. Preformed nodes and leaves are distinctive before budburst, whereas neoformed nodes and leaves develop at or after budburst (Hallé and Martin 1968; Steingraeber 1982). There are differences of sizes (Powell 1992) and patterns of expansion (Seleznova and Greer 2001) between preformed and neoformed leaves. Few studies have addressed the evolution of the relationship between the GU axis and its leaves from the preformed to the neoformed zone of the GU. One of them showed a change in the ratio between the GU axis and the leaf between preformed and neoformed zones (Lauri and Térouanne 1995). Our results also highlighted a modification of the size dependencies between these two zones. Two hypotheses could be proposed to explain how leaf development time with regard to growth unit morphogenesis (preformation vs neoformation) influenced size dependencies within the GU entity. They involved both endogenous and exogenous factors. First, we could consider that at the time of budburst, the more developed preformed leaves would be greater sinks for resources, which would limit the availability of the resources needed for the cell division of neoformed leaves. This would result in smaller distal leaves. This hypothesis is in agreement with a previous study showing that leaf size in mango is determined by differences in cell number (Taylor 1970). Second, our study showed a positive effect of the temperature on final leaf size for the subdistal and first distal leaves of José (Table 3). There is a mean delay of at least two months between the mango vegetative bud formation and its burst (personal observation not published), which could explain why the size of organs preformed a few months before budburst did not show any relationship with current temperatures at the time of budburst. For Cogshall, temperature did not affect final leaf size at all leaf positions (Table 3), indicating that the cultivar modulated the effect of temperature on size coordination within the GU entity.

Our study extended co-ordination of growth towards the temporal aspects. To the best of our knowledge, no previous study had focussed on the temporal relationship within the GU entity. For the two cultivars and at all leaf positions, a positive relationship was revealed between the durations of growth of both the axis and its leaves (Table 4; Fig. 4b). This temporal dependency within the GU entity seemed to result from a strong constraint imposed on growth durations by temperature (Fig. 2d–f). Our study thus highlighted strong interplays between endogenous and exogenous factors that modulated the size and temporal dependencies between the growth of topologically-connected organs with simultaneous growth.

A unique allometric relationship was observed between relative growth rate and duration of growth in response to temperature across vegetative and reproductive organs

Previous studies highlighted a negative linear relationship between the duration of growth and the leaf growth rate, whether it be the initial relative growth rate (Cookson *et al.*

2005) or the absolute growth rate (Aguirrezabal *et al.* 2006). Since the relationships between temperature and duration of growth and between temperature and RGR_{ip} were linear (Figs 2d–f, 3d–f), we expected a linear, or isometric, relationship between duration of growth and RGR_{ip} . This was true when considering each organ of each cultivar separately (Fig. 5a). However, when considering all organs and cultivars together, there was a negative power relationship between duration of growth and RGR_{ip} . An emerging result of our study was a common allometric coefficient in the relationship between duration of growth and RGR_{ip} across all organs, vegetative or reproductive and across the two cultivars (Fig. 5b). There was, however, a clear effect of the organ on the y -intercept, with, independently of the cultivar, the same y -intercept for vegetative and reproductive axes, but a different y -intercept for leaves (Fig. 5b). Inflorescence axes and GU axes are homologous structures (Bell 1991) and were studied in one-dimension (length of the axis), whereas the leaves are a different structure and were studied in two-dimensions (leaf area). This could explain the different y -intercepts for axes and leaves.

The variation in final size of an organ is mainly due to variation in the initial size, in growth rate or in duration of growth (Nijhout 2011). In response to water deficit, the decrease of the leaf absolute growth rate in *A. thaliana* (Aguirrezabal *et al.* 2006) or of the leaf relative growth rate in sunflower (Pereyra-Irujo *et al.* 2008) associated with an increase of the duration of growth can lead to a low plasticity of the final leaf area by a compensation of these two opposite effects. Our study highlighted an allometric relationship with a vertical and a horizontal asymptote between duration of growth and RGR_{ip} in response to temperature variations in mango (Fig. 5a). This relationship led to a non-compensation between the opposite effects of duration of growth and RGR_{ip} , which could explain a part of the high variability of the final organ size. Around the vertical asymptote (0.07 day^{-1} for the axes, Fig. 5a), an increase in temperature dramatically decreased the duration of growth, whereas the RGR_{ip} remained quite stable. This led to a smaller final organ size, in agreement with the negative effect of temperature on the final inflorescence size (Fig. 2c). Since vegetative organs were located in the bend of the power relationship (Fig. 5a), it is not possible to accurately predict the effect of temperature on final vegetative organ sizes (Fig. 2a, b). In our range of temperature, our study quantified a minimum RGR_{ip} (0.07 day^{-1}), as well as a minimum duration of growth (5.6 days), for both vegetative and reproductive axes and for the two cultivars.

The relative growth rate could be related to the trophic status of the organ

Growth rates are defined through two main concepts, the absolute growth rate and the relative growth rate. The absolute growth rate usually refers to the sink strength (Grossman and DeJong 1995). Our study showed positive relationships between AGR_{max} and the final organ size, for three different mango organs (Fig. S2), indicating a strong relationship between sink strength and sink size (South 1995). Temperature has a major positive effect on leaf growth rate (Milthorpe 1959; Hussey 1963). Our results showed a small effect of temperature on mango leaf AGR_{max} (Fig. 3b), probably because of the high variability of final leaf sizes (Fig. 2b). However, the highest value of the AGR_{max} of

leaves, i.e. the potential leaf AGR_{max} , increased with temperature (Fig. 3b). In contrast, the minimal value of the AGR_{max} of leaves did not vary with temperature (Fig. 3b), probably in relation to the stability of the minimal leaf size across the temperature range (Fig. 2b). Whereas most studies consider the effect of temperature only on the AGR_{max} of leaves, our study also investigated this effect on the AGR_{max} of GU and inflorescence axes. Temperature did not affect the AGR_{max} of vegetative and reproductive axes (Fig. 3a, c), probably in relation to the high variability of the final axis size and to the negative effect of temperature on this latter growth parameter, especially for inflorescence axes (Fig. 2a, c).

The relative growth rate usually refers to the sink activity (Grossman and DeJong 1995). Our study highlighted a strong positive effect of temperature on RGR_{ip} for three mango organs (Table 3; Fig. 3d–f). Moreover, despite different sizes between proximal and distal leaves, RGR_{ip} was remarkably constant across leaf positions (Table 2). Slope analysis showed that the positive effect of temperature was stronger for the leaves than for inflorescence axes. We hypothesised that these differences were related to the trophic status of the organ. Leaves are autotrophic organs and represent the major source of carbohydrates for plant growth (Wardlaw 1990). The young leaf is first a sink and then a source of carbohydrates (Turgeon 1989), leading to a direct effect of temperature on the RGR_{ip} of the leaves through resource acquisition. In contrast, inflorescences are mainly heterotrophic organs. The adult leaves are the main source of carbohydrates for inflorescence growth, even if the young inflorescence is able to produce a part of its own required carbohydrates (Lebon *et al.* 2005). Carbohydrate translocation from the leaves to the young inflorescence takes place through the phloem network, leading to an indirect effect of temperature on inflorescence RGR_{ip} . The availability and the proximity to the source of carbohydrates affect the ability of an organ to import carbohydrates (Ho 1988) and, consequently its RGR_{ip} .

Conclusions

The study of the effect of temperature on the growth of three mango organs provided new information on endogenous mechanisms underlying tree growth. Our study revealed that the genotype $\times$ environment interaction depended on the organ and that various patterns of size and temporal dependencies existed during the growth of vegetative and reproductive organs. We suggested that these differences could be related to the pre- vs neof ormation of the organ and to its ability to synthesise carbohydrates. This study on mango tree *in natura* showed a high coordination between growth parameters underlying the allometric relationships linking organ sizes. Indeed, the relationship between duration of growth and RGR_{ip} was allometric, denoting a high degree of coordination within the tree between vegetative and reproductive organs and across the two mango cultivars.

Acknowledgements

We thank Doralice Jessu and Emilie Serin for technical assistance during the experiment, Patrick Fournier for temperature probes, Alexandre Law-Yat and Raoul Zitte for hosting our experiments on their mango orchards and Christine Granier for her help on the choice of growth parameters. We also thank two anonymous reviewers for valuable comments and suggestions. This work was funded by CIRAD, the French government, the Regional Council of Reunion

Island and the European Agricultural Fund for Rural Development (EAFRD, No. 111.34).

References

- Adams SR, Cockshull KE, Cave CRJ (2001) Effect of temperature on the growth and development of tomato fruits. *Annals of Botany* **88**, 869–877. doi:10.1006/anbo.2001.1524
- Aguirrezabal L, Bouchier-Combaud S, Radziejewski A, Dauzat M, Cookson SJ, Granier C (2006) Plasticity to soil water deficit in *Arabidopsis thaliana*: dissection of leaf development into underlying growth dynamic and cellular variables reveals invisible phenotypes. *Plant, Cell & Environment* **29**, 2216–2227. doi:10.1111/j.1365-3040.2006.01595.x
- Barlow HWB (1980) The relationship between leaf size and shoot length in apple. *Journal of Horticultural Science* **55**, 279–283.
- Bell AD (1991) 'Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology.' (Oxford University Press: New York)
- Ben Haj Salah H, Tardieu F (1995) Temperature affects expansion rate of maize leaves without change in spatial distribution of cell length (analysis of the coordination between cell division and cell expansion). *Plant Physiology* **109**, 861–870.
- Bruhn D, Leverenz JW, Saxe H (2000) Effects of tree size and temperature on relative growth rate and its components of *Fagus sylvatica* seedlings exposed to two partial pressures of atmospheric $[CO_2]$. *New Phytologist* **146**, 415–425. doi:10.1046/j.1469-8137.2000.00661.x
- Callaham RZ (1962) Geographic variability in growth of forest trees. In 'Tree growth'. (Ed. TT Kozlowski) pp. 311–325. (Ronald Press: New York)
- Chacko EK (1986) Physiology of vegetative and reproductive growth in mango (*Mangifera indica* L.) trees. In 'Proceedings of the First Australian Mango Research Workshop'. pp. 54–70. (CSIRO Publishing: Melbourne)
- Cookson SJ, Lijsebettens MV, Granier C (2005) Correlation between leaf growth variables suggest intrinsic and early controls of leaf size in *Arabidopsis thaliana*. *Plant, Cell & Environment* **28**, 1355–1366. doi:10.1111/j.1365-3040.2005.01368.x
- Cookson SJ, Chenu K, Granier C (2007) Day length affects the dynamics of leaf expansion and cellular development in *Arabidopsis thaliana* partially through floral transition timing. *Annals of Botany* **99**, 703–711. doi:10.1093/aob/mcm005
- Davenport TL (2009) Reproductive physiology. In 'The mango. Botany, production and uses'. 2nd edn. (Ed. RE Litz) pp. 97–169. (CAB International: Wallingford, UK)
- DeWitt TJ, Scheiner SM (2004) Phenotypic variation from single genotypes. In 'Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches'. (Eds TJ DeWitt, SM Scheiner) pp. 1–9. (Oxford University Press: Oxford)
- Goguey T (1995) Approche architecturale des mécanismes de la croissance aérienne et de la floraison du manguiier. PhD thesis, Université de Montpellier II, Montpellier, France.
- Goudriaan J, Van Laar HH (1994) 'Modelling potential crop growth processes.' (Kluwer Academic Publishers: Dordrecht, The Netherlands)
- Granier C, Tardieu F (2009) Multi-scale phenotyping of leaf expansion in response to environmental changes: the whole is more than the sum of parts. *Plant, Cell & Environment* **32**, 1175–1184. doi:10.1111/j.1365-3040.2009.01955.x
- Granier C, Massonnet C, Turc O, Muller B, Chenu K, Tardieu F (2002) Individual leaf development in *Arabidopsis thaliana*: a stable thermal-time-based programme. *Annals of Botany* **89**, 595–604. doi:10.1093/aob/mcf085
- Grossman YL, DeJong TM (1995) Maximum fruit growth potential following resource limitation during peach growth. *Annals of Botany* **75**, 561–567. doi:10.1006/anbo.1995.1059
- Hallé F, Martin R (1968) Étude de la croissance rythmique chez l'hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. – Arg., Euphorbiacées, Crotonoïdées). *Adansonia* **8**, 475–503.

- Ho LC (1988) Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **39**, 355–378. doi:10.1146/annurev.pp.39.060188.002035
- Hussey G (1963) Growth and development in the young tomato: I. The effect of temperature and light intensity on growth of the shoot apex and leaf primordia. *Journal of Experimental Botany* **14**, 316–325. doi:10.1093/jxb/14.2.316
- Junttila O (1986) Effects of temperature on shoot growth in northern provenances of *Pinus sylvestris* L. *Tree Physiology* **1**, 185–192. doi:10.1093/treephys/1.2.185
- Lauri P-É, Térouane É (1995) Analyse de la croissance primaire de rameaux de pommier (*Malus × domestica* Borkh.) au cours d'une saison de végétation. *Canadian Journal of Botany* **73**, 1471–1489. doi:10.1139/b95-160
- Lebon G, Brun O, Magné C, Clément C (2005) Photosynthesis of the grapevine (*Vitis vinifera*) inflorescence. *Tree Physiology* **25**, 633–639. doi:10.1093/treephys/25.5.633
- Milthorpe FL (1959) Studies on the expansion of the leaf surface. I. The influence of temperature. *Journal of Experimental Botany* **10**, 233–249. doi:10.1093/jxb/10.2.233
- Morgan DC, Warrington IJ, Halligan EA (1985) Effect of temperature and photosynthetic photon flux density on vegetative growth of kiwifruit (*Actinidia chinensis*). *New Zealand Journal of Agricultural Research* **28**, 109–116. doi:10.1080/00288233.1985.10427003
- Nicotra AB, Atkin OK, Bonser SP, Davidson AM, Finnegan EJ, Mathesius U, Poot P, Purugganan MD, Richards CL, Valladares F, van Kleunen M (2010) Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* **15**, 684–692. doi:10.1016/j.tplants.2010.09.008
- Nijhout HF (2011) Dependence of morphometric allometries on the growth kinetics of body parts. *Journal of Theoretical Biology* **288**, 35–43. doi:10.1016/j.jtbi.2011.08.008
- Normand F, Bissery C, Damour G, Lauri P-É (2008) Hydraulic and mechanical stem properties affect leaf-stem allometry in mango cultivars. *New Phytologist* **178**, 590–602. doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02380.x
- Normand F, Pambo Bello AK, Trottier C, Lauri P-É (2009) Is axis position within tree architecture a determinant of axis morphology, branching, flowering and fruiting? An essay in mango. *Annals of Botany* **103**, 1325–1336. doi:10.1093/aob/mcp079
- Peacock JM (1976) Temperature and leaf growth in four grass species. *Journal of Applied Ecology* **13**, 225–232. doi:10.2307/2401942
- Pereyra-Irujo GA, Velazquez L, Lechner L, Aguirrezabal LAN (2008) Genetic variability for leaf growth rate and duration under water deficit in sunflower: analysis of responses at cell, organ, and plant level. *Journal of Experimental Botany* **59**, 2221–2232. doi:10.1093/jxb/ern087
- Pieters GA (1986) Relation between the diameter of the growing shoot and the mature size of leaves and flower head of sunflower. *Physiologia Plantarum* **68**, 113–118. doi:10.1111/j.1399-3054.1986.tb06604.x
- Poiré R, Wiese-Klinkenberg A, Parent B, Mielewicz M, Schurr U, Tardieu F, Walter A (2010) Diel time-courses of leaf growth in monocot and dicot species: endogenous rhythms and temperature effects. *Journal of Experimental Botany* **61**, 1751–1759. doi:10.1093/jxb/erq049
- Poorter H, Remkes C (1990) Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* **83**, 553–559. doi:10.1007/BF00317209
- Powell GR (1992) Patterns of leaf size and morphology in relation to shoot length in *Tsuga canadensis*. *Trees – Structure and Function* **7**, 59–66.
- R Development Core Team (2011) 'R: a language and environment for statistical computing.' (R Foundation for statistical computing: Vienna, Austria). Available at: <http://www.R-project.org/> [Verified 15 October 2012]
- Ramírez F, Davenport TL (2010) Mango (*Mangifera indica* L.) flowering physiology. *Scientia Horticulturae* **126**, 65–72. doi:10.1016/j.scienta.2010.06.024
- Scarrone F (1972) Premières observations sur le gravimorphisme d'un arbre tropical a croissance par vagues, le manguiier (*Mangifera indica* L.). *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris* **275**, 205–207.
- Seleznyova AN, Greer DH (2001) Effects of temperature and leaf position on leaf area expansion of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) shoots: development of a modelling framework. *Annals of Botany* **88**, 605–615. doi:10.1006/anbo.2001.1513
- South DB (1995) Relative growth rates: a critique. *South African Forestry Journal* **173**, 43–48. doi:10.1080/00382167.1995.9629690
- Steingraeber DA (1982) Heterophylly and neoformation of leaves in sugar maple (*Acer saccharum*). *American Journal of Botany* **69**, 1277–1282. doi:10.2307/2442752
- Sukhvilal N, Hetherington SE, Whitley AW, Smith MK, Vithanage V (2000) Effect of temperature on inflorescence development and floral biology of mango (*Mangifera indica* L.). *Acta Horticulturae* **509**, 601–608.
- Taylor FJ (1970) Some aspects of the development of mango (*Mangifera indica* L.) leaves. I. Leaf area, dry weight and water content. *New Phytologist* **69**, 377–394. doi:10.1111/j.1469-8137.1970.tb02436.x
- Teskey RO, Hinckley TM (1981) Influence of temperature and water potential on root growth of white oak. *Physiologia Plantarum* **52**, 363–369. doi:10.1111/j.1399-3054.1981.tb06055.x
- Turgeon R (1989) The sink–source transition in leaves. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **40**, 119–138. doi:10.1146/annurev.pp.40.060189.001003
- Wardlaw IF (1990) The control of carbon partitioning in plants. *New Phytologist* **116**, 341–381. doi:10.1111/j.1469-8137.1990.tb00524.x
- West-Eberhard MJ (1989) Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**, 249–278. doi:10.1146/annurev.es.20.110189.001341

V. Résultats

1. Effet de la température sur la croissance et le développement des organes

B. Effet des variations journalières de la température sur la croissance de l'UC

a. Objectifs

Dans la partie précédente, la température a été considérée en moyenne sur une période de la croissance de l'organe. L'objectif principal de cette expérimentation est d'étudier l'influence des variations journalières de la température sur la croissance de deux organes du manguiier: l'axe de l'UC et la feuille.

b. Matériels et méthodes

Cette expérimentation complémentaire a eu lieu en décembre 2011 sur un verger situé à Bassin Plat, Saint-Pierre, Île de La Réunion. Une station météo située à proximité du verger enregistrait les températures toutes les quinze minutes.

La croissance de trente UCs a été suivie du débourrement jusqu'à l'arrêt de leur croissance, pour deux cultivars de manguiier: Cogshall et José (quinze UCs par cultivar). Trois feuilles ont été suivies par UC (feuille proximale, sub-distale et la première feuille distale).

La croissance des organes a été mesurée tous les jours, trois fois par jour : au lever du soleil, quand le soleil est au zénith et au coucher du soleil. La croissance a été considérée par la suite sur trois périodes : pendant la nuit (croissance entre les mesures au coucher et au lever du soleil), pendant la matinée (croissance entre la mesure au lever du soleil et celle réalisée quand le soleil est au zénith) et pendant l'après-midi (croissance entre la mesure quand le soleil est au zénith et celle réalisée au coucher du soleil). Les longueurs des axes principaux des UCs, les longueurs et les largeurs maximales des limbes foliaires ont été mesurées.

Afin d'étudier l'influence de la température, les vitesses relatives de croissance (RGRs) ont été calculées pour chacune des trois périodes grâce à l'équation suivante :

$$RGR = \frac{\ln(A_2 / A_1)}{dt} \quad (1)$$

où A_1 et A_2 sont les dimensions de l'organe aux temps t_1 (début de la période) et t_2 (fin de la période). Dans cette analyse, le RGR est calculé pour chaque période tout au long de la

V. Résultats

1. Effet de la température sur la croissance et le développement des organes

croissance des organes. Ce calcul diffère de l'expérimentation précédente où le RGR a été calculé au temps où la vitesse absolue de croissance est maximale.

Sachant la relation linéaire positive entre la température et le RGR (cf. Dambreville *et al.*, 2012a), les RGRs ont été recalculées pour une température référence de 27.5°C (température moyenne en considérant toutes les périodes) afin de tester l'effet de la période sur le RGR séparément de l'effet de la température.

$$\text{RGR}_{27.5^{\circ}\text{C}} = \frac{\ln(A_2 / A_1)}{dt} \times \frac{(T_{\text{ref}} - T_{\text{base}})}{(T - T_{\text{base}})} \quad (2)$$

où T est la température de la période, $T_{\text{base}} = 14.01^{\circ}\text{C}$ pour Cogshall et 13.50°C pour José et $T_{\text{ref}} = 27.5^{\circ}\text{C}$ (cf. Annexe 4 pour la détermination des températures de base).

Des analyses de variance et de covariance ont été utilisées pour tester l'influence de la température et de la période de la journée sur RGR et $\text{RGR}_{27.5^{\circ}\text{C}}$ pour chaque organe et chaque cultivar.

c. Résultats et discussion

Les températures moyennes pendant la période étaient significativement différentes en fonction de la période considérée (Fig. V-1): en moyenne 23.7°C pendant la nuit, 28.5°C pendant la matinée et 30.2°C pendant l'après-midi (P value analyse de variance $< 2.2\text{e-}16$).

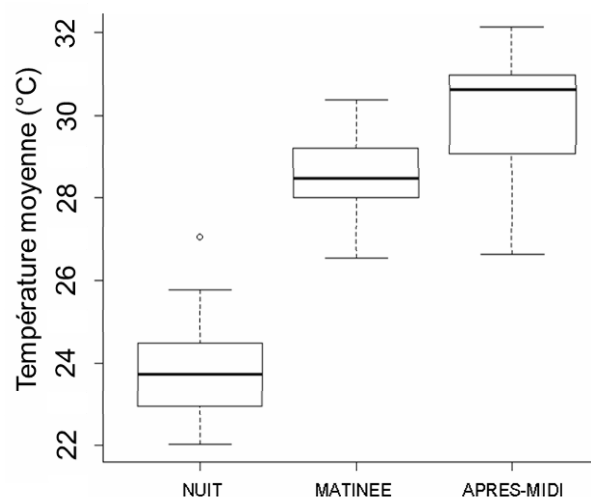


Figure V-1. Température moyenne ($^{\circ}\text{C}$) pour chaque période étudiée.

V. Résultats

1. Effet de la température sur la croissance et le développement des organes

Nos résultats montrent que quel que soit l'organe et le cultivar considéré, c'est durant la journée (matinée et après-midi) que le RGR est le plus élevée et durant la nuit qu'il est le plus faible (Tableau V-1, Période). Les résultats précédents, ont montré que la température moyenne sur plusieurs jours (T_{m50} , de 19.3 à 28.5°C) a un effet positif sur le RGR au point d'inflexion (Dambreville *et al.*, 2012a). Un RGR plus faible la nuit pourrait donc être dû à des températures beaucoup plus fraîches la nuit, comparées à celles de la journée (Fig. V-1). On remarque que pour les axes des UCs, c'est durant l'après-midi que le RGR est le plus élevé alors que pour les feuilles, c'est durant la matinée qu'il est le plus élevé (Tableau V-1).

Tableau V-1. Résultats de l'analyse de covariance montrant l'effet de la température et de la période de la journée sur la vitesse relative de croissance (RGR) durant la période pour les axes et les feuilles de deux cultivars de manguiers : Cogshall et José. Les valeurs présentées sont les Estimates des analyses de covariance. Le signe de l'estimate traduit l'effet positif ou négatif du facteur sur le RGR. NS : non significatif. P value seuil = 0.05.

		Axe		Feuille	
		Cogshall	José	Cogshall	José
Température		-0.02	-0.02	-0.04	-0.02
Période	Nuit	-1.11	-1.14	-3.64	-1.19
	Matinée	NS	1.73	5.29	2.67
	Après-midi	3.58	2.31	3.91	1.80
Température : Période	Température : Nuit	0.08	0.08	0.21	0.09
	Température : Matinée	NS	-0.03	-0.13	-0.06
	Température : Après-midi	-0.09	-0.05	-0.07	-0.02

Si on s'intéresse à l'effet de la température à l'intérieur de chaque période (Tableau V-1, Température : Période), nos résultats montrent un effet négatif de la température sur le RGR moyen de la période pendant la matinée et l'après-midi. Cet effet négatif montre que durant la journée, quand les températures deviennent trop élevées, il y a diminution du RGR, probablement via une fermeture des stomates afin de diminuer les pertes d'eau par transpiration. Ce résultat montre qu'il y a probablement une sortie de la zone optimale de température pour la croissance durant les journées trop chaudes. A l'inverse, on constate que pendant la nuit il y a bien un effet positif de la température sur le RGR.

Quel que soit le cultivar et l'organe considéré, il y a un effet négatif de petite ampleur de la température moyenne de la période sur le RGR (Tableau V-1, Température). Cet effet négatif est probablement dû au fait que pour deux des trois périodes considérées (matinée et après-midi), il y a un effet négatif de la température sur le RGR de la période (Tableau V-1, Température : Période).

V. Résultats

1. Effet de la température sur la croissance et le développement des organes

Afin de s'affranchir de l'effet de la température, nous avons recalculé le RGR pour une température de 27.5°C. Ce nouveau $RGR_{27.5^{\circ}C}$ permet de s'intéresser plus précisément à l'effet de la période.

Nos résultats montrent alors que quel que soit le cultivar (Cogshall et José) et l'organe (Axe de l'UC ou feuille), c'est durant la nuit que le $RGR_{27.5^{\circ}C}$ est le plus élevé. Il est plus faible durant la matinée et intermédiaire durant l'après-midi (Tableau V-2). Ce résultat confirme que l'effet positif de la température sur le RGR est responsable d'un RGR plus faible durant la nuit (Tableau V-1, Période).

Tableau V-2. Résultats de l'analyse de variance montrant l'effet de la période de la journée sur la vitesse relative de croissance recalculée à 27.5°C ($RGR_{27.5^{\circ}C}$) des axes et des feuilles de deux cultivars de manguiers : Cogshall et José. Les valeurs présentées sont les Estimates des modèles. Toutes les modalités sont significativement différentes. P value seuil = 0.05.

	Axe		Feuille	
	Cogshall	José	Cogshall	José
Nuit	0.24	0.25	0.50	0.42
Matinée	0.18	0.15	0.43	0.24
Après-midi	0.22	0.21	0.46	0.37

Le $RGR_{27.5^{\circ}C}$ plus faible durant la matinée peut s'expliquer par le fait que suite à la croissance qui a eu lieu pendant la nuit, les réserves carbonées disponibles pour la croissance sont épuisées au matin. La croissance n'a alors probablement pas le temps de s'effectuer pendant la matinée (le temps que la photosynthèse se remette en marche au lever du soleil).

Pantin *et al.* (2011) ont montré que durant la croissance de la feuille, il y a un changement de limitation métabolique (RGR plus élevé la journée que la nuit) vers limitation hydraulique (RGR plus élevé la nuit que la journée). Si on considère l'évolution du $RGR_{27.5^{\circ}C}$ en fonction de la croissance de l'organe, on constate que tout au long de la croissance, c'est plutôt pendant la nuit que le $RGR_{27.5^{\circ}C}$ est le plus élevé (Fig. V-2). Pour les axes de José et les feuilles de Cogshall et José, on constate cependant que le $RGR_{27.5^{\circ}C}$ de l'après-midi semble plus élevé aux alentours du 5^{ème} jour après débourrement.

V. Résultats

1. Effet de la température sur la croissance et le développement des organes

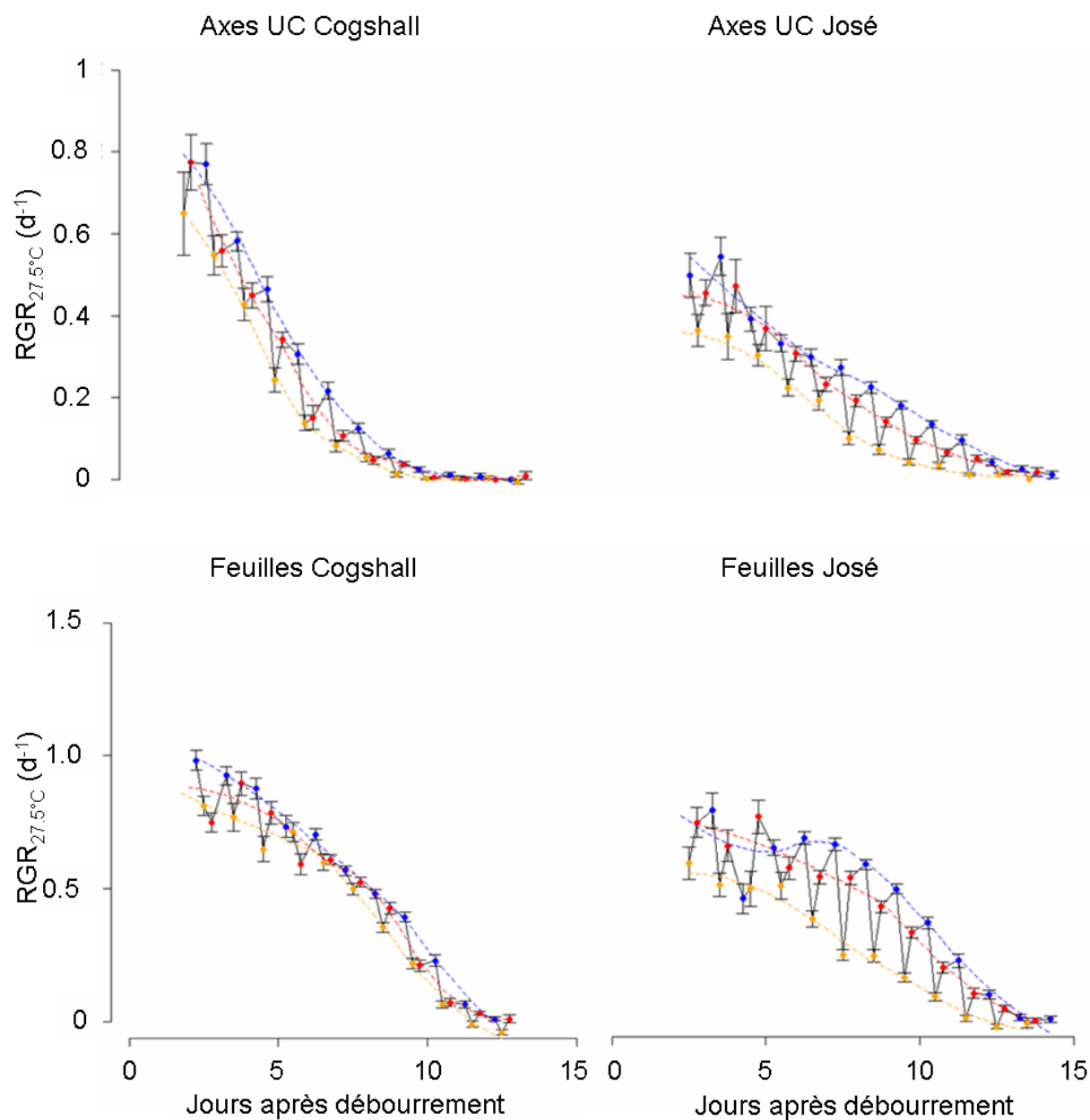


Figure V-2. Évolution du $RGR_{27.5^{\circ}\text{C}}$ au cours de la croissance des axes des UCs et des feuilles de Cogshall et José. Les couleurs représentent la période de la journée : nuit (bleu), matinée (jaune) et après-midi (rouge). Les courbes de couleurs représentent l'évolution du $RGR_{27.5^{\circ}\text{C}}$ pour chaque période et sont obtenues grâce à un ajustement polynomial.

Synthèse des points clés du chapitre V-1

- L'effet de la température a été étudié sur la croissance et le développement du manguiier à l'échelle de l'organe pour l'axe de l'UC, ses feuilles et l'axe de l'inflorescence.
- Quel que soit l'organe ou le cultivar, la température exerce un effet négatif sur la durée des stades de développement des organes.
- Quel que soit l'organe ou le cultivar, la température exerce un effet positif sur les vitesses relatives de croissance et négatif sur les durées de croissance.
- L'interaction cultivar $\times$ température est non significative pour les inflorescences alors qu'elle est significative pour les UCs.
- A l'échelle de l'UC, il existe une coordination temporelle entre l'axe de l'UC et ses feuilles quelles que soient leurs positions (relation positive entre les durées de croissance de l'axe de l'UC et de ses feuilles).
- A l'échelle de l'UC, il existe une corrélation entre les dimensions finales de l'axe de l'UC et de sa feuille proximale. L'absence de relation entre l'axe de l'UC et ses feuilles distales traduit probablement une différence de préformation pour la feuille proximale vs. néoformation pour les feuilles distales.
- La relation entre durée de croissance et vitesse relative de croissance est caractérisée par un coefficient allométrique commun entre organes et cultivars.
- A l'échelle de la journée, les températures fraîches de la nuit entraînent une diminution de la vitesse relative de croissance des axes et feuilles de l'UC. A température égale, la vitesse relative de croissance est plus élevée la nuit.
- Une augmentation des températures entraîne une diminution de la vitesse relative de croissance durant la matinée et l'après-midi, alors qu'elle entraîne une augmentation de la vitesse relative de croissance pendant la nuit.

2. Coordination entre les processus de croissance et de développement des organes

L'objectif de cette partie est d'étudier la coordination entre les processus de croissance et de développement conduisant à l'élaboration de l'architecture de l'arbre. Pour parvenir à cet objectif, nous nous sommes intéressés conjointement aux stades de développement (discrétisation du développement) et à la croissance (processus continu) du manguiier à l'échelle de l'organe (axe de l'UC, feuille et axe de l'inflorescence).

Ces résultats sont issus de la « Base Température ». Nous avons vu dans le chapitre précédent que la température exerce une forte influence sur la croissance et le développement du manguiier, ce qui induit une variabilité de ces deux processus quand ils sont étudiés en temps calendaire. Afin d'intégrer l'effet de la température pour pouvoir étudier la coordination entre croissance et développement, nous avons utilisé des modèles de temps thermique. Ces modèles sont basés sur les hypothèses suivantes : i) en conditions non limitantes, la température est le seul facteur influençant la vitesse de développement (1/durée d'un stade de développement) d'une plante ou d'un organe, ii) la vitesse de développement est proportionnelle à la température moyenne pendant le stade de développement (Bonhomme, 2000), iii) une somme de temps thermique (TTS exprimée en degré.jour) constante est nécessaire pour compléter chaque stade de développement. La température de base θ est définie par la température en dessous de laquelle le développement n'a pas lieu. La différence entre la température moyenne du jour i (T_{mi}) et θ représente la somme de température effective du jour i . Pendant son développement, un organe accumule les sommes de températures effectives de chaque jour jusqu'à ce qu'il atteigne la TTS à laquelle le stade de développement est complété. On a alors :

$$TTS = \sum_{i=1}^n (T_{mi} - \theta) \cdot \delta$$

où $\delta = 0$ quand $T_{mi} \leq \theta$ ou $\delta = 1$ quand $T_{mi} > \theta$.

Nous avons obtenu les températures de base suivantes en calculant une moyenne des θ obtenus par quatre méthodes différentes (Arnold, 1959 ; Annexe 4) : 14.01°C et 13.51°C pour les UCs et les inflorescences de Cogshall et 13.50°C et 13.08°C pour les UCs et les inflorescences de José.

ARTICLE 2 - Linking growth and development: the concept of
developmental growth stages

En préparation, à soumettre à « Journal of Experimental Botany ».

Linking growth and development: the concept of developmental growth stages

Anaëlle DAMBREVILLE, Pierre-Eric LAURI, Frédéric NORMAND & Yann GUEDON

ABSTRACT

Growth and development are often studied as two separated processes. Our aim was to investigate the coordination between growth and development using growth stages and developmental stages, both determined independently. We chose the mango tree as plant model and we considered three types of organ, namely the growth unit axis, its attached leaves and the inflorescence, and two cultivars. For each growth unit, three leaves located at precise position along the axis have been described. Two types of data were collected during the shoot and inflorescence follow-up: developmental stages determined in an expert way and organs sizes determined from objective measurements. To give an integrative view of the shoot and inflorescence growth and development, we adopted the following strategy. For a given cultivar, we first built a multi-stage model on the basis of absolute growth rate sequences deduced from the measurements. The growth stages obtained for each growth unit highlighted growth asynchronisms between two topologically-connected organs: the axis and its leaves. Then, we compared these stages with the developmental stages and we obtained strong matches between them. The integrated developmental growth stages emphasized that the developmental stages are highly related to growth rates. Our results are discussed in terms of the possible physiological (hydraulics, biomechanics, carbohydrates partitioning) and developmental (organs preformation versus neoformation) processes which are underlying these stages.

Keywords: development, developmental growth stage, growth, growth-unit, inflorescence, leaf, *Mangifera indica* L., segmentation model.

Introduction

Development is the sum of events that contribute to the progressive elaboration of the body of an organism (Steeves & Sussex, 1989). Plant development is defined as a series of identifiable events resulting in a qualitative (germination, flowering ...) or quantitative (number of leaves, number of flowers ...) modification of plant structure (Gatsuk, 1980; Bonhomme, 2000). Usually, vegetative and reproductive developments are distinguished to study the whole plant development (Fehr *et al.*, 1971; Schneiter & Miller, 1981). A developmental stage, also called phenological stage, characterizes a period when the plant or the organ shows a precise combination of morphological traits. It is generally based on a visible discontinuity of the development process. Nowadays, developmental stages are used for several purposes. In climatology, they are used as indicators of the impact of climate change on the plant development (Legave *et al.*, 2009; Olesen, 2011). In agronomy, developmental stages are used to define the application timing for plant protection against pests (Meier *et al.*, 2009). They are also used to predict flowering and harvest dates (Normand & Léchaudel, 2006). Developmental stages are determined by the expertise of the experimenter and, sometimes, the transition between two successive developmental stages is not obvious (e.g. change in the leaf coloration), which may be a source of uncertainty in the determination of developmental stages succession.

Growth is defined by the irreversible increase of plant dimensions through time, e.g. length, width, diameter, area, volume, weight. Plant growth pattern is often characterized by the cumulative increment of a dimension with time leading to a sigmoidal curve composed of three successive phases: an early accelerating phase where growth is exponential, a linear phase, and a saturation phase (Goudriaan & Van Laar, 1994) where growth tends to zero as the final size is reached. Classical methods of growth analysis often used growth parameters at specific times of the organ's growth (e.g. the relative growth rate at the time when growth is exponential, *i.e.* at the beginning of growth or the absolute growth rate at the inflection point).

Growth and development are often studied separately. However, the partitioning of carbohydrates among organs during plant growth depends on the type of organ, the developmental stage of the organ and on the environmental conditions. Separating growth phenomena from developmental phenomena is thus rather artificial as the two are strongly interrelated. We aimed thus at finding an integrative way to study the growth and development of plant organs. Previous studies considered both growth and development by quantifying developmental stages (e.g. calculation of the mean developmental stage related to the shoot dry weight, Kalu & Fick, 1981; Borreani *et al.*, 2003). Boyes *et al.* (2001) also used quantitative measurements (e.g. total leaf area, rosette dry weight) to quantify the phenotypes of consecutive developmental stages. However, these studies used developmental stages as triggers for the collection of growth data, *i.e.* developmental stages being already pre-defined, and thus did not consider the coordination between development and growth. The BBCH scale describes growth stages of development of many mono- and dicotyledonous plant species (Meier *et al.*, 2009). However, in these stages like in the previous ones, cumulative measurements of growth (e.g. leaf area, axis length) are used to characterize growth, which, at a specific stage, cumulated the effects of the previous stages, and therefore did not represent an information specific to the stage that was quantified. To the best of our knowledge, no study has been achieved considering the integration of growth and development, both determined independently. Our aim was thus to determine "developmental growth stages" that would integrate both developmental stages obtained from an expert point of view and growth stages obtained by measurement of a quantitative variable. To determine growth stages we hypothesized that it was possible to split the growth of an organ into successive stages

V. Résultats

2. Coordination entre croissance et développement

determined by changes in absolute growth rate (based on the assumption that the absolute growth rate changed less within phases than between phases). For this purpose, we used statistical models of segmentation that have been designed to highlight “phase change” during growth processes (Guédon *et al.*, 2007). These models are intended to make explicit some regularity or patterns from measurements.

In tropical and subtropical areas, phenological asynchronisms within the same plant highlight variations of the developmental pattern, *i.e.* the time of beginning and the duration of developmental stages, for a given organ. In our study, we considered the growth and development of three organs of mango tree: the vegetative axis, its attached leaves, and the inflorescence. We considered three leaf positions along the vegetative axis, in order to investigate possible growth asynchronisms between them. We designed our study to answer the following questions: i) How to identify growth stages of vegetative and reproductive organs independently of developmental stages? ii) Do the growth stages allow the investigation of asynchronisms between concomitant and topologically-connected organs (the vegetative axis and the leaves)? iii) Eventually, can we identify integrative “developmental growth stages” that relate both growth characteristics, highlighted by our models, and developmental traits, determined by the literature and based on qualitative and quantitative criteria (e.g. leaf color and angle)?

Materials and methods

Field sites and plant material

Our experiment took place in Reunion Island (21°10'S; 55°50'E) in 2010. Two mango cultivars characterized by their contrasted origin and growth habits were chosen for this study: Cogshall and José. Cogshall is a Floridian cultivar with a dense and compact canopy. José is a local cultivar with an open canopy (Normand *et al.* 2009).

Mango vegetative growth is characterized by the production of growth units (GUs), which are defined as the portions of shoot developed during an uninterrupted period of growth. They are composed of an axis bearing several leaves (Hallé & Martin 1968) growing simultaneously. In Reunion Island, mango vegetative growth occurs from August to May. Mango flowering occurs during the fresh dry season from July to October after a vegetative rest in June. Inflorescences are modified GUs in which leaves are aborted and axillary buds develop into secondary and higher order axes that bear flowers (Bell, 1991; Davenport 2009).

To have some variability in the duration of the developmental stages, we studied the development of mango organs in contrasted temperature conditions. Vegetative organs were studied from February to April 2010 and from September to November 2010. Mango inflorescences were studied from July to November 2010. The organs were studied in three sites for each cultivar. For Cogshall, the sites were located at 65 m, 150 m and 300 m asl. For José, the sites were located at 65 m, 300 m and 450 m asl. All the selected sites were orchards with similar agronomic conditions, *i.e.* tree training, irrigation, fertilization and phytosanitary treatments. An automatic temperature recorder sheltered from the direct sun recorded the air temperature every 15 minutes at each site.

Data collection

Vegetative and reproductive organs were selected at budburst at the periphery of the canopy, from a supporting GU free of pests and diseases. For the GUs, the data sets comprised 72 individuals for Cogshall, corresponding to a total of 1059 measurement occasions (between 11 and 20 occasions per individual), and 54 individuals for José, corresponding to a total of

V. Résultats

2. Coordination entre croissance et développement

907 measurement occasions (between 11 and 23 occasions per individual). For the inflorescences the data sets comprised 43 individuals for Cogshall, corresponding to a total of 1545 measurement occasions (between 18 and 48 occasions per individual), and 47 individuals for José, corresponding to a total of 1699 measurement occasions (between 17 and 53 occasions per individual).

In order to study the effects of leaf position on growth and developmental patterns, we studied three leaves per GU, the “first distal leaf” (leaf at the top of the GU), the “sub-distal leaf” (just below the first distal leaf) and the “proximal leaf” (at the base of the GU).

The developmental stages used in our study (Figs. 1 & 2) have been adapted by F. Normand from Aubert and Lossois (1972). For the inflorescences growth, we split flowering in two stages: the stage F, from the opening of the first flower of the inflorescence to the opening of the last flower of the main axis, and the stage PF, from the opening of the last flower of the main axis to the last flower still open on the inflorescence.

The stage of development of the studied organs was observed at the same time each consecutive day from budburst to the end of growth (approx. 10 to 25 days for the completion of growth of a GU or an inflorescence). The day when the organ reached its mature stage was also noted (stages H and G for GUs and inflorescences, respectively; Figs. 1 & 2). At the same time, the length of GU axes (from the base to the apical bud of the GU axis), the length and maximum width of foliar lamina, and the length of the inflorescence main axis (from the base to the apical bud) were measured. Initial measurements were made as soon as the organs reached a minimal size in order to avoid breakage.

Growth is defined as an increase of biomass through time. The axis is considered as a 1D structure where axis biomass increase is assumed to be roughly proportional to axis length increase (since secondary growth does not occur in the young axis). The leaf is considered as a 2D structure where leaf biomass increase is assumed to be roughly proportional to leaf area increase (changes in leaf thickness are assumed to be negligible during the measurement period).

Leaf area was estimated using the following relationships: leaf area = $0.740 \times \text{leaf length} \times \text{leaf maximum width}$ ($n = 60$, $R^2 = 0.992$, $P < 0.001$) for Cogshall; and leaf area = $0.720 \times \text{leaf length} \times \text{leaf maximum width}$ ($n = 60$, $R^2 = 0.998$, $P < 0.001$) for José. Since young leaves are folded at the central vein, only their length was measured and the leaf area was estimated using the following equation: leaf area = $0.164 \times \text{leaf length}^2$ ($n = 15$, $R^2 = 0.936$, $P < 0.001$) for both cultivars.

V. Résultats

2. Coordination entre croissance et développement

Stage A: Vegetative rest, bud not swollen



Stage B1

- Bud swollen with closed scales



Stage B2

- Beginning of the bud opening
- Leaves grouped together



Stage C

- Bud opening
- Vegetative axis not apparent
- Leaves are beginning to spread out



Stage D

- Vegetative axis apparent
- Spreading out of the leaves
- Petioles at 45° upwards the axis
- Laminas folded at their central veins



Stage E

- Petioles at 90° from the axis
- Laminas half-opened
- Beginning of laminas hanging down



Stage F

- Petioles at 135° downwards the axis
- Laminas totally opened
- Laminas hang limply



Stage G

- Petioles at 90° from the axis
- Leaves become rigid, greenish and are moving upwards



Stage H

- Mature shoot
- Petioles at 45-60° upwards the axis
- Leaves are rigid, dark green, with well-marked veins

Fig. 1. Developmental stages of mango growth unit (vegetative axis and leaves) (adapted by F. Normand from Aubert and Lossois, 1972). Photos: F. Normand.

Stage A: Resting bud, bud not swollen



Stage B1

- Bud swollen with closed scales



Stage B2

- Beginning of the bud opening
- Bud scales are moving away
- Beginning of bracts appearance



Stage C

- Bud opening
- Axis not apparent
- Bud scales are moving away and begin to fall
- Bracts apparent



Stage D1

- Axis apparent
- Bracts apparent
- Secondary axes parallel to the principal axis



Stage D2

- Secondary axes near the base of the inflorescence are moving away from the principal axis
- Bracts begin to fall



Stage E

- Secondary axes are moving away from the principal axis
- Flowers not open
- Bracts fall



Stages F and PF

- Flowering
- Open flowers and flowering buds
- Duration: from the first to the last flower open



Stage G

- End of flowering
- No open flower
- Many dry flowers
- Little green fruits

Fig. 2. Developmental stages of mango inflorescence (adapted by F. Normand from Aubert and Lossois, 1972). Photos: F. Normand.

Base temperature and thermal time models

Temperature has a strong influence on plant growth and development, leading to a high variability of these two processes when considered in calendar time. To take into account the effect of temperature on growth and development, we used thermal time models. These models are based on the hypotheses that i) in non-limiting conditions, the temperature is the only factor affecting the development rate (1 / duration of a developmental stage) of a plant or an organ, ii) the development rate is proportional to the mean temperature during the stage (Bonhomme, 2000), iii) a constant thermal time sum (TTS expressed in degree.day) is needed to complete each stage of development. The threshold temperature θ is defined as the temperature below which the development rate is null. The difference between the mean temperature of day i (T_{mi}) and θ represents the effective developmental sum of temperature of the day i . During its development, an organ cumulates the effective sum of temperature of each day until it reaches the TTS where the stage of development is completed.

We obtained the following base temperatures as average values calculated by four different methods (Arnold, 1959): 14.01°C and 13.51°C for the GUs and inflorescences of Cogshall, and 13.50°C and 13.08°C for the GUs and inflorescences of José (unpublished results). They have been calculated over the period from budburst to the end of the immature phase (from stage B2 to the end of stage G for GUs and to the end of stage F for inflorescences).

Identification of the growth stages

Absolute growth rate discretization: For a given cultivar, we built a multi-stage model on the basis of absolute growth rate (AGR) sequences. Sequences were multivariate for shoots (vegetative axis and three leaves) and univariate for inflorescences (inflorescence axis). We computed the absolute growth rate (AGR) from the measurements of length (for the growth unit axis and the inflorescence axis) or surface (for the leaves) of organs. These AGRs take the form of semi-continuous data that are either continuous or zero. This type of data is difficult to handle with segmentation models such as the hidden Markov models we used. We thus chose to discretize the AGR in order to use discrete distributions that can degenerate as a distribution with a probability mass of 1 in zero. AGR units were chosen in order to render negligible the discretization errors. The AGRs of growth units and inflorescences axes were in $0.1 \text{ mm } (^{\circ}\text{Cd})^{-1}$ while the AGR of the leaves was in $\text{mm}^2 (^{\circ}\text{Cd})^{-1}$.

Models: We applied segmentation models that enable to identify growth stages on the basis of the absolute growth rate of organs. These segmentation models are hidden semi-Markov chains (HSMCs). HSMCs are formally defined in the Appendix. In our context, the succession of growth stages are represented by a non-observable semi-Markov chain while the AGRs of leaves, growth unit or inflorescence axes, are represented by observation distributions attached to each state of the semi-Markov chain. Hence, each state of the semi-Markov chain represents a growth stage. A J -state semi-Markov chain is defined by three subsets of parameters:

- Initial probabilities $(\pi_j; j = 1, \dots, J)$ to model which is the first stage occurring in the sequence measured for a GU (axis and leaves) or an inflorescence
- Transition probabilities $(p_{ij}; i, j = 1, \dots, J)$ to model the succession of stages during the growth of a GU or an inflorescence
- Occupancy distributions attached to non-absorbing states (a state is said to be absorbing if, after entering this state, it is impossible to leave it) to model the stage duration in number of successive measurements (the measurement dates were roughly evenly spaced).

V. Résultats

2. Coordination entre croissance et développement

We used as possible parametric state occupancy distributions binomial distributions $B(d, n, p)$, Poisson distributions $P(d, \lambda)$ and negative binomial distributions $NB(d, r, p)$ with an additional shift parameter $d \geq 1$.

Since the index parameter was the measurement occasion rather than the thermal time (which is unevenly spaced with large intervals between successive thermal times), the estimated state occupancy distributions were not directly interpretable. Nevertheless, the fact that the estimated state occupancy distributions were always bell-shaped with small relative dispersion indicates that the stage durations were rather homogeneous for the different individuals of a given sample. Therefore, the estimated HSMCs should be considered as a mean to segment the sequences of absolute growth rates in successive stages.

A hidden semi-Markov chain can be viewed as a two-level stochastic process, *i.e.* a pair of stochastic processes $\{S_t, X_t\}$ where the “output” process $\{X_t\}$ is related to the “state” process $\{S_t\}$, which is a semi-Markov chain, by the observation probabilities:

$$b_j(y) = P(X_t = y | S_t = j) \text{ with } \sum_y b_j(y) = 1$$

The definition of the observation probabilities expresses the assumption that the output process at time t depends only on the non-observable semi-Markov chain at time t . Extension to the multivariate case is straightforward since, in this latter case, the observed variables at time t are assumed to be conditionally independent given the state $S_t = s_t$. Discrete parametric observation distributions were used to model the discretized AGR observed in each successive stage for each organ.

“Left-right” HSMCs composed of successive transient states followed by a final absorbing state were estimated on the basis of each data set. A state is said to be transient if after leaving this state, it is impossible to return to it. In a “left-right” model, the states are thus ordered and each state can be visited at most once. As the last measurement was arbitrary with regard to shoot or inflorescence development, the length of the last stage was assumed to be systematically truncated (or “right-censored”) and could not be modeled. Each estimated model was used to compute the most probable state sequence for each observed sequence using the so-called Viterbi algorithm (Guédon, 2003, 2005, 2007). The restored state sequence can be viewed as the optimal segmentation of the corresponding observed sequence into sub-sequences, each corresponding to a given stage.

To assess the assumption of segmentation in stages, we used the sup-norm distances between the observation distributions for consecutive states (*i.e.* such that $p_{ij} > 0$):

$$\sup_y \left| \sum_{x=0}^y b_j(x) - \sum_{x=0}^y b_i(x) \right| = 1 - \sum_y \min\{b_i(y), b_j(y)\}.$$

This distance, which is the maximum absolute difference between the cumulative distribution functions of the two observation distributions, is also one minus the overlap between these two observation distributions in our case of non-crossing cumulative distribution functions. This distance is between 0 (full overlap, *i.e.* identical distributions) and 1 (no overlap).

Selection of the number of states of the underlying semi-Markov chain: In a first exploratory phase, we examined the segmentation of the growth sequences using the expert developmental stages. It was then obvious that some consecutive developmental stages either at the beginning (e.g., B1 and B2 for the shoots) or at the end of development cannot be distinguished on the basis of growth data. We then fixed a maximum number of states of the

V. Résultats

2. Coordination entre croissance et développement

underlying semi-Markov chain (lower than the number of developmental stages) and explore possible number of states just below this maximum applying the practical approach discussed in Guédon *et al.* (2007).

Results

The segmentation model

The succession of states is almost deterministic: The iterative estimation algorithm used to estimate HSMCs was initialized with a left-right model such that $\pi_j > 0$ for each state j , $p_{ij} = 0$ for $j \leq i$ and $p_{ij} > 0$ for $j > i$ for each transient state i , $\tilde{p}_{ii} = 1$ and $\tilde{p}_{ij} = 0$ for $j \neq i$ for the final absorbing state. The fact that states cannot be skipped (*i.e.* $p_{ij} \approx 0$ if $j > i+1$ at convergence) in most cases was the result of the iterative estimation procedure. The estimated transition probability matrix was thus almost degenerate, *i.e.* for each transient state i , $p_{i,i+1} \approx 1$ and $p_{ij} = 0$ for $j \neq i+1$. The sum of transition probabilities between consecutive states (*i.e.* $\sum_i p_{i,i+1}$) was 4.95 for Cogshall GUs 4.92 for José GUs, 4.90 for Cogshall inflorescences, and 4.55 for José inflorescences (to be compared to a maximum possible value of 5 for a 6-states model). Therefore, all the estimated HSMCs were almost degenerate except the HSMCs estimated for the Cogshall inflorescences with $p_{24} = 0.31$.

The AGR distributions for consecutive states are well-separated: We here assumed that the growth can be segmented in successive stages. In theory, the stages are assumed to be stationary. A stage is said to be stationary if there is no systematic change in mean (no trend), no systematic change in variance and no strictly periodic variation of the variable of interest during the stage. In our case, the stages were not always stationary and some residual trends (*i.e.* a gradual change in the mean level) were identified for the shoots (but not for the inflorescence). In particular, there were residual increasing trends for the different leaves in state 2 and residual decreasing trends in state 3 for the shoot and in state 4 for the different leaves. Nevertheless, the within-stage changes in mean were always of lower magnitude than the between-stages changes for the different variables of interest. The distances between observation distributions for consecutive states confirmed that the states were well-separated, at least on the basis of one observed variable and in most cases on the basis of three or four observed variables (Table 1).

The segmentation ambiguity is low: The posterior probabilities of the optimal segmentations (*i.e.* weight of the optimal segmentation among all the possible segmentations of a given observed sequence) were most often high: 39% above 0.8 and 78% above 0.5 for Cogshall GUs (average sequence length: 14.7); 22% above 0.8 and 83% above 0.5 for José GUs (average sequence length: 16.8), 16% above 0.3 and 47% above 0.2 for Cogshall inflorescences (average sequence length: 35.9); 34% above 0.3 and 70% above 0.2 for José inflorescences (average sequence length: 36.1). The difference in sequence length between shoots and inflorescences explained the difference in value range for the posterior probabilities (there are hundreds of possible segmentations in the shoot case but rather thousands of possible segmentations in the inflorescence case). This reinforced the validity of the segmentation assumption.

V. Résultats

2. Coordination entre croissance et développement

Table 1. Sup-norm distances between observation distributions for consecutive states (the associated transition probabilities are given in the column “Probability”) for the different observed variables: Absolute growth rate for the axis, the proximal, the sub-distal and the first-distal leaf (the lowest distances, corresponding to a high overlap of the distributions, are emphasized).

Transition	Probability	Axis	Cogshall		
			Proximal leaf	Sub-distal leaf	First-distal leaf
0 → 1	0.95	1	0.82	0.05	0.1
0 → 2	0.05	1	1	1	0.95
1 → 2	1	0.14	0.72	0.96	0.86
2 → 3	1	0.7	0.51	0.76	0.75
3 → 4	1	0.63	0.91	0.82	0.73
4 → 5	1	0.17	0.48	0.73	0.76

Transition	Probability	Axis	José		
			Proximal leaf	Sub-distal leaf	First-distal leaf
0 → 1	1	1	0.64	0.13	0.15
1 → 2	0.98	0.08	0.67	0.91	0.85
1 → 3	0.02	0.15	0.77	0.98	0.96
2 → 3	0.97	0.22	0.36	0.74	0.72
2 → 4	0.03	0.86	0.86	0.6	0.46
3 → 4	0.98	0.76	0.91	0.88	0.82
3 → 5	0.02	0.99	1	1	1
4 → 5	1	0.67	0.48	0.69	0.69

The growth stages

Growth units: For both cultivars, six growth stages were identified for GUs using HSMCs (Table 2):

- Stage 0: No growth occurred for the axis and the leaves.
- Stage 1: The axis grew with an AGR just below its maximal AGR. AGR of the axis was almost the same for Cogshall and José. The leaves began to grow, with a higher AGR for proximal leaves compared to distal ones. These strong differences between leaves AGR meant an earlier beginning of growth of proximal leaves compared to distal ones, especially for Cogshall. AGR of the leaves were slightly higher for José compared to Cogshall.
- Stage 2: AGR of the axis was maximal. It was higher for Cogshall compared to José. AGR of the leaves was higher for the proximal leaf, intermediate for the sub-distal leaf and lower for the first-distal leaf. There were almost no difference between AGR of the leaves of Cogshall and José.
- Stage 3: For the axis, AGRs were lower than the previous stage, especially for Cogshall compared to José. AGRs of the leaves were maximal at each leaf position. AGR were however higher for the proximal leaf, intermediate for the sub-distal leaf and lower for the first-distal leaf like in stage 2. AGR of the leaves were higher for Cogshall compared to José.
- Stage 4: Almost no growth of the axis occurred, with a higher AGR for José compared to Cogshall. There was a strong decrease of the AGR of leaves compared to the stage 3. It was higher for sub-distal and first-distal leaves compared to proximal leaves, showing an earlier decrease of growth for proximal leaves. The leaf AGR was higher for Cogshall compared to José.
- Stage 5: No growth occurred for the axis and the leaves.

V. Résultats

2. Coordination entre croissance et développement

Table 2. Estimated mean AGR for the six vegetative growth stages for two mango cultivars, Cogshall and José.

	Cogshall				José			
	Axis 0.1 mm (°Cd) ⁻¹	Proximal mm ² (°Cd) ⁻¹	Sub-distal mm ² (°Cd) ⁻¹	First-distal mm ² (°Cd) ⁻¹	Axis 0.1 mm (°Cd) ⁻¹	Proximal mm ² (°Cd) ⁻¹	Sub-distal mm ² (°Cd) ⁻¹	First-distal mm ² (°Cd) ⁻¹
Stage 0	0	0	0	0	0	0	0	0
Stage 1	15.21	5.03	0.11	0.33	14.56	5.96	0.50	0.59
Stage 2	17.92	26.10	10.81	5.93	16.07	25.37	9.76	6.64
Stage 3	4.64	64.78	40.47	27.54	11.49	46.80	26.69	20.04
Stage 4	0.25	2.77	5.26	5.09	1.71	1.85	3.76	3.41
Stage 5	0	0	0	0	0	0	0	0

Inflorescences: There was a degenerate estimated state occupancy distribution (the only possibility was to stay one time instant in this state) and high AGRs for the first stage where the growth was effective (stage 1). We interpreted these estimated parameters as a side-effect of the minimal axis size required to measure the inflorescences. The real stage corresponding to the beginning of inflorescence growth extended before the time instant identified with the occurrence of state 1 and the corresponding AGR was indeed far lower. In the remainder of this analysis, we will consider states 0 and 1 as a single macro-state. We checked that this side-effect, while detectable, was of rather small amplitude for the growth unit axes and not detectable for the leaves.

Whatever the cultivar, we identified five growth stages for the inflorescence axis (Table 3):

- stage 0 + 1: No growth occurred followed by beginning of growth.
- stage 2: For both cultivars, the AGRs were higher than the previous stage.
- stage 3: The AGRs were maximal for both cultivars.
- stage 4: For both cultivars, the AGRs were lower than the previous stage.
- stage 5: No growth occurred.

From stage 2 to stage 4, AGRs were higher for Cogshall than for José.

Table 3. Mean AGR (0.1 mm (°Cd)⁻¹) of the fitted law for the five reproductive growth stages calculated by segmentation models, for two mango cultivars: Cogshall and José.

	Cogshall	José
Stage 0 + 1	6.37	3.00
Stage 2	7.32	6.58
Stage 3	15.17	14.79
Stage 4	3.93	3.59
Stage 5	0	0

Illustration of the leaf-axis asynchronism during the set up of the GU

We examined the relationships between the relative axis length and the relative leaf area to further illustrate the asynchronism between axis and leaf growths (cf. Fig. 3 for the scatterplots & Fig. 4 for local polynomial regression fitting). For both cultivars, the axis length increased first, and then the leaves areas increased. This point of view highlights the stronger asynchronism between axis length and leaf area for Cogshall compared to José. This is probably due to the fact the axis stopped to grow earlier for Cogshall compared to José (the axis AGR in stage 3 was 26% of the maximum AGR (stage 2) for Cogshall whereas it was

V. Résultats

2. Coordination entre croissance et développement

71% of the maximum AGR for José, Table 2). For both cultivars, the proximal leaf grew before the two other leaves and the first-distal leaf grew after the two other leaves.

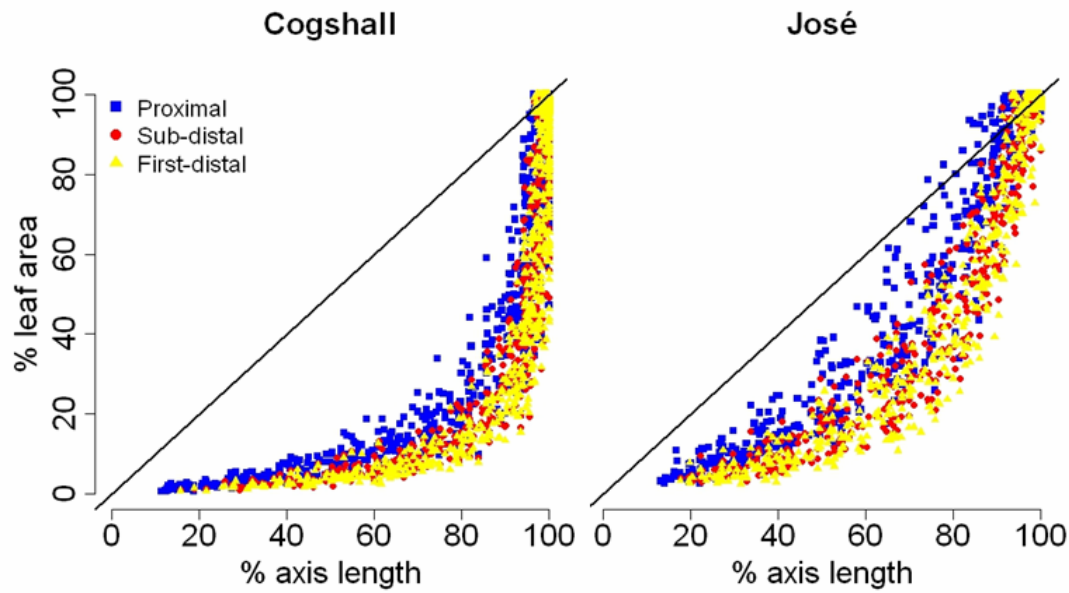


Fig. 3. Relative leaf area as function of relative axis length during the set up of the GU for two mango cultivars, Cogshall and José. Percentages are calculated as the length of the GU axis and leaf area divided by the final length of the GU axis and the final leaf area. Colors and symbols represent the leaf positions: proximal (blue square), sub-distal (red circle), first-distal (yellow triangle). The black bold line on each graph represents $X = Y$.

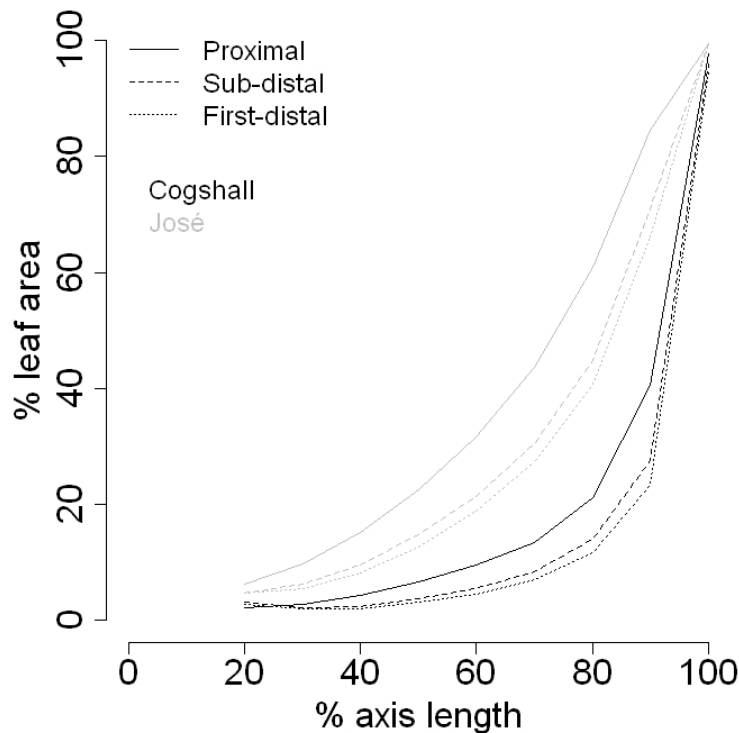


Fig. 4. Relative leaf area as function of relative axis length during the set up of the growth-unit for two mango cultivars, Cogshall (black) and José (grey). Percentages are calculated as the length/area of the growing organ divided by the final length/area of this organ. Lines types represent the leaf position: proximal (solid), sub-distal (dashed), first-distal (dotted).

V. Résultats

2. Coordination entre croissance et développement

Correspondence between growth and developmental stages

The next step of the study was to explore the relationships between the growth stages and the developmental stages. Six and five growth stages have been identified for GUs and inflorescences, respectively. We hypothesized correspondences between growth and developmental stages combining succession constraints and higher counts for the matching between a given developmental stage and a growth stage (Table 4).

The correspondence between growth stages and developmental stages were similar for Cogshall and José.

For growth units, the developmental stages B1, B2 and C (bud opening) were grouped into the growth stage 0, where no growth occurred (Table 4). The developmental stage D (axis apparent and leaves folded at their central vein) corresponded to the growth stage 1, where the AGR of the axis was almost maximal and the leaves began to grow. The developmental stage E corresponded to the growth stage 2, where the AGR of the axis was maximal. The developmental stage F (petioles oriented at 135° and pending leaves) corresponded to the growth stage 3, where the AGR of the leaves was maximal. The developmental stage G (hardening, move up and darkening of the leaves) corresponded to the growth stage 4, where the organs growth began to stop. The developmental stage H (mature shoot) corresponded to the growth stage 5, where no more growth occurred.

Table 4. Contingency tables for the growth stages (column) deduced by the estimated segmentation models and the developmental stages (line) for GUs (axis and leaves) and inflorescences of two mango cultivars, Cogshall and José. The hypothesized correspondences are figured in blue.

		Cogshall							José						
		0	1	2	3	4	5	total	0	1	2	3	4	5	total
Growth units	B1	12	0	0	0	0	0	12	6	0	0	0	0	0	6
	B2	67	0	0	0	0	0	67	63	1	0	0	0	0	64
	C	33	13	0	0	0	0	46	47	31	0	0	0	0	78
	D	0	139	33	0	0	0	172	0	99	9	0	0	0	108
	E	0	6	162	78	0	0	246	0	16	160	44	0	0	220
	F	0	0	3	213	33	1	250	0	0	4	162	33	1	200
	G	0	0	0	7	121	66	194	0	0	0	11	113	54	178
	H	0	0	0	0	2	70	72	0	0	0	0	2	51	53
total		112	158	198	298	156	137	1059	116	147	173	217	148	106	907
		match:						77%	match:						77%
		mismatch:						23%	mismatch:						23%

		0+1	2	3	4	5	total
Inflorescences	B1	25	0	0	0	0	25
	B2	90	0	0	1	0	91
	C	83	10	1	1	0	95
	D1	19	74	7	0	0	100
	D2	0	36	32	1	0	69
	E	0	30	344	57	0	431
	F	0	1	128	435	90	654
	PF	0	0	0	0	43	43
total		217	151	512	495	170	1545
		match:					76%
		mismatch:					24%

		0+1	2	3	4	5	total
Inflorescences	B1	18	0	0	0	0	18
	B2	145	0	0	0	0	145
	C	160	17	0	1	0	178
	D1	21	123	5	0	0	149
	D2	0	51	16	2	0	69
	E	0	120	305	27	0	452
	F	0	44	100	357	103	604
	PF	0	0	0	3	42	45
total		344	355	426	390	184	1699
		match:					73%
		mismatch:					27%

For inflorescences, the developmental stages B1, B2 and C (bud opening) were grouped into the macro-stage 0+1 (Table 4). The developmental stages D1 (secondary axes

V. Résultats

2. Coordination entre croissance et développement

parallel to the main axis of the inflorescence) and D2 (beginning of the opening of the secondary axes) were grouped into the growth stage 2, where the axis began to grow. The developmental stage E (no open flower, growth of all the primary and secondary axes) corresponded to the growth stage 3, where the AGR was maximal. The developmental stage F (opening of the first flower to opening of the last flower of the main axis) corresponded to the growth stage 4, where the AGR decreased. The developmental stage PF (opening of the last flower of the main axis to the last flower of the inflorescence opened) and G (no more opened flower, little green fruits) were grouped into the growth stage 5, where no more growth occurred.

Time up to the first occurrence of growth and developmental stages

In our case of GU or inflorescence follow-up data, the limit between two growth stages cannot be observed precisely in the thermal time scale. Rather, these limits are somewhere on an interval between two thermal times. This effect of interval censoring on stage durations was rather strong in our case since the average number of measurement occasions per stage was small (e.g. between 1.5 and 4.2 for GU axis). This effect was smaller on the time up to the first occurrence of a stage except for the very first stages.

The figures 5 and 6 show the correspondence between the times up to the first occurrence of developmental stages and growth stages. We figured only the stages where growth occurred.

José showed thermal times up to the first occurrence of vegetative stages longer than Cogshall (Fig. 5). For both cultivars, the growth stages and developmental stages were quite synchronous at the beginning, they were more desynchronized at growth stage 3 and they were resynchronized at the end of growth (Fig. 5).

José showed thermal times up to the first occurrence of reproductive stages longer than Cogshall (Fig. 6). For both cultivars, the growth stage 4 and the developmental stage F were more asynchronous than the previous stages.

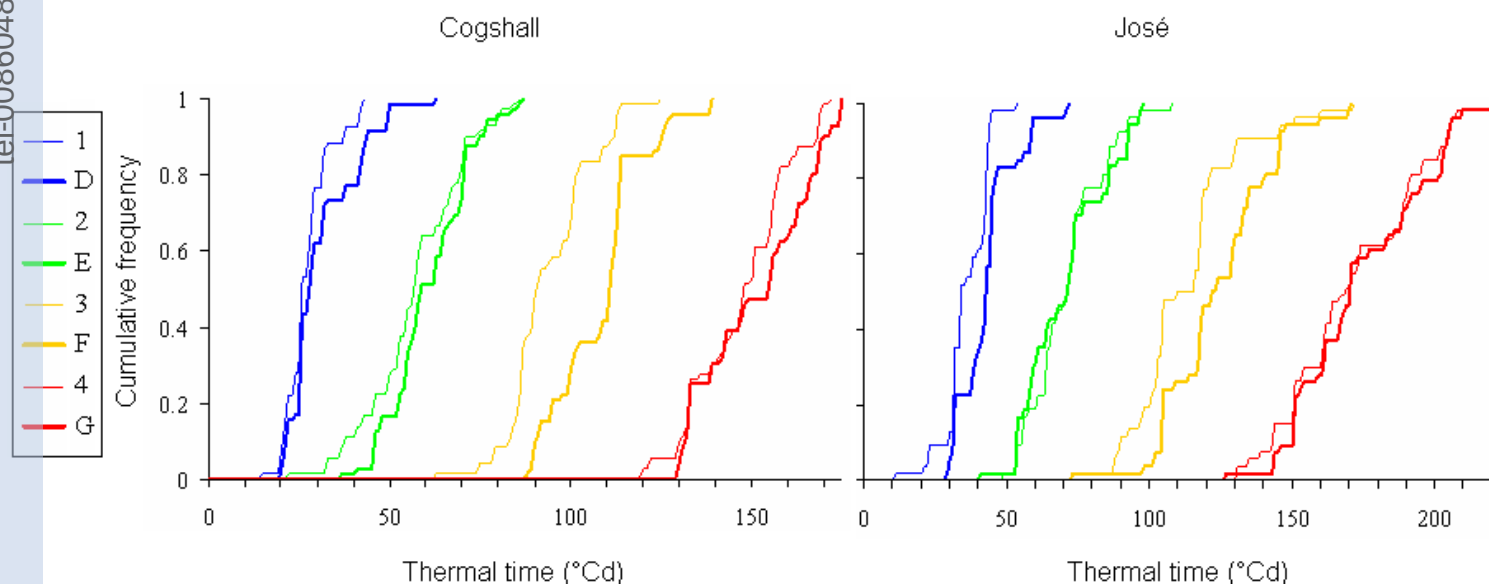


Fig. 5. Cumulative relative frequencies of the thermal time (in °Cd) up to the first occurrence of GUs stages, either growth stages computed using the segmentation models (numbers), or developmental stages determined from morphological observations in an expert way (letters) for two mango cultivars, Cogshall and José.

V. Résultats

2. Coordination entre croissance et développement

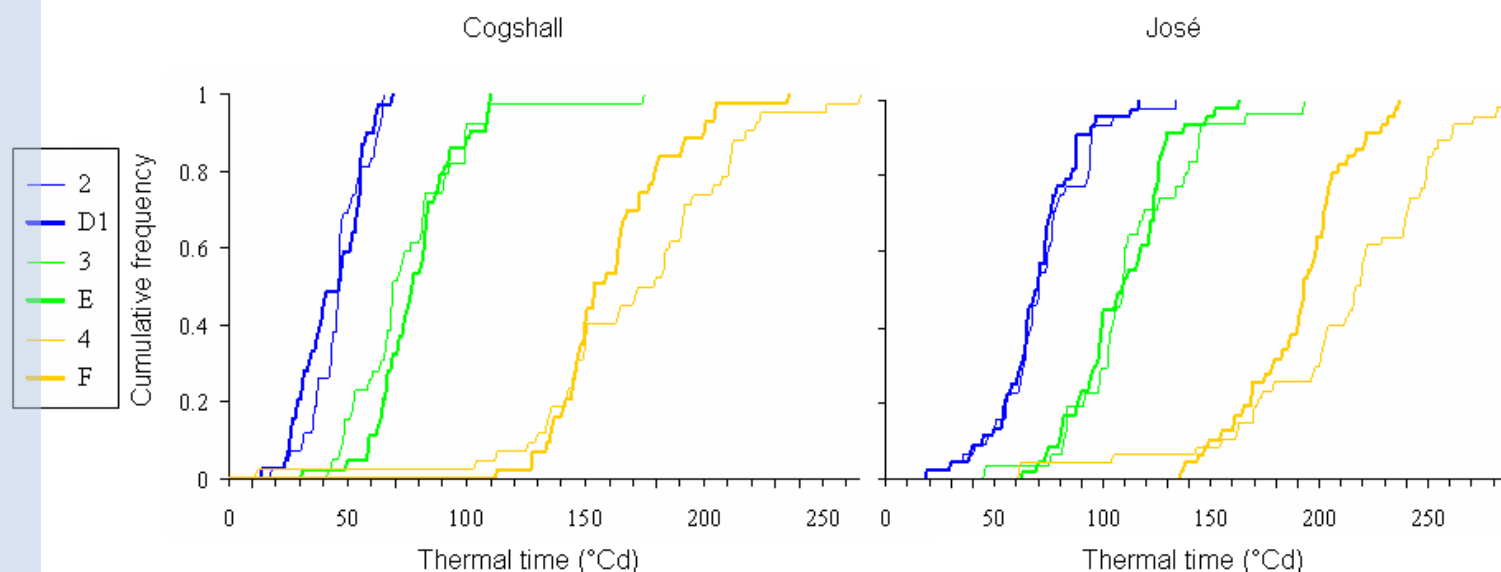


Fig. 6. Cumulative relative frequencies of the thermal time (in °Cd) up to the first occurrence of inflorescences stages, either growth stages computed using the segmentation models (numbers), or developmental stages determined from morphological observations in an expert way (letters) for two mango cultivars, Cogshall and José.

Discussion

Growth asynchronisms between the axis and the leaves, within the GU entity

Few studies consider the asynchronisms within the GU. Our study highlighted a relevant way to study asynchronisms between organs belonging to a same GU, through the identification of intrinsic growth stages by HSMCs. These asynchronisms were revealed first between the axis and the leaves: the axis began to grow before the leaves, and the maximal AGR of the axis preceded the maximal AGR of the leaves. These results are in agreement with Parisot (1988) who identified the maximum growth rate of the axis before the one of its leaves. Two hypotheses could be proposed to explain the earlier growth of the axis compared to the leaves. First, a structural hypothesis: since leaf performance depends crucially on the hydraulic and biomechanical support provided by the parent axis (Preston & Ackerly, 2004), the axis has to grow first before it can support leaves growth. Second, a metabolic hypothesis: at the beginning of growth, the leaves are still embryonic and attract few carbohydrates, whereas the axis is largely supplied in carbohydrates. This hypothesis was suggested by Hallé & Martin (1968) which described the competition between the young leaves and the apical meristem. Both hypotheses are probably acting together. Our results showed that even if adult GUs allocate more biomass to the leaves than to the axis (Normand *et al.*, 2008) the growth of the axis was promoted during the first part of the build-up of the GU. The axialization process, *i.e.* the predominance of the axis component over the foliar component, has been shown to determine the vegetative status of the shoot in apple (Lauri & Kelner, 2001), cherry (Lauri, 1992) and some tropical species (Lauri & Térouanne, 1991) including mango (Normand *et al.*, 2009). We showed that the dynamics of axialization varied during the GU establishment (Figs. 3 & 4) and also varied between the two mango cultivars, with a longer growth of the axis for José compared to Cogshall (Table 2).

Segmentation models also highlighted asynchronisms between the proximal and the distal leaves: the proximal leaves began to grow before the sub-distal and first-distal leaves (Table 2, Fig. 4). This asynchronism probably resulted from differences in leaf preformation.

V. Résultats

2. Coordination entre croissance et développement

Indeed, proximal leaves are generally preformed, whereas distal leaves are probably neoformed (Goguey, 1995; Dambreville *et al.*, 2012). Contrary to other trees showing rhythmic growth and neoformation (e.g. rubber tree, Hallé & Martin, 1968), no morphological difference or growth rate deceleration allow to distinguish between preformed and neoformed leaves of mango (Goguey, 1995). The precocious growth of proximal leaves would therefore lead to a precocious access to resources compared to the distal ones. This could limit the availability of the resources needed for the growth of distal leaves explaining their lower AGR and finally their smaller size compared to proximal leaves (Dambreville *et al.*, 2012).

Contrary to the beginning of growth, the growth arrest was more synchronous between the axis and the leaves (Table 2, stage 4). Hallé & Martin (1968) suggested that the growth arrest of the apical meristem was due to an extensive use of the carbohydrates by the leaf growth. During growth stage 4, AGRs of the sub-distal and first-distal leaves were higher than the AGR of the proximal leaf, suggesting a higher allocation for the growth of the distal leaves before the GU stopped its growth.

Comparisons between growth stages of GUs and inflorescences

Multivariate sequences have been used to determine growth stages of GUs (four variables, AGR of the axis and AGR of the three leaves), whereas univariate sequences have been used for growth stages of inflorescences (one sequence, AGR of the main axis only). A perspective of our study would be to consider the growth of the secondary axes of the inflorescences. Then, the reproductive growth stages could be computed on the basis of a multivariate sequence (AGR of the main axis and AGR of three secondary axes), which would allow to study asynchronisms between inflorescence components. Since inflorescences and GUs are homologous structures (Bell, 1991), it would be interesting to compare asynchronisms within the GU and within the inflorescence.

Despite the common botanical origin of GUs and inflorescences, our results showed that the first occurrence of the growth stage where the AGR was maximal began at a higher thermal time sum for the inflorescence axis compared to the GU axis (Figs. 5 & 6; mean values of 75°Cd and 113°Cd for the inflorescence axes of Cogshall and José, respectively, compared to 57°Cd and 71°Cd for the GU axes of Cogshall and José, respectively). Moreover the time up to the first occurrence of the growth stage 4, where growth decreased, was also at a higher thermal time sum for the inflorescence axis compared to the GU axis (Figs. 5 & 6; mean values of 172°Cd and 210°Cd for the inflorescence axes of Cogshall and José, respectively, compared to 148°Cd and 172°Cd for the GU axes of Cogshall and José, respectively). These differences could be explained by the trophic status of the organs. Indeed, the faster growth of the GU is likely to be related to the transition from heterotrophic to autotrophic status of the leaves (Turgeon, 1989), whereas the slower growth of the inflorescence could be related to its increasing heterotrophy from inflorescence budburst to the end of flowering and fruit set.

Coordination between growth and developmental stages

The small remaining variability of the time of the first occurrence of a growth or developmental stage is likely related to the fact that the temperature is not the only factor influencing the growth and development of mango. This variability could be explained by other environmental factors such as light or humidity (Arnold, 1959). It could also be due to endogenous factors such as the position of the GU, *i.e.* apical or lateral, which affects the final size of the organs (Normand *et al.*, 2009).

V. Résultats

2. Coordination entre croissance et développement

There was a good match between growth stages and developmental stages (more than 70%, Table 4). This showed that the developmental stages determined by selected morphological discontinuities (changes in color, shape, angle) were strongly related to changes in the growth dynamics.

Based on these results, we defined “developmental growth stages” by integrating growth characteristics and developmental observations. These stages showed that the maximal AGR of the leaves was when the leaf was limp and hung down (Fig. 7). This is coherent with: i) the positive relationship between leaf water potential, and leaf growth in corn, soybean and sunflower showing that an increase in turgor results in an increase in growth rate (Boyer, 1970); ii) the positive relationship between cellular expansion, decreasing of the leaf dry weight, increasing of the water content per cell and increasing of the leaves limpness as shown in mango (Taylor, 1970). Leaf growth can occur only when lignification of the cell wall is low and its elasticity is high (Taylor, 1971; Dale, 1988). This is coherent with our results which showed that the arrest of leaf growth corresponded to an increase of lamina rigidity and an upswing of the lamina (Stage G, Fig. 7).

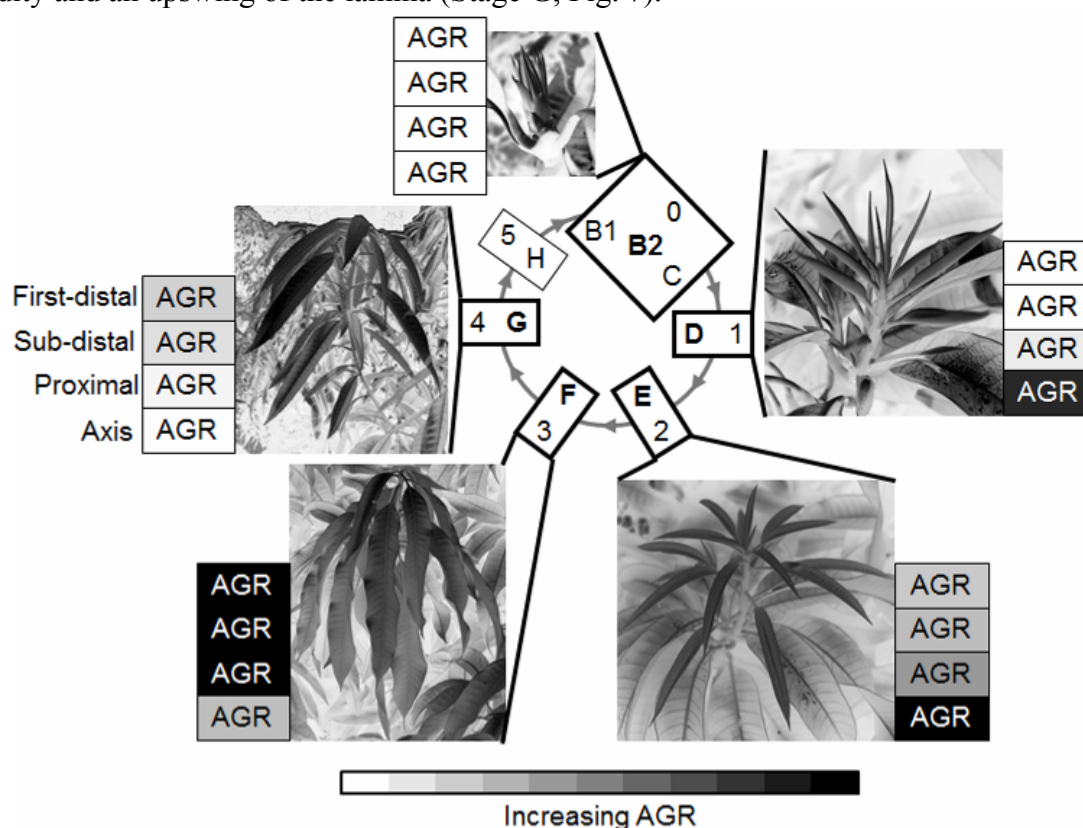


Fig. 7. Correspondences between developmental stages determined by expertise (inside the circle, Fig. 1) and growth stages determined by segmentation models (outside the circle, Table 1) for vegetative organs. Main developmental stages in bold are illustrated by the photographs. The variation of measured absolute growth rates (AGR) of axis and leaves is illustrated using a white (0% of the maximal AGR of the organ) to black (100% of the maximal AGR of the organ) scale. AGR are detailed for the GU axis, the proximal leaf, the sub-distal leaf and the first-distal leaf (upwards).

Our results showed that the maximal AGR of the leaves was when the angle of the petiole was 135° downward the axis (Fig. 7). Previous studies showed that steep leaf angle reduces exposure to excessive radiation during the middle of the day. Excessive light interception increases leaf temperature. This may be a disadvantage, increasing respiration rates more than photosynthetic rates, and decreasing water use efficiency (Falster & Westoby, 2003). In mango, the angle of 135° may protect the leaf from excessive radiation during an important moment of leaf growth, when AGR is maximal. The modification of the petiole

V. Résultats

2. Coordination entre croissance et développement

angle may also show a variation in the petiole composition. Indeed, adult leaves with downwards inclination angles require lower biomass investments in petioles (Niinemets, 1998). The putative lower investment in petioles suggests the promotion of lamina growth, which is coherent with the maximal AGR observed at this stage.

For the inflorescences, the maximal AGR of the axis was before the opening of the flowers (Fig. 8). At the beginning of flowering, the AGR decreased, which could be due to a competition for resources between the flowers and the axis growths. The arrest of growth corresponded partially to the stage PF, after the opening of the terminal flower of the inflorescence main axis. This determinate growth illustrates the tight relationships between morphological traits (opening of the last flower) and growth traits (growth arrest). However, our study did not provide facts to determine if the opening of the terminal flower stopped the growth of the axis, or if the growth arrest of the axis provoked the opening of the terminal flower.

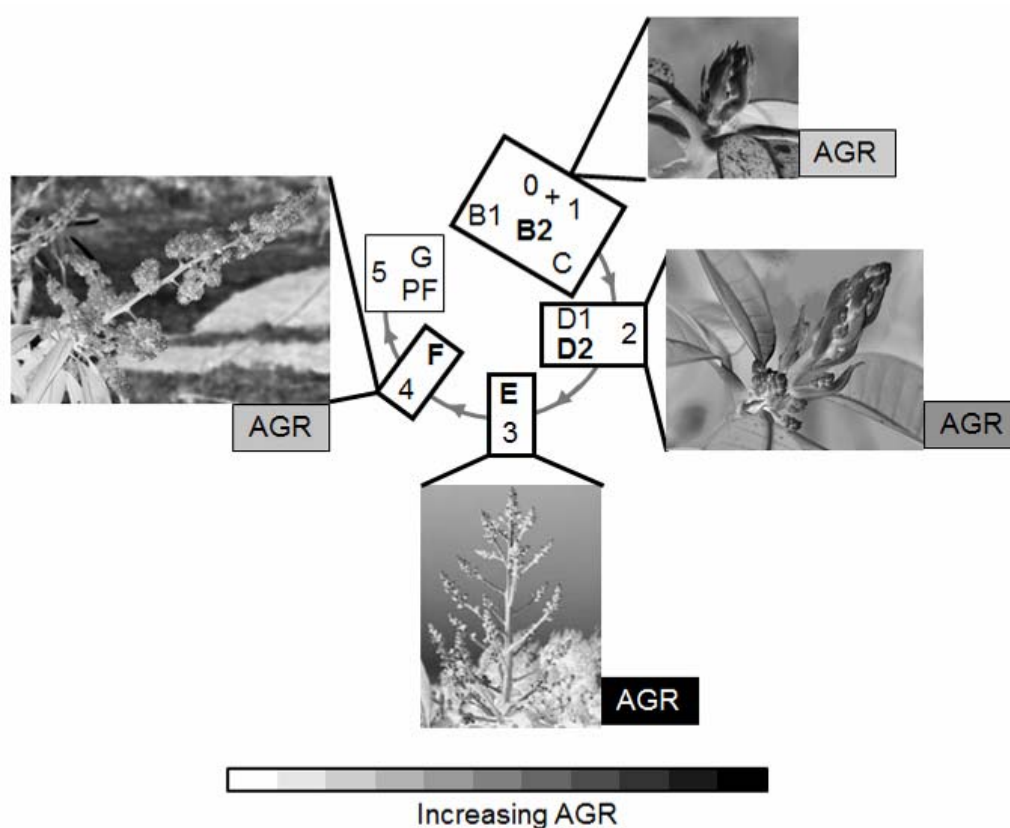


Fig. 8. Correspondences between developmental stages determined by expertise (inside the circle, Fig. 2) and growth stages determined by segmentation models (outside the circle, Table 2) for inflorescences of mango. Main developmental stages in bold are illustrated by the photographs. The variation of measured absolute growth rates (AGR) of the inflorescence main axis is illustrated using a white (0% of the maximal AGR of the organ) to black (100% of the maximal AGR of the organ) scale.

The BBCH scale (Meier *et al.*, 2009) is a system for a uniform coding of developmental stages of all mono- and dicotyledonous plant species, including mango (Hernandez Delgado *et al.*, 2011). It describes the entire developmental cycle of plants into ten main stages, divided each one in ten secondary stages, which could be divided themselves into ten tertiary stages. This scale put milestones on the continuous development of organs, defined as the percentage the final organ size attained. Consequently, these stages mix organ development and growth. For instance, the stage 312 corresponds to the time when shoots are about 20% of their final lengths. However, these stages, since they refer to final length are

V. Résultats

2. Coordination entre croissance et développement

identifiable *a posteriori* and not during the growth of organs. The BBCH scale thus does not define integrative stages describing both growth and development of the growing organ. Our “developmental growth stages” go beyond this basic morphological description of development as they open the possibility to deduce growth dynamics from developmental observations at any time of the GU and inflorescence growth.

Conclusion

Our study build a bridge between developmental stages, defined from a set of observable attributes during the organ’s development, and growth stages, defined here by segmentation models applied to the absolute growth rate. We showed that all morphological traits included in developmental stages, such as leaf limpness, petiole angle, or opening of the terminal flower of the inflorescence, were related in some way to the leaf growth dynamics. This approach implies well known processes like carbohydrates assimilation, cells differentiation and extension, and hydraulics. They also allowed to get more insights into the asynchronisms between the vegetative axes and its leaves. From an applied point of view, the concept of “developmental growth stages” allowed to deduce growth characteristics through the observation of developmental stages in the field. It becomes then easier to identify the period when the organs growth is maximal. A pest attack during this period would be damageable for the good unfolding of organs growth. The developmental stages E and F appeared to be the ones to be protected from pests for the axes (of GUs and inflorescences), and for the leaves, respectively.

References

- Arnold CY. 1959.** The determination and significance of the base temperature in a linear heat unit system. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science* **74**: 430–445.
- Aubert B, Lossois P. 1972.** Considerations sur la phenologie des especes frutieres arbustives. *Fruits* **27**: 269–286.
- Bell AD. 1991.** *Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. New York, USA: Oxford University Press.
- Bonhomme R. 2000.** Bases and limits to using ‘degree. day’ units. *European Journal of Agronomy* **13**: 1–10.
- Borreani G, Roggero PP, Sulas L, Valente ME. 2003.** Quantifying Morphological Stage to Predict the Nutritive Value in Sulla (L.). *Agronomy Journal* **95**: 1608.
- Boyer JS. 1970.** Leaf Enlargement and Metabolic Rates in Corn, Soybean, and Sunflower at Various Leaf Water Potentials. *Plant Physiology* **46**: 233–235.
- Boyes DC, Zayed AM, Ascenzi R, McCaskill AJ, Hoffman NE, Davis KR, Görlach J. 2001.** Growth Stage–Based Phenotypic Analysis of Arabidopsis A Model for High Throughput Functional Genomics in Plants. *The Plant Cell Online* **13**: 1499–1510.
- Dale JE. 1988.** The Control of Leaf Expansion. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **39**: 267–295.
- Dambreville A, Normand F, Lauri PE. 2012.** Plant growth co-ordination *in natura*: a unique temperature-controlled law among vegetative and reproductive organs in mango. *Functional Plant Biology*. <http://dx.doi.org/10.1071/FP12243>
- Davenport TL. 2009.** Reproductive physiology. In : Litz RE, ed. *The Mango : Botany, Production and Uses*. Wallingford: CABI 2nd edition, 97–169.

V. Résultats

2. Coordination entre croissance et développement

Falster DS, Westoby M. 2003. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist* **158**: 509–525.

Fehr WR, Caviness CE, Burmood DT, Pennington JS. 1971. Stage of Development Descriptions for Soybeans, Glycine Max (L.) Merrill. *Crop Science* **11**: 929-931.

Gatsuk LE, Smirnova OV, Vorontzova LI, Zaugolnova LB, Zhukova LA. 1980. Age States of Plants of Various Growth Forms: A Review. *Journal of Ecology* **68**: 675-696.

Goguey T. 1995. Approche architecturale des mécanismes de la croissance aérienne et de la floraison du manguiier. PhD thesis, Montpellier 2 University.

Goudriaan J, Van Laar HH. 1994. *Modelling potential crop growth processes*. Dordrecht, Netherlands: Springer.

Guédon Y. 2003. Estimating Hidden Semi-Markov Chains From Discrete Sequences. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **12**: 604-639.

Guédon Y. 2005. Hidden hybrid Markov/semi-Markov chains. *Computational Statistics & Data Analysis* **49**: 663-688.

Guédon Y. 2007. Exploring the state sequence space for hidden Markov and semi-Markov chains. *Computational Statistics & Data Analysis* **51**: 2379-2409.

Guédon Y, Caraglio Y, Heuret P, Lebarbier E, Meredieu C. 2007. Analyzing growth components in trees. *Journal of Theoretical Biology* **248**: 418-447.

Hallé F, Martin R. 1968. Étude de la croissance rythmique chez l'hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. -Arg., Euphorbiacées, Crotonoïdées). *Adansonia* **8**: 475–503.

Hernández Delgado PM, Aranguren M, Reig C, Fernandez Galvan D, Mesejo C, Martinez Fuentes A, Galan Sauco V, Agusti M. 2011. Phenological growth stages of mango (*Mangifera indica* L.) according to the BBCH scale. *Scientia Horticulturae* **130**: 536-540.

Kalu BA, Fick GW. 1981. Quantifying Morphological Development of Alfalfa for Studies of Herbage Quality. *Crop Science* **21**: 267-271.

Lauri PE. 1992. Données sur le contexte végétatif lié à la floraison chez le cerisier (*Prunus avium*). *Canadian Journal of Botany* **70**: 1848-1859.

Lauri PE, Kelner JJ. 2001. Shoot type demography and dry matter partitioning: a morphometric approach in apple (*Malus domestica*). *Canadian Journal of Botany* **79**: 1270-1273.

Lauri P-E, Terouanne E. 1991. Eléments pour une approche morphométrique de la croissance végétale et de la floraison: le cas d'espèces tropicales du modèle de Leeuwenberg. *Canadian journal of botany* **69**: 2095-2112.

Legave JM, Christen D, Giovannini D, Oger R. 2009. Global warming in Europe and its impacts on floral bud phenology in fruit species. *Acta Horticulturae* **838** : 21–26.

Meier U, Bleiholder H, Buhr L, Feller C, Hack H, Hess M, Lancashire PD, Schnock U, Stauss R, Van Den Boom T, Weber E, Zwerger P. 2009. The BBCH system to coding the phenological growth stages of plants: history and publications. *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes* **61**: 41–52.

Niinemets Ü. 1998. Adjustment of foliage structure and function to a canopy light gradient in two co-existing deciduous trees. Variability in leaf inclination angles in relation to petiole morphology. *Trees - Structure and Function* **12**: 446-451.

V. Résultats

2. Coordination entre croissance et développement

Normand F, Bissery C, Damour G, Lauri PE. 2008. Hydraulic and mechanical stem properties affect leaf-stem allometry in mango cultivars. *New Phytologist* **178**: 590-602.

Normand F, Léchaudel M. 2006. Toward a better interpretation and use of thermal time models. *Acta Horticulturae* **707** : 159–165.

Normand F, Pambo Bello AK, Trottier C, Lauri P-E. 2009. Is axis position within tree architecture a determinant of axis morphology, branching, flowering and fruiting? An essay in mango. *Annals of botany* **103**: 1325-1336.

Olesen T. 2011. Late 20th century warming in a coastal horticultural region and its effects on tree phenology. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* **39**: 119-129.

Parisot E. 1988. Etude de la croissance rythmique chez de jeunes manguiers (*Mangifera indica* L.). III: Croissance et développement de jeunes manguiers. *Fruits* **43**: 235–247.

Preston KA, Ackerly DD. 2004. The evolution of allometry in modular organisms. In : Pigliucci M, Preston KA, eds. *Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes*. Oxford: Oxford University Press, 80-106.

Schneider AA, Miller JF. 1981. Description of Sunflower Growth Stages. *Crop Science* **21**: 901-903.

Steeves TA, Sussex IM. 1989. *Patterns in plant development*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Taylor FJ. 1970. Some aspects of the development of mango (*Mangifera indica* L.) leaves. I. Leaf area, dry weight and water content. *New Phytologist* **69**: 377-394.

Taylor FJ. 1971. Some aspects of the development of mango (*Mangifera indica* L.) leaves. III. A mechanical analysis. *New Phytologist* **70**: 911–922.

Turgeon R. 1989. The Sink-Source Transition in Leaves. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **40**: 119-138.

Appendix

Semi-Markov chains

Let $\{S_t\}$ be a semi-Markov chain with finite-state space $\{0, \dots, J-1\}$. A J -state semi-Markov chain $\{S_t\}$ is defined by the following parameters:

- initial probabilities $\pi_j = P(S_0 = j)$ with $\sum_j \pi_j = 1$;
- transition probabilities
 - nonabsorbing state i : for each $j \neq i$, $p_{ij} = P(S_t = j | S_t \neq i, S_{t-1} = i)$ with $\sum_{j \neq i} p_{ij} = 1$ and $p_{ii} = 0$ by convention,
 - absorbing state i : $\tilde{p}_{ii} = P(S_t = i | S_{t-1} = i) = 1$ and for each $j \neq i$, $\tilde{p}_{ij} = 0$.

An explicit occupancy distribution is attached to each nonabsorbing state:

$$d_j(u) = P(S_{t+u+1} \neq j, S_{t+u-v} = j, v = 0, \dots, u-2 | S_{t+1} = j, S_t \neq j), \quad u = 1, 2, \dots$$

Since $t = 0$ is assumed to correspond to a state entering, the following relation is verified:

$$P(S_t \neq j, S_{t-v} = j, v = 1, \dots, t) = d_j(t) \pi_j.$$

V. Résultats

2. Coordination entre croissance et développement

We define as possible parametric state occupancy distributions binomial distributions, Poisson distributions and negative binomial distributions with an additional shift parameter d ($d \geq 1$) which defines the minimum sojourn time in a given state.

The binomial distribution with parameters d , n and p ($q = 1 - p$), $B(d, n, p)$ where $0 \leq p \leq 1$, is defined by

$$d_j(u) = \binom{n-d}{u-d} p^{u-d} q^{n-u}, \quad u = d, d+1, \dots, n.$$

$$\mu = d + (n-d)p, \quad \sigma^2 = (n-d)pq.$$

The Poisson distribution with parameters d and λ , $P(d, \lambda)$, where λ is a real number ($\lambda > 0$), is defined by:

$$d_j(u) = \frac{e^{-\lambda} \lambda^{u-d}}{(u-d)!}, \quad u = d, d+1, \dots$$

$$\mu = d + \lambda, \quad \sigma^2 = \lambda.$$

The negative binomial distribution with parameters d , r and p , $NB(d, r, p)$, where r is a real number ($r > 0$) and $0 < p \leq 1$, is defined by:

$$d_j(u) = \binom{u-d+r-1}{r-1} p^r q^{u-d}, \quad u = d, d+1, \dots$$

$$\mu = d + \frac{rq}{p}, \quad \sigma^2 = \frac{rq}{p^2}.$$

Hidden semi-Markov chains

A hidden semi-Markov chain can be viewed as a pair of stochastic processes $\{S_t, X_t\}$ where the “output” process $\{X_t\}$ is related to the “state” process $\{S_t\}$, which is a finite-state semi-Markov chain, by a probabilistic function or mapping denoted by f (hence $X_t = f(S_t)$). Since the mapping f is such that a given output may be observed in different states, the state process $\{S_t\}$ is not observable directly but only indirectly through the output process $\{X_t\}$. This output process $\{X_t\}$ is related to the semi-Markov chain $\{S_t\}$ by the observation (or emission) probabilities $b_j(y) = P(X_t = y | S_t = j)$. The definition of observation probabilities expresses the assumption that the output process at time t depends only on the underlying semi-Markov chain at time t . In our case, parametric observation distributions such as binomial or the negative binomial distributions were used (in this context, the binomial, the Poisson or the negative binomial distributions may be unshifted). The extension to the multivariate case is straightforward since, in this latter case, the elementary observed variables at time t are assumed to be conditionally independent given the state $S_t = s_t$.

The maximum likelihood estimation of the parameters of a hidden semi-Markov chain requires an iterative optimization technique, which is an application of the EM algorithm. Once a hidden semi-Markov chain has been estimated, the most probable state sequence $\mathbf{s}^*$ with its associated posterior probability $P(\mathbf{S} = \mathbf{s}^* | \mathbf{X} = \mathbf{x})$ can be computed for each observed sequence $\mathbf{x}$ using the so-called Viterbi algorithm (Guédon, 2003). In our application context, the most probable state sequence can be interpreted as the optimal segmentation of the corresponding observed sequence in successive stages; see Guédon (2003; 2005, 2007) for the statistical methods for hidden semi-Markov chains.

Synthèse des points clés du chapitre V-2

- La coordination entre la croissance et le développement a été étudiée à l'échelle de l'organe pour l'axe de l'UC, ses feuilles et l'axe de l'inflorescence.
- L'effet de la température sur la croissance et le développement a été intégré grâce à des modèles de temps thermiques.
- L'étude des stades de croissance permet de mettre en évidence des asynchronismes entre l'axe de l'UC et ses feuilles : l'axe débute sa croissance avant ses feuilles et sa vitesse absolue de croissance maximale est atteinte avant celle des feuilles.
- L'étude des stades de croissance permet de mettre en évidence des asynchronismes entre les feuilles d'une même UC : les feuilles proximales débutent leur croissance avant les feuilles distales.
- Il existe une bonne correspondance entre les stades de croissance déterminés à partir de mesures de la croissance et les stades de développement.
- Les « stades de croissance et de développement » sont issus de la correspondance entre les stades de croissance et les stades de développement. Ils intègrent à la fois des caractéristiques liées à la vitesse absolue de croissance et des caractéristiques morphologiques et biomécaniques des organes.

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

3. Effet de facteurs structurels et temporels sur la croissance et le développement

Cette partie présente les résultats concernant l'effet de facteurs architecturaux (au niveau structurel et temporel) sur la croissance et le développement du manguiier.

Les résultats de la partie A sont issus sur la « Base Température » et considèrent l'effet de facteurs structurels sur la croissance de trois organes du manguiier : l'axe de l'UC, ses feuilles et l'axe de l'inflorescence.

Les résultats de la partie B sont issus de la « Base Doralice » et considèrent l'effet d'un facteur structurel, la nature de l'UC terminale (végétative, florifère ou fructifère), sur les patterns d'alternance du manguiier. Cette étude a été menée à une échelle plus macroscopique de successions des axes sur plusieurs cycles de croissance.

Enfin, les résultats de la partie C sont aussi issus de la « Base Doralice ». Ils considèrent l'effet de facteurs structurels et temporels sur le développement du manguiier au cours de deux cycles de croissance successifs.

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

A. Effet de facteurs structurels sur la croissance des organes

a. Objectifs

Dans le chapitre V-1, nous avons vu que la température exerce une forte influence sur la croissance de l'axe de l'UC, des feuilles et des inflorescences du manguiier, et plus particulièrement sur la durée de la croissance et la vitesse relative de croissance de ces organes. L'objectif principal de cette expérimentation est d'étudier l'effet de facteurs structurels reliés à la structure de l'arbre sur la croissance de ces organes. Cette étude permet de quantifier les contributions relatives de la température et de facteurs architecturaux structurels à la variation phénotypique des organes.

b. Matériels et méthodes

Cette étude est basée sur les données de la « Base Température ». Elle concerne donc deux cultivars : Cogshall et José, et trois organes : l'axe de l'UC, la feuille et l'axe de l'inflorescence.

La croissance est considérée à travers quatre paramètres de croissance : la taille finale de l'organe, la durée de la croissance, la vitesse absolue de croissance (AGR_{max}) et la vitesse relative de croissance (RGR_{ip}).

Cinq facteurs endogènes structurels ont été considérés : la position de l'UC ou de l'inflorescence (apicale ou latérale), la position de l'UC mère (apicale ou latérale), le diamètre à la base de l'UC mère (pour les inflorescences uniquement), la position de la feuille (proximale, sub-distale ou la première feuille distale) et le nombre de sœurs de l'UC ou de l'inflorescence.

Des analyses de covariance ont été réalisées afin de tester l'effet des facteurs structurels et de la température sur les paramètres de croissance. Une analyse a été effectuée pour chaque cultivar, chaque organe et chaque paramètre de croissance. Une analyse de variance a ensuite été utilisée afin de comparer le modèle avec les facteurs endogènes et la température au modèle avec la température seule.

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

c. Résultats et discussion

Les résultats montrent un effet des facteurs endogènes structurels surtout sur la taille finale de l'organe et sur l'AGR_{max} (Tableau V-3). A l'inverse, la durée de croissance et le RGR_{ip} sont surtout influencés par la température (sauf pour la durée de croissance des feuilles, Tableau V-4). L'effet des facteurs structurels se retrouve donc surtout sur les paramètres reliés à la dimension des organes.

La position de l'organe en croissance (apicale ou latérale) et le nombre d'UCs ou d'inflorescences sœurs de l'organe en croissance sont les facteurs structurels qui influencent le plus les paramètres de croissance.

La position apicale de l'UC ou de l'inflorescence en croissance a un effet positif sur la taille finale de ces organes (pour les axes des UCs de Cogshall et José, et pour les feuilles de José) et sur leur AGR_{max} (pour les axes des UCs de Cogshall, pour les feuilles de José et pour les inflorescences de Cogshall et José, Tableau V-3). Ces résultats complètent ceux de Normand *et al.* (2009) qui avaient montré un effet positif de la position apicale sur la longueur finale des UCs, sur la surface individuelle des feuilles, et sur la surface foliaire totale des UCs. On remarque aussi que la position apicale de l'UC diminue la durée de la croissance des feuilles de Cogshall (Tableau V-4).

Nos résultats montrent que l'effet du nombre de sœurs de l'organe en croissance est dépendant de l'organe et du cultivar considéré. Pour les axes des UCs de Cogshall et José, il y a une corrélation positive entre la taille finale et l'AGR_{max} de l'UC, et le nombre d'UCs sœurs de l'UC en croissance (Tableau V-3). En d'autres termes, plus une UC en croissance a d'UCs sœurs qui poussent en même temps qu'elle et plus sa taille finale et son AGR_{max} seront importants. Cette corrélation positive est aussi observée entre l'AGR_{max} des inflorescences en croissance de Cogshall et leur nombre d'inflorescences sœurs (Tableau V-3). On pourrait faire l'hypothèse que si une UC mère produit beaucoup d'UCs ou d'inflorescences filles, alors elles auraient tendance à être plus petites, dû probablement à un phénomène de partage des ressources entre organes filles. Les résultats présentés ici nous prouvent le contraire. On pourrait caractériser ces résultats par une sorte de vigueur de l'UC mère qui produit à la fois plus d'organes fils mais aussi des organes fils plus grands.

Contrairement aux UCs, il y a un effet négatif du nombre d'UCs sœurs sur la taille finale et l'AGR_{max} des feuilles de l'UC en croissance de Cogshall (Tableau V-3). Pour Cogshall et

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

José, il existe une corrélation positive entre la longueur de l'axe de l'UC et son nombre de feuilles (P value < 0.01 , données non présentées). Une UC en croissance avec beaucoup d'UCs sœurs serait donc plus grande, avec un nombre de feuilles plus important mais celles-ci seraient alors plus petites. Une diminution de la surface des feuilles pourrait être expliquée par un partage des ressources entre les feuilles plus nombreuses. De plus, des grandes UCs avec des petites feuilles permettent probablement d'éviter les problèmes d'ombrage dans le cas où une UC mère donne naissance à beaucoup d'UCs filles.

Les résultats concernant la position des feuilles le long de l'axe de l'UC confirment ceux du chapitre V-1 relatifs à la taille finale des feuilles et leur AGR_{max} . En effet, les feuilles proximales ont une taille finale et un AGR_{max} plus élevés que les feuilles sub-distales et que les 1^{ères} feuilles distales (Tableau V-3). Nos résultats montrent, de plus, un effet de la position de la feuille sur sa durée de croissance (durée entre le débourrement de l'UC et l'arrêt de croissance de la feuille). En effet, la durée de croissance est plus courte pour les feuilles proximales de Cogshall et José, et plus longue pour la 1^{ère} feuille distale de Cogshall (Tableau V-4). La feuille proximale termine probablement sa croissance un peu avant les feuilles distales.

Les caractéristiques de l'UC mère (sa position et son diamètre dans le cas des inflorescences) n'ont presque pas d'effet sur la croissance des organes fils. La position apicale de l'UC mère montre un effet positif sur la taille finale, la durée de croissance et l' AGR_{max} des feuilles de Cogshall uniquement (Tableaux V-3 & V-4). Pour José, la position apicale de l'UC mère augmente l' AGR_{max} des inflorescences (Tableaux V-3). Dans la continuité de cet effet, il y a un effet positif du diamètre de l'UC mère sur l' AGR_{max} des inflorescences de José. Ces résultats tendent à montrer que ce sont les caractéristiques propres à l'organe en croissance qui affectent cette croissance plus que les caractéristiques liées à l'UC mère.

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

Tableau V-3. Effet de la température et de facteurs endogènes structuraux sur deux paramètres de la croissance des axes des UCs, des feuilles et des axes des inflorescences: la taille finale de l'organe et la vitesse absolue de croissance (AGR_{max}). Deux cultivars de manguiers sont étudiés : Cogshall (Cog) et José. Les facteurs endogènes structuraux sont : la position de l'UC ou de l'inflorescence en croissance, la position de l'UC mère, le diamètre de l'UC mère (pour les inflorescences uniquement), la position des feuilles le long de l'axe de l'UC et le nombre d'UCs ou d'inflorescences sœurs de l'organe en croissance. Les + et - représentent des effets significativement positif et négatif ($\alpha = 0.01$). Les cellules vides représentent des effets non significatifs. Les cellules grises représentent les cas où les facteurs ne sont pas disponibles (diamètre de l'UC mère non disponible pour l'axe de l'UC et les feuilles) ou applicables (le facteur position de la feuille n'est pas valable pour les axes des UCs et des inflorescences). Le modèle 1 correspond au modèle avec la température uniquement en facteur. Le modèle 2 correspond au modèle avec les facteurs structuraux en plus de la température.

		Axe UC		Taille finale Feuille		Axe inflo.		Axe UC		AGR_{max} Feuille		Axe inflo.	
		Cog	José	Cog	José	Cog	José	Cog	José	Cog	José	Cog	José
Température	Faible	+		+	-	+	+		-		-		
	Élevée	-		-	+	-	-		+		+		
Position UC/inflo.	Apicale	+	+		+			+			+	+	+
	Latérale	-	-		-			-			-	-	-
Position UC mère	Apicale			+						+			+
	Latérale			-						-			-
Diamètre UC mère	Petit												-
	Gros												+
Position Feuille	Proximale			+	+					+	+		
	Sub-distale			-	-					-	-		
	1 ^{ère} distale			--	--					--	--		
Nb. sœurs UC/inflo	Peu	-	-	+				-	-	+		-	
	Beaucoup	+	+	-				+	+	-		+	
R ² modèle 2		0.33	0.15	0.45	0.50	0.33	0.17	0.15	0.14	0.40	0.53	0.17	0.32
R ² modèle 1		0.22			0.03	0.33	0.17			0.03	0.16		
anova (modèle 1, modèle 2)		< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001			< 0.001	0.005	< 0.001	< 0.001	0.002	< 0.001

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

Tableau V-4. Effet de la température et de facteurs endogènes structuraux sur deux paramètres de la croissance des axes des UCs, des feuilles et des axes des inflorescences: la durée de la croissance et la vitesse relative de croissance (RGR_{ip}). Deux cultivars de manguiers sont étudiés : Cogshall (Cog) et José. Les facteurs endogènes structuraux sont : la position de l'UC ou de l'inflorescence en croissance, la position de l'UC mère, le diamètre de l'UC mère (pour les inflorescences uniquement), la position des feuilles le long de l'axe de l'UC et le nombre d'UCs ou d'inflorescences sœurs de l'organe en croissance. Les + et - représentent des effets significativement positif et négatif ($\alpha = 0.01$). Les cellules vides représentent des effets non significatifs. Les cellules grises représentent les cas où les facteurs ne sont pas disponibles (diamètre de l'UC mère non disponible pour l'axe de l'UC et les feuilles) ou applicables (le facteur position de la feuille n'est pas valable pour les axes des UCs et des inflorescences). Le modèle 1 correspond au modèle avec la température uniquement en facteur. Le modèle 2 correspond au modèle avec les facteurs structuraux en plus de la température.

		Durée de croissance						RGR_{ip}					
		Axe UC		Feuille		Axe inflo.		Axe UC		Feuille		Axe inflo.	
		Cog	José	Cog	José	Cog	José	Cog	José	Cog	José	Cog	José
Température	Faible	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
	Élevée	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+
Position UC/inflo.	Apicale			-									
	Latérale			+									
Position UC mère	Apicale			+									
	Latérale			-									
Diamètre UC mère	Petit												
	Gros												
Position Feuille	Proximale			-	-								
	Sub-distale 1 ^{ère} distale			+									
Nb. sœurs UC/inflo	Peu			+									
	Beaucoup			-									
R ² modèle 2		0.74	0.59	0.82	0.74	0.54	0.60	0.53	0.58	0.53	0.67	0.59	0.51
R ² modèle 1		0.74	0.59	0.78	0.72	0.54	0.60	0.53	0.58	0.53	0.67	0.59	0.51
anova (modèle 1, modèle 2)				< 0.001	< 0.001								

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

B. ARTICLE 3 - Alternating patterns of mango - Quantification at the growth unit level on four cultivars

Xth International Symposium on Integrating Canopy, Rootstock and Environmental Physiology in Orchard Systems (à paraître dans « Acta Horticulturae »)

Stellenbosch (Afrique du Sud), 3-6 décembre 2012

Alternating Patterns of Mango - Quantification at the growth unit level on four cultivars

Anaëlle DAMBREVILLE, Frédéric NORMAND & Pierre-Eric LAURI

ABSTRACT

As in other fruit species, the alternate bearing of mango trees is a main concern for orchard profitability. In this paper, we focused on the effect of the fate (vegetative, flowering or fruiting) of the terminal growth units produced during a growing cycle on the flowering and fruiting of terminal growth units produced during the following growing cycles. Flowering and fruiting of twelve young mango trees belonging to four cultivars (Cogshall, Irwin, José and Kensington Pride) have been exhaustively described at the growth unit level during three successive growing cycles. Contrasted patterns were evidenced. For example, Irwin and Kensington Pride showed high flowering and fruit setting on terminal growth units across the three observed growing cycles. On the opposite, Cogshall and José were characterized by various alternating patterns between reproductive and vegetative fates, whether at the tree or at the growth unit level. Our study highlighted cultivar-specific alternate bearing patterns beginning from the first crops. Mango alternate bearing appeared to be related to complex relationships between vegetative and reproductive growths, which strongly varied according to the cultivar.

Keywords: Alternate bearing, cultivar evaluation, flowering, fruiting, growing cycle, growth unit, *Mangifera indica*.

INTRODUCTION

Alternate bearing is a well known phenomenon occurring on both deciduous and evergreen fruit trees (Monselise and Goldschmidt, 1982). It is often studied at the tree level and indicates irregular crops year after year, with large crops during the ‘on’ years and little or no crops during the ‘off’ years. However, alternation is also observed at the branch level emphasizing, a clear branch functional autonomy (Lauri *et al.*, 1995).

Within a same species, alternate bearing can be more or less pronounced depending on the cultivar (e.g. in mango, Souza *et al.*, 2002). This highlights a genetic control of alternation. In apple, quantitative trait loci (QTL) for branching intensity was found to co-locate with QTLs for alternate bearing, as well as with QTLs for flowering and fruiting (Guitton *et al.*, 2012). These co-locations demonstrate that alternation is at least partly genetically related to vegetative and reproductive growth.

The objective of this paper was to get more insights into the architectural patterns underlying mango flowering and fruiting alternation through the study of the sequence, during three growing cycles, of the fates (vegetative, flowering, fruiting) of terminal growth units (GUs). We considered four cultivars to assess a possible cultivar effect.

MATERIALS AND METHODS

The experimental orchard was located at the CIRAD Research Station in Saint-Pierre, Réunion Island (21°31’S, 55°51’E, 280m a.s.l.). Twelve trees of four mango cultivars, three trees per cultivar, were studied: Cogshall and José, that are extensively grown in Réunion Island, and Irwin and Kensington Pride, that are extensively grown in producing countries. They were grafted onto the polyembryonic rootstock ‘Maison Rouge’ and planted in May 2001. They were first harvested at the beginning of the study, *i.e.* at the end of 2003. Trees were not pruned, nor thinned during the whole experiment.

The present study focused on the GU which is defined as the portion of an axis developed during an uninterrupted period of growth, usually referred to as a flush. During one growing cycle, several consecutive vegetative GUs are produced either through apical growth or branching (Fig. 1). At the end of the growing cycle, GUs in terminal position can either stay in rest until the next growing cycle (vegetative GUs) or flower (flowering GUs). Flowering is characterized by the production of inflorescences which do not remain in the tree structure (they dry up and fall off). Only some flowering GUs set fruits (fruiting GUs). These terminal GUs can produce new GUs during the next growing cycle.

During three consecutive growing cycles (2003, 2004 and 2005), we exhaustively described the flowering and fruiting of all GUs of the twelve studied trees. We then determined the sequence of fates of terminal GUs at the end of the three growing cycles (e.g. V – F – F), omitting the intermediate vegetative GUs located between them.

We used a generalized linear model without interaction to assess the effect of cultivar, growing cycle and fate (vegetative, flowering or fruiting) of the terminal GUs of a growing cycle on the occurrence of flowering (with or without fruit set) of the new terminal GUs during the following growing cycle. Occurrence of flowering was not studied in 2003 because it was the first year of flowering. We used Wald tests to assess the differences of percentages of vegetative, flowering and fruiting GUs between growing cycles for each cultivar.

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

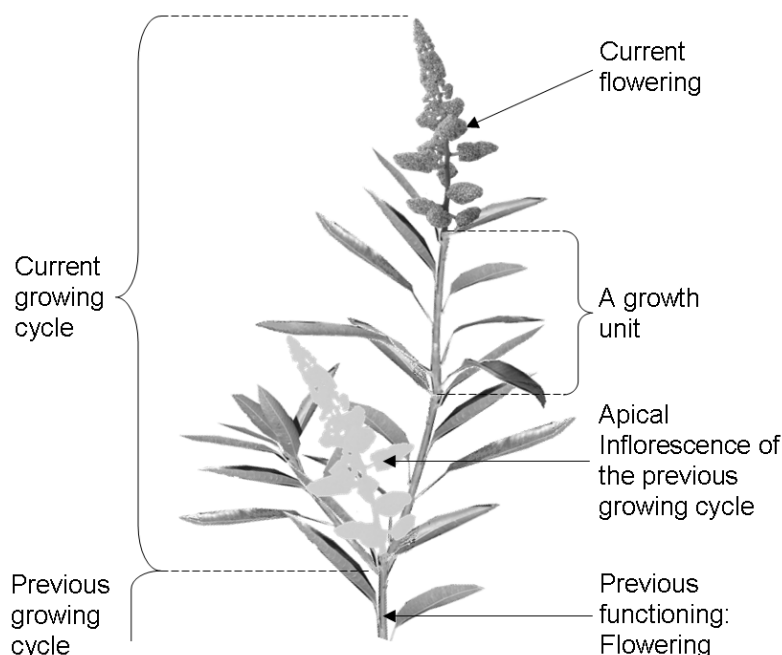


Fig. 1 Three growth units (one of them is flowering) built during the current growing cycle. They are borne by a growth unit which flowered during the previous growing cycle (the inflorescence in light grey did not remain in the tree structure).

RESULTS

Effect of the cultivar and the growing cycle on the occurrence of flowering (Table 1)

There was a strong cultivar effect on the occurrence of flowering. Cogshall, and particularly José, flowered poorly. On the opposite, Kensington Pride and Irwin flowered well. The occurrence of flowering was higher in 2004 compared to 2005.

Effect of the fate of the previous terminal GU on the occurrence of flowering in the following growing cycle (Table 1 and Fig. 2)

There was a strong effect of the fate of the terminal GUs of the previous growing cycle on the occurrence of flowering. Globally, GUs which flowered (Table 1, 'Flowering') during the previous growing cycle led to a lower occurrence of flowering. This occurrence decreased further if the flowering GUs set fruits (Table 1, 'Fruiting'). On the opposite, a GU which did not flower led to a higher occurrence of flowering (Table 1, 'Vegetative').

Table 1. Results of a generalized linear model showing the effects of cultivar (Cogshall, Irwin, José and Kensington Pride), growing cycle (2004 and 2005) and fate of the terminal growth units during the previous growing cycle (vegetative, flowering and fruiting) on the occurrence of flowering of the terminal growth units (N = 7587).

Factor	Level	Estimate	Effect on flowering	P-value
Cultivar	Cogshall	-0.20	-	< 0.001
	Irwin	0.68	++	< 0.001
	Jose	-0.80	--	< 0.001
	Kensington Pride	0.31	+	< 0.001
Growing cycle	2004	0.21	+	< 0.001
	2005	-0.21	-	< 0.001
Fate of the terminal growth unit during the previous growing cycle	Vegetative	0.48	++	< 0.001
	Flowering	-0.14	-	< 0.001
	Fruiting	-0.34	--	< 0.001

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

These relationships were observed for Cogshall in 2004, but it was less clear in 2005 (Fig. 2). The effect of the fate of the terminal GUs of a growing cycle on the occurrence of flowering on the new terminal GUs during the following growing cycle was different for the other cultivars. For Irwin, flowering and to a higher extent fruiting during the 2003 growing cycle increased the occurrence of flowering in 2004 (Fig. 2). In 2005, Irwin had a high occurrence of flowering, whatever the previous fate. On the opposite, José had a small occurrence of flowering in 2004 whatever the previous fate. In 2005, José showed a higher occurrence of flowering for GUs which did not flowered in the previous growing cycle. Kensington Pride exhibited a very high occurrence of flowering in 2004 compared to the other cultivars. Flowering and fruiting GUs of 2003 however led to a lower occurrence of flowering in 2004 compared to vegetative GUs of 2003. On the opposite, the occurrence of flowering in 2005 was slightly higher for reproductive GUs from 2004.

Evolution of fate of terminal GUs across three successive growing cycles (Fig. 3)

Cogshall showed an alternating pattern with a high reproductive fate (%F + %FR) in 2004. The percentage of flowering GUs (%F) did not vary between growing cycles and was about 40%. There was a higher percentage of fruiting GUs in 2004, emphasizing a fruiting alternating pattern. However, the percentage of fruiting GUs was always lower than 30%.

Irwin displayed a high reproductive fate each growing cycle (%F + %FR > 70%). However it was lower in 2004 and 2005. The percentage of flowering GUs (%F) did not vary between growing cycles (around 40%). There was a high percentage of fruiting GUs in 2003 (more than 50%).

José showed an alternating pattern with a low reproductive fate (%F + %FR) in 2004. The percentage of flowering GUs (%F) was significantly lower in 2004, emphasizing a flowering alternating pattern. The percentage of fruiting GUs was higher in 2003 but remained less than 30% whatever the growing cycle.

Kensington Pride displayed a high reproductive fate (%F + %FR > 50%) which however decreased across growing cycles.

Alternating patterns of terminal GUs during three successive growing cycles (Fig. 4)

Four sequences of fates represented 55% of the sample size for Cogshall at the end of the three growing cycles. Among these four predominant sequences, two alternating patterns represented 31% of the total sample: V – FR – V and V – F – V.

Five sequences of fates represented 52% of the sample size for Irwin. Among these five predominant sequences, four regular reproductive patterns represented 44% of the total sample: FR – FR – FR, FR – FR – F, FR – F – FR and FR – F – F.

Four sequences of fates represented 54% of the sample size for José. Among these four predominant sequences, one constant vegetative pattern represented 20% of the total sample: V – V – V, and two alternating patterns represented 27% of the total sample: FR – V – F and F – V – F.

Five sequences of fates represented 51% of the sample size for Kensington Pride. Among these five predominant sequences, two constant reproductive patterns represented 21% of the total sample: F – FR – FR and F – FR – F, and one alternating pattern represented 13% of the total sample: V – FR – V.

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

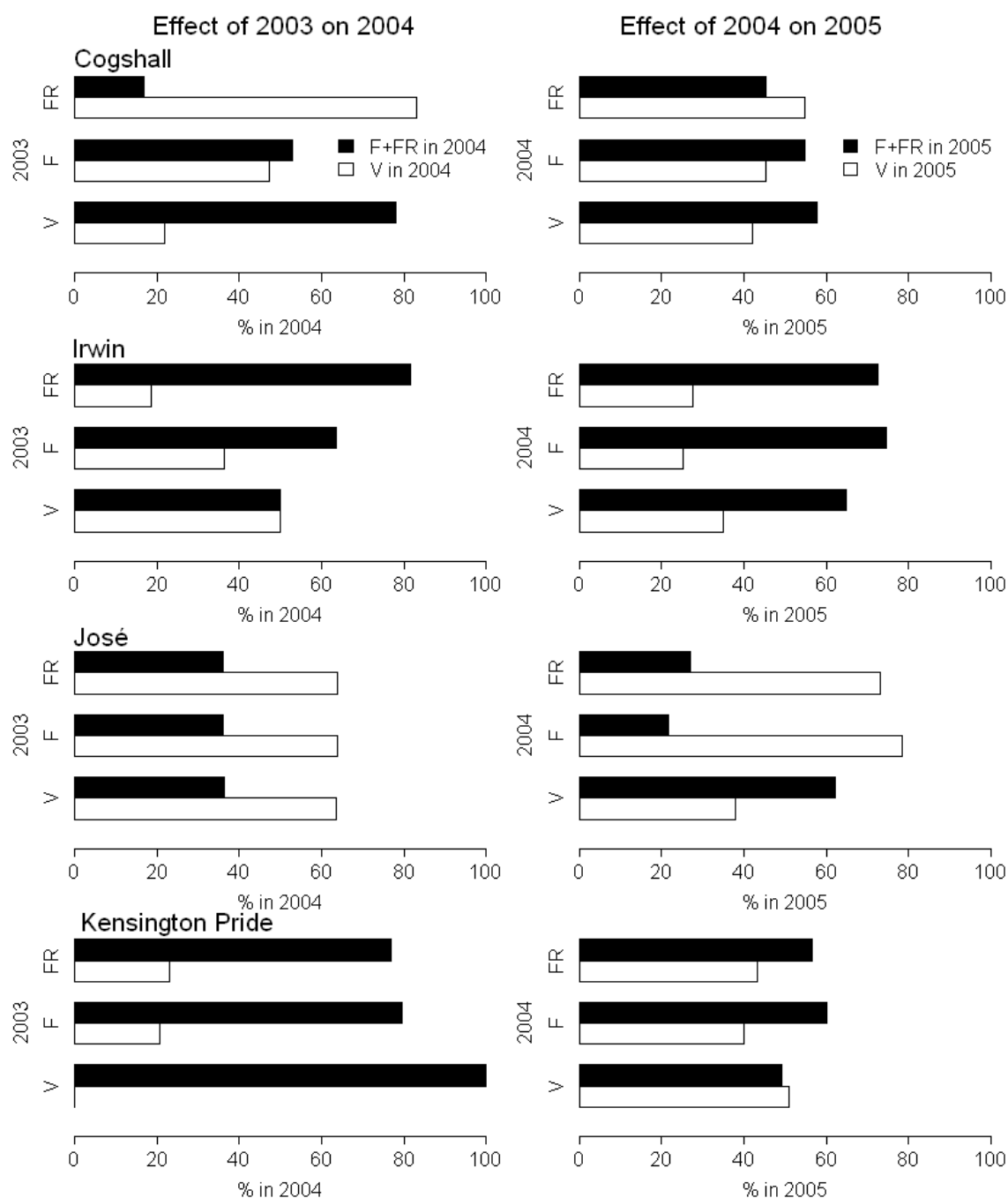


Fig. 2. Occurrence of flowering of terminal growth units in 2004 (left column) and 2005 (right column) for four mango cultivars (Cogshall, Irwin, José and Kensington Pride) in relation to the fate of terminal growth units in 2003 and 2004, respectively (V: vegetative, F: flowering, FR: fruiting). White bars represent growth units which did not flower and remained vegetative (V). Black bars represent growth units which flowered with or without fruit set (F + FR). Within each sub-plot (cultivar x couple of growing cycle), the sum of each couple of black and white bars is 100%.

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

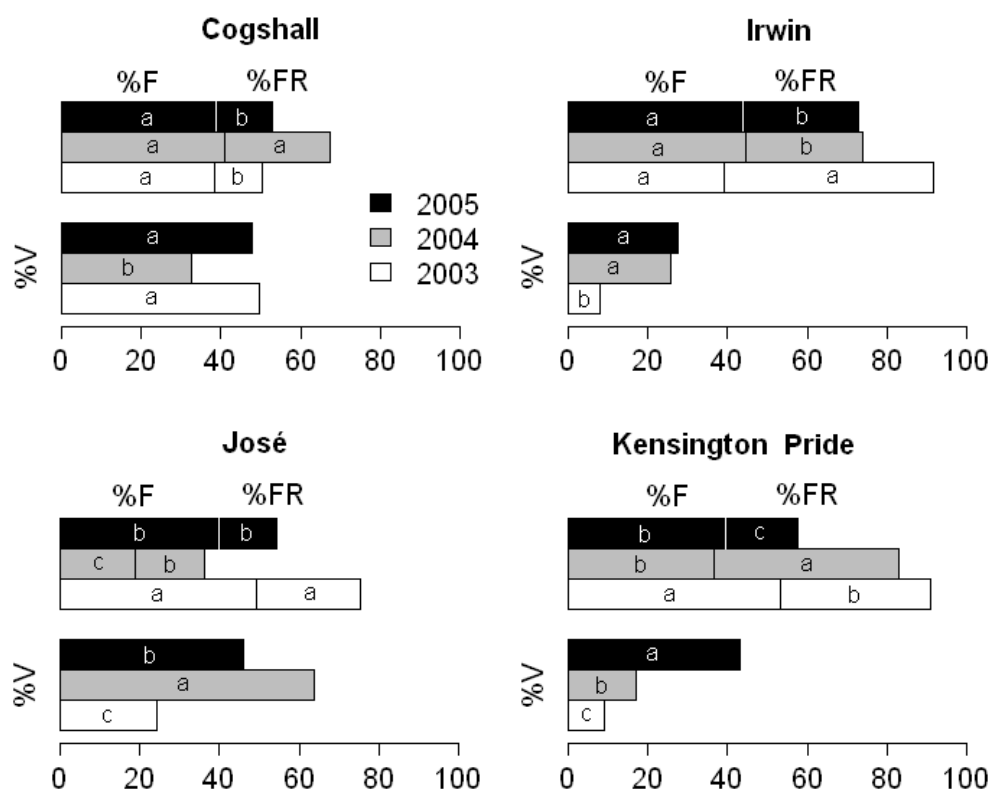


Fig. 3. Percentages of vegetative (%V), flowering (%F) and fruiting (%FR) terminal growth units at the end of each of three successive growing cycles (2003, 2004 and 2005) for four mango cultivars (Cogshall, Irwin, José and Kensington Pride). Percentages of flowering and fruiting growth units joined on the same bar to represent the global percentage of growth units which flowered (without or with fruit set). For each sub-plot, the sum of the three bars having the same colors, i.e. corresponding to the same growing cycle, is 100%. Different letters (a, b, c) represent significant differences (Wald test, $P < 0.01$) between growing cycles for each type of fate (vegetative, flowering or fruiting).

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

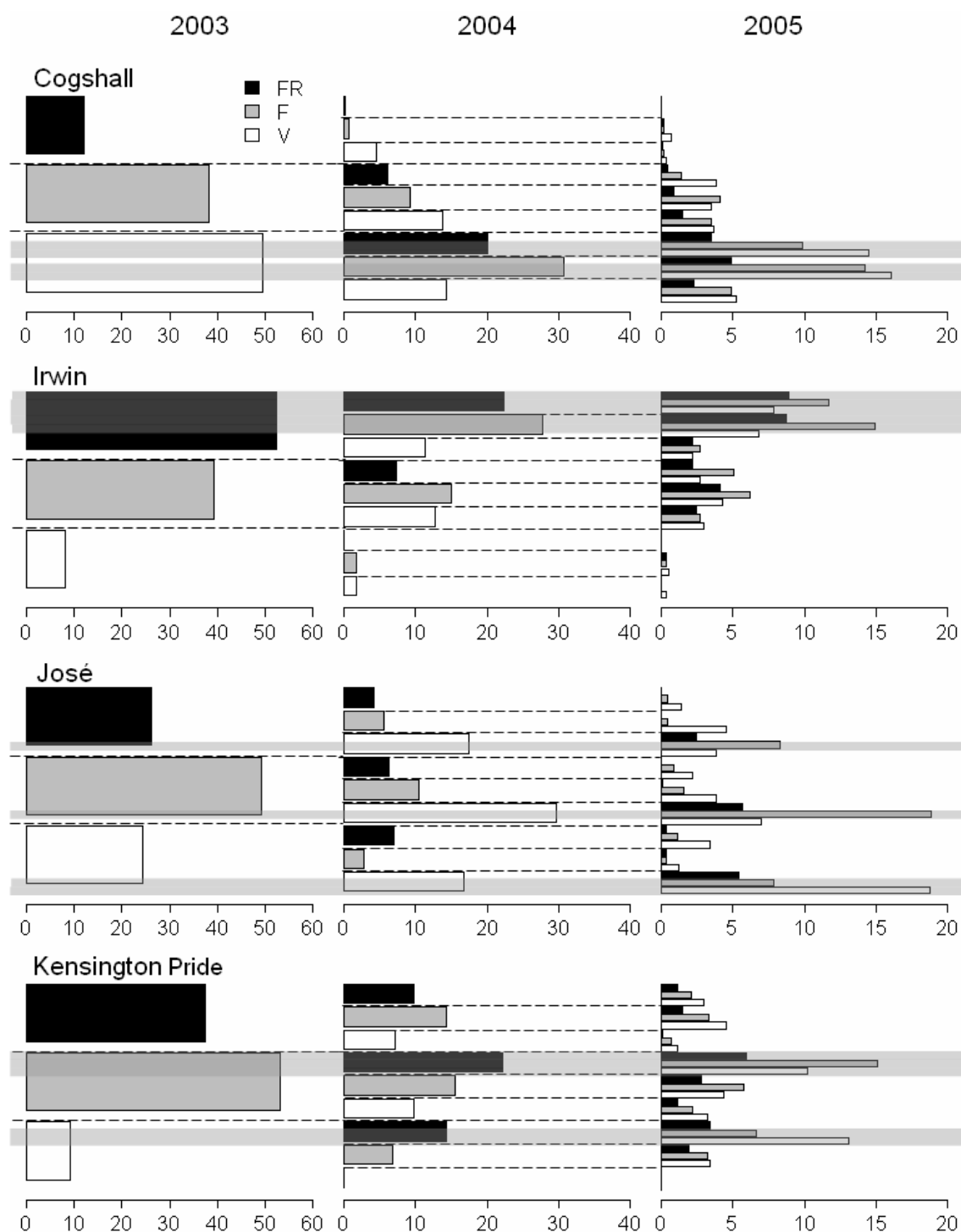


Fig. 4. Percentages of vegetative (V), flowering (F) and fruiting (FR) terminal growth units at the end of three successive growing cycles (2003, 2004 and 2005) for four mango cultivars (Cogshall, Irwin, José and Kensington Pride). Percentages are divided according to the fate of the terminal growth units during the previous growing cycle (for 2004) or the two previous growing cycles (for 2005). The sequences of fates of the three growing cycles represent patterns of fates. For each cultivar, the sum of percentages of highlighted patterns (in grey) represents more than 50% of the total patterns in 2005. The sum of the bars of each sub-plot is 100%.

DISCUSSION

Our results at the GU level highlighted different degrees and types of alternating patterns depending on the cultivar. It emphasized the flowering vs. the fruiting alternation as a relevant criterion to characterize mango alternating pattern. Cogshall and José appeared as the most alternating cultivars in our study. Cogshall is a seedling of Haden which bears sometimes irregularly (Knight *et al.*, 2009). Underlying the alternate bearing of Cogshall, our study showed a high percentage of fruiting alternation, *i.e.* V – FR – V, and of flowering alternation, *i.e.* V – F – V (Fig. 4). As for José, it displayed mostly a flowering alternation (Fig. 3: global flowering alternating pattern, Fig. 4: FR – V – F, F – V – F). Working at the GU level is thus a relevant way to investigate precisely the type of alternating patterns.

Our study revealed common fates of terminal GUs of a given cultivar, whatever the fate at the end of the previous growing cycle. For example, there was a high occurrence of flowering for all GUs of Irwin in 2005 and a low occurrence of flowering for all GUs of José in 2004 (Fig. 2). Four to five predominant sequences of fates, representing more than 50% of all the observed sequences, have been identified for each cultivar. These predominant sequences were cultivar-dependent, suggesting a strong effect of the cultivar on flowering and alternation. Irwin and Kensington Pride were characterized by a particular behavior with high flowering (%F + %FR > 50%), *i.e.* a good capacity for successive terminal GUs to be reproductive growing cycle after growing cycle. This is coherent with literature on adult trees describing these cultivars as regular bearers (Knight *et al.*, 2009). Our study showed that the patterns of sequences of the cultivars could be evidenced on young bearing trees.

Reproductive growth decreases and delays vegetative growth of the following growing cycle (Normand *et al.*, 2006; Dambreville *et al.*, 2012). Flowering and particularly fruiting are strong sinks for carbohydrates, and they could decrease the occurrence of flowering of the next growing cycle. The behavior of Cogshall illustrates this statement (Fig. 2): the occurrence of flowering in 2004 decreased if the terminal GU stemmed from a GU that flowered in 2003, and it dropped drastically if it stemmed from a GU that set fruit in 2003. However, Irwin showed an opposite behavior with a positive influence of flowering and fruiting on the next reproduction, suggesting a cultivar control.

Our results open the way for further investigations at two main levels. First, at the physiological level, we evidenced that relationships between vegetative and reproductive growth are complex and are strongly influenced by the cultivar, indicating a genetic control. Second, from a horticulture point of view, it is likely that tree training should be adapted to the cultivar, as for other species (Lauri *et al.*, 2011), but also should better take into account the flowering and fruiting potential of the branch.

Literature cited

- Dambreville, A., Lauri, P.E., Trottier, C., Guédon, Y. and Normand, F. 2012. Deciphering structural and temporal interplays during the architectural development of mango trees. *J. Exp. Bot.* In revision.
- Gitton, B., Kelner, J.J., Velasco, R., Gardiner, S.E., Chagné, D. and Costes, E. 2012. Genetic Control of Biennial Bearing in Apple. *J. Exp. Bot.* 63:131–149.
- Knight, R.J.Jr, Campbell, R.J. and Maguire, I. 2009. Important mango cultivars and their descriptors. In: R.E. Litz (ed.), *The Mango: Botany, Production and Uses*, 2nd Edition. CAB International Press, Wallingford.
- Lauri, P.E., Térouanne, E., Lespinasse, J.M., Regnard, J.L. and Kelner, J.J. 1995. Genotypic differences in the axillary bud growth and fruiting pattern of apple fruiting branches over several years - an approach to regulation of fruit bearing. *Sci. Hort.* 64:265–281.
- Lauri, P.E., Hucbourg, B., Ramonguilhem, M. and Méry, D. 2011. An architectural-based tree training and pruning – Identification of key features in the apple. *Acta Hort.* 903 :589–596.

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

Monselise, S.P. and Goldschmidt, E.E. 1982. Alternate bearing in fruit trees. Hort. Rev. 4:128–173.

Normand, F., Magne, C. and Lauri, P.E. 2006. Effect of flowering and fruiting on branching of young mango trees - an architectural approach. Acta Hort. 820:221–230.

Souza, M.P., Queiroz, M.A., Possídio, E.L., Pereira, F.A. and Nunes, R.F.M. 2002. Study of flowering and alternate bearing of mango varieties in the Sao Francisco Valley. Acta Hort. 645:353–358.

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

C. ARTICLE 4 - Deciphering structural and temporal interplays during the architectural development of mango trees

En révision à « Journal of Experimental Botany ».

Deciphering structural and temporal interplays during the architectural development of mango trees

Anaëlle Dambreville, Pierre-Éric Lauri, Catherine Trottier, Yann Guédon & Frédéric Normand

ABSTRACT

Plant architecture is commonly defined by the adjacency of organs within the structure and their properties. Few studies consider the effect of endogenous temporal factors, namely phenological factors, on the establishment of plant architecture. We hypothesized that, in addition to the effect of environmental factors, actual plant architecture results from both endogenous structural and temporal components, and from their interplays. Mango tree, which is characterised by strong phenological asynchronisms within and between trees and by repeated vegetative and reproductive flushes during a growing cycle, was chosen as plant model. During two consecutive growing cycles, we described vegetative and reproductive development of 20 trees submitted to the same environmental conditions. We considered four mango cultivars to assess possible cultivar-specific patterns. Macroscopic vegetative and reproductive development models incorporating generalized linear models as components were built. These models described the occurrence, the intensity and the timing of vegetative and reproductive development at the growth unit scale. Our study showed significant interplays between structural and temporal components of plant architectural development at two temporal scales. For example, within a growing cycle, earliness of bud burst was highly and positively related to earliness of vegetative development and flowering. And between growing cycles, flowering growth units delayed vegetative development compared to growth units that did not flower. These interplays explained how vegetative and reproductive phenological asynchronisms within and between trees were generated and maintained. It is suggested that causation networks involving structural and temporal components may give rise to contrasted tree architectures.

Keywords: asynchronism, growth unit, *Mangifera indica*, phenology, plant architecture, reproductive development, vegetative development.

Introduction

Plant architecture is commonly defined by the nature and the structural arrangement of plant entities, i.e. topology (connection between entities) and geometry (form of plants) (Hallé *et al.*, 1978; Bell, 1991; Barthelemy and Caraglio, 2007). It is the result of the balance between endogenous processes and exogenous constraints. Various structural scales are used to describe plant architecture (Godin *et al.*, 1999), including the growth unit (GU), which is defined by the portion of the axis developed during an uninterrupted period of growth (Hallé and Martin, 1968).

Plant architecture is established over time, suggesting a temporal component in architectural development. This aspect is investigated through the concept of phenology that deals with the periodicity of recurrent biological events of living organisms (Newstrom *et al.*, 1994; Sakai, 2001). In the case of trees, these events, referred to as “phenological stages”, encompass the consecutive steps of vegetative (leaf flushing, growth arrest) and reproductive (flowering, fruiting) development from bud burst to growth arrest (Lieth, 1974). Phenology is generally studied in relation to climatic variations, and its interest has been consistently renewed in past decades to assess the effect of climate change on plants (Guédon and Legave, 2008; Körner and Basler, 2010). In temperate areas, tree phenology is globally synchronised at the year scale due to cold winter conditions. In tropical and subtropical areas, phenological stages are spread out over time, not only between neighbouring trees but also within a tree (Scarrone, 1969; Borchert, 1991; Sakai, 2001). Such asynchronisms suggest that tropical tree phenology is markedly influenced by endogenous tree traits.

The phenology of flowering and fruiting is partly controlled by genetically determined mechanisms (Smith-Ramírez *et al.*, 1998; Marco and Páez, 2002). Quantitative trait loci (QTLs) have been identified for the timing of leaf flush and flowering (Bradshaw and Stettler, 1995; Celton *et al.*, 2011). However, phenological variations between branches within a tree crown and between neighbouring genetically identical trees (e.g. vegetatively propagated trees in an orchard) cannot be explained by genetic variables. For example, at the axis or GU scale, the flushing growth pattern of litchi appears to be more governed by endogenous architectural variables (type and age of axes, number of GUs per branch, etc.) than by environmental ones (Costes, 1995). Moreover, a relationship has been identified in forest tree saplings between the phenology of leafing and shoot inclination: upright shoots have a more spread leaf phenology than slanting shoots (Kikuzawa *et al.*, 1996). Several studies also revealed that distal buds along a GU, i.e. in an acrotonic position, appear and flower earlier and grow more than buds that develop in a proximal position (Champagnat *et al.*, 1971; Lauri, 2007). However, to the best of our knowledge, no comprehensive study of how structural and temporal components are combined to determine vegetative and reproductive patterns within a tree canopy exists at this time.

Mango (*Mangifera indica* L.) is one of the most widely cultivated and popular fruits in the tropics and subtropics, and represents the fifth most cultivated fruit in the world, with 33.7 million tons of fruit produced in 2009 (Gerbaud, 2011). It is an evergreen tropical tree that belongs to the architectural model of Scarrone, defined, among other traits, by rhythmic growth and terminal flowering (Hallé *et al.*, 1978). Rhythmic growth takes form as a succession of GUs separated by scars of bud scales and very short internodes that indicate the location of the resting bud. Mango vegetative growth, flowering and fruiting can appear in the whole canopy, either in synchrony or asynchronously (Chacko, 1986; Ramírez and Davenport, 2010). This suggests that although organ development is closely related to temperature (Bonhomme, 2000; Dambreville *et al.*, 2012), vegetative and reproductive

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

development in mango is, for a large part, governed by endogenous factors and not just by environmental cues. In this way, some studies on mango showed that an old GU bursts earlier (Scholefield *et al.*, 1986) and has a higher occurrence of flowering (Scholefield *et al.*, 1986; Davenport, 2000; Jannoyer and Lauri, 2009) than a more recent GU. It has also been shown that reiterated complexes, which are repetitions of parts or of the whole sequence of the tree architectural model (Hallé *et al.*, 1978), have a phenology that differs from the rest of the tree (Goguey, 1997).

We hypothesized that the actual mango tree architecture results from both structural and temporal components of development, and from their interplays. We thus designed an experiment in which the development of 20 mango trees at the GU scale was monitored. Two macroscopic models were built, one for analysing the vegetative development and another for analysing the reproductive development. The nature and the arrangement of the models' components were not based on biological processes. They were elementary events describing the occurrence, the intensity and the timing of vegetative and reproductive development. Two questions were addressed on the basis of these analyses: (i) How do structural and temporal components determine vegetative and reproductive developmental patterns? And (ii) Can these interplays explain between- and within-tree asynchronisms? In the latter case, we discussed the hypothesis that competition between organs, as well as endogenous rhythms, trigger and maintain asynchronisms within the tree crown.

Materials and Methods

Field site and plant material

The experimental orchard was located at the CIRAD (French Agricultural Research Centre for International Development) Research Station in Saint-Pierre, Réunion Island (21°31'S and 55°51'E, 280 m a.s.l.). The orchard consisted of 112 trees of eight mango cultivars (14 trees per cultivar) grafted onto a polyembryonic rootstock, 'Maison Rouge'. Trees were planted in May 2001, with a distance of 6 m between rows and 4 m within the row, in eight lines of 14 trees belonging to two cultivars. They were first harvested at the beginning of the study, i.e. at the end of 2003. To avoid any effect of manipulation on tree architecture, trees were not pruned during the study. They were drip-irrigated from fruit set (August) to the beginning of the rainy season (December). All trees were submitted to the same environmental conditions during our experiment. An automatic weather station located close to the orchard recorded temperatures during the whole experiment (Fig. 1A).

Four cultivars characterised by their contrasting architectural and fruiting patterns were chosen: Cogshall and José that are extensively grown in Réunion Island, and Irwin and Kensington Pride that are extensively grown in producing countries for local and international markets.

We defined the growing cycle as the period composed of the succession of a vegetative development period (Fig. 1B, VD), i.e. appearance of new GUs, and a reproductive development period, i.e. flowering (Fig. 1B, Flo) and possibly fruiting (Fig. 1B, Fr) on these GUs in terminal position. At the study site, vegetative development occurs through consecutive flushes from August to May. June is the resting period (Fig. 1B, VR) before flowering, which occurs from July to October. Inflorescences are temporary organs that do not remain in the tree structure; they dry up and fall off. Only some inflorescences set fruit. In this case, the fruiting phase extends from fruit set to harvest. The harvest may last one to two months on the same tree. The mango growing cycle thus lasts for one and a half years, from the beginning of vegetative development to the end of harvest. The beginning of vegetative

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

development of a growing cycle is concomitant with the flowering and fruiting phases of the previous growing cycle.

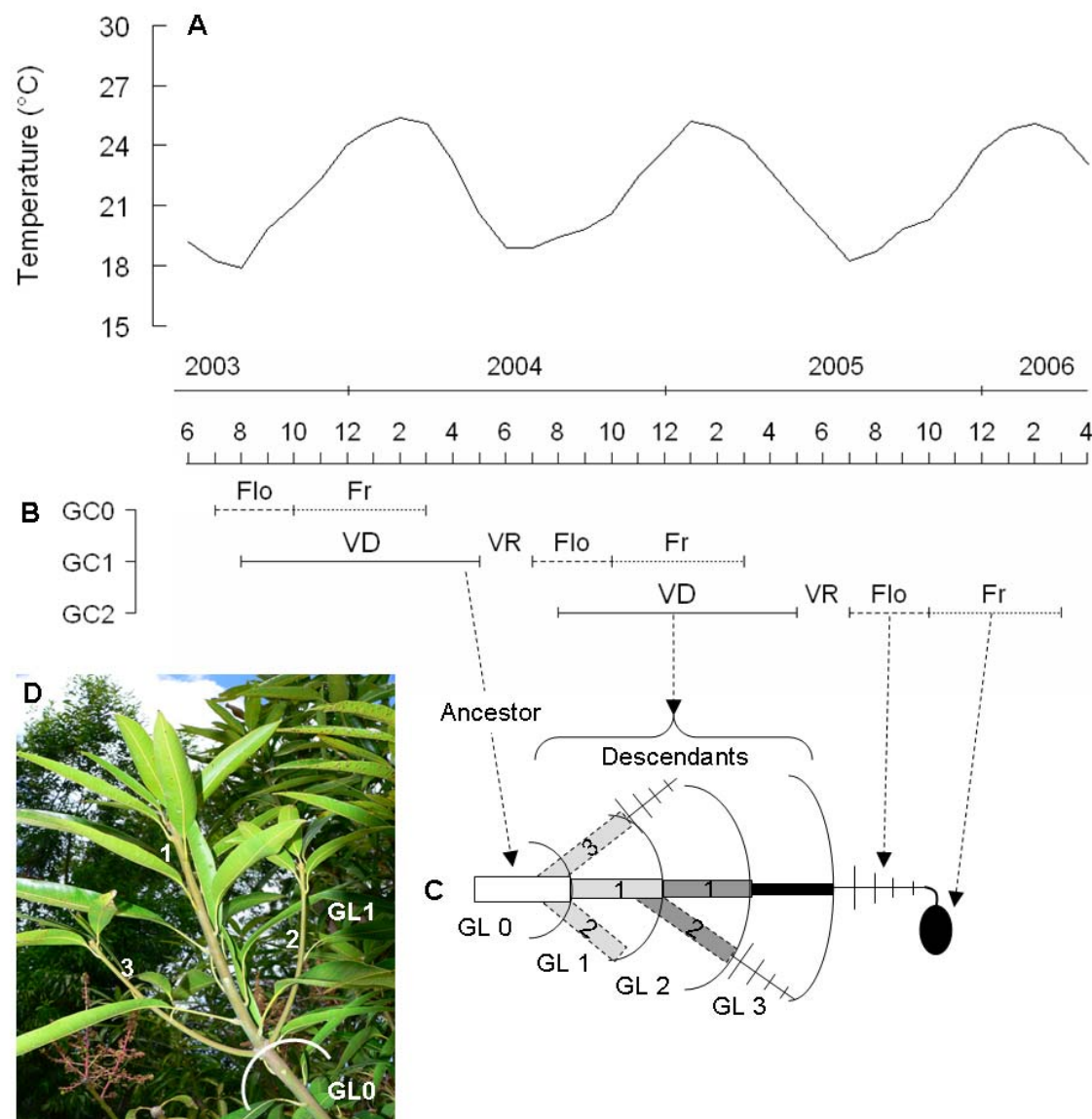


Figure 1. Temperature conditions in the experimental orchard and relationships between temporal and topological successions of growth units (GUs) during mango tree development. (A) Monthly mean air temperature from June 2003 to April 2006. (B) Temporal succession of three growing cycles (GCs: GC0, GC1, GC2) of mango trees. Each GC is composed of a succession of a vegetative development period (VD), a vegetative rest period (VR), flowering (Flo) and fruiting (Fr: fruit growth until harvest). (C) Topological and temporal development of GUs during GC2 stemming from a vegetative ancestor GU grown during GC1 (white rectangle). Rectangles are GUs; leaves are not represented. Fishbone-like symbols are inflorescences. A GU can be in apical (solid line) or lateral (dotted line) position on the supporting GU. Grey shading represents consecutive dates of burst of GUs during GC2: light grey for early GUs to black for late GUs. Growth levels (GLs) are numbered according to the order of development from the beginning of the growing cycle (GL1, GL2, GL3). Numbers in rectangles are used to identify GUs of a same GL. (D) Picture illustrating mango GUs, with an ancestor GU (GL0) and three direct descendant GUs, one apical ('1') and two laterals ('2', '3'), at the first growth level (GL1).

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

Our plant materials in this study were GUs. Each GU could be characterised from two complementary points of view, temporal (when it grows during the growing cycle), and structural (where it grows, i.e. its topological position). We defined the growth level (GL) as the topological rank of GUs produced during a growing cycle (GL1 to GL3 in Fig. 1C). At the end of a growing cycle, the growth level thus reflected the position of the GU within the canopy, a GU of a lower growth level being located more deeply within the canopy. The GUs produced during a growing cycle were generally distributed over one or two growth levels (maximum of five).

We used the terminology of kinship, e.g. ancestor/descendant and mother/daughter, to describe the topological adjacency and the temporal succession between GUs. The last GU developed during a growing cycle, referred to as the ancestor GU (Fig. 1C, white), will support the sequence of new GUs produced during the next growing cycle, referred to as its descendant GUs (Fig. 1C, grey and black shading). By convention, the ancestor GU is located at growth level 0. Among these descendant GUs, i.e. within the same growing cycle, GUs that produce one to several daughter GUs (e.g. Fig. 1C: GL2, GU1 and 2) are referred to as mother GUs (e.g. Fig. 1C: GL1, GU1). GUs stemming from the same mother GU are considered as sister GUs and generally appear during the same flush (e.g. Fig. 1C: GL2, GU1 and 2 are sister GUs). The rhythmic growth of mango trees thus leads to highly interwoven structural and temporal development components.

Data collection and variables studied

Our experiment was carried out during two consecutive growing cycles: from the beginning of vegetative development in August 2003 to the end of the harvest in March 2005, hereafter referred to as the first growing cycle (Fig. 1B, GC1), and from the beginning of vegetative development in August 2004 to the end of the harvest in March 2006, hereafter referred to as the second growing cycle (Fig. 1B, GC2). For each cultivar, five healthy trees were selected, for a total of 20 trees studied. To study the possible interactions between reproductive and vegetative developments, and between the reproductive developments of consecutive growing cycles (alternate bearing of mango; Monselise and Goldschmidt, 1982), all of the fruits of two out of the five trees were thinned at fruit set during the two growing cycles. These trees were referred to as thinned trees. The three other trees were unthinned trees.

We exhaustively described all GUs that appeared from sequential growth, i.e. located at the periphery of the canopy, of the 20 trees studied. Data were collected once a month, at the same period within the month whenever possible, and all of the GUs that appeared during the elapsed month were considered. Each GU was described using three categories of traits related to the occurrence, the intensity and the timing of vegetative and reproductive development:

- i) Qualitative traits: position with regard to the supporting GU (apical, i.e. stemming from the apical meristem, or lateral, i.e. stemming from an axillary meristem, Fig. 1C); fate (vegetative if it did not produce any inflorescence, or reproductive if it produced at least one inflorescence, with or without fruit set).
- ii) Quantitative traits: number of daughter GUs; number of inflorescences borne.
- iii) Temporal traits: date of burst of vegetative buds (at the monthly scale); date of flowering (date of full bloom, i.e. approximately 50% of all flowers of the inflorescence open, aggregated every two weeks).

Data analysis

The traits studied were encoded as discrete variables of different natures: binary variables for qualitative traits, count variables for quantitative traits and ordinal variables for temporal

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

traits. Temporal traits were considered as ordinal data because the dates of observation were not strictly evenly spaced (approximately every month for the dates of burst and every two weeks for the dates of flowering). We use the terms ‘early’ and ‘late’ to refer to the beginning and the end of the period considered, respectively. An appropriate categorical or count distribution was then selected for each variable: binomial distribution for binary variables, Poisson distribution for count variables and ordinal multinomial distribution for ordinal variables.

For each cultivar and each growing cycle, we built two macroscopic models, one for vegetative development and the other for reproductive development (Fig. 2). Generalized linear models (GLMs) were used as components of both of these macroscopic models. The use of simple regression models such as GLMs limited the type of dependencies between GUs that could be modelled (e.g. dependencies between sister GUs could only be modelled as the global effect of the number of sister GUs of a given GU). These macroscopic models could be represented as oriented tree graphs where each vertex represented the response variable of a GLM (Figs. 2A & B). Each thin solid arrow represented the conditioning of a subsequent GLM by the value 1 (*true*) taken by the binary response variable of a binomial model. Because of the heterogeneity of the response variables (binomial, Poisson and ordinal multinomial models) and the conditioning between successive GLMs, each individual GLM was estimated separately. The two macroscopic models should therefore be considered as conceptual models, each with a set of specific response variables, aiming at giving a coherent view of the vegetative and reproductive developments.

Since apical and lateral GUs are characterised by differences in morphology and the ability to grow, flower and set fruit (Normand *et al.*, 2009), it was important to distinguish apical and lateral daughter GUs in the vegetative development. Consequently, the vegetative development model (Fig. 2A) was composed of four GLMs: (i) An initial binomial GLM whose response variable was the occurrence of burst of a terminal GU, i.e. the production of at least one daughter GU. When budburst occurred, there was almost always an apical daughter GU produced (except for reproductive ancestor GUs, i.e. an ancestor GU that bore at least one inflorescence). The occurrence of budburst conditioned the following two subsequent GLMs: (ii) A binomial GLM whose response variable was the occurrence of at least one lateral daughter GU, in addition to the apical daughter GU; and (iii) a multinomial ordinal GLM whose response variable was the date of burst. The occurrence of at least one lateral daughter GU conditioned (iv) a subsequent Poisson GLM whose response variable was the number of lateral daughter GUs produced.

The reproductive development model (Fig. 2B) was composed of three GLMs: (i) An initial binomial GLM whose response variable was the occurrence of flowering of a terminal GU. The occurrence of flowering conditioned two subsequent GLMs: (ii) A Poisson GLM whose response variable was the number of inflorescences produced per GU that flowered; and (iii) a multinomial ordinal GLM whose response variable was the date of flowering (only for the second growing cycle since the data were not available for the first growing cycle).

Each response variable of a GLM (belonging either to the vegetative or to the reproductive development model) was potentially influenced by different factors. To assess the possible short- and long- distance and term effects of factors on the response variables, we evaluated potential factors at two temporal scales (the two rectangles in Fig. 2): ‘within a growing cycle’ (short- distance and term) and ‘between growing cycles’ (long- distance and term). Different factors were considered at each scale. In the former case (Fig. 2, ‘within a growing cycle’), factors were related to the mother GU and were its number of sister GUs, its date of burst and its position. In the second case (Fig. 2, ‘between growing cycles’), factors were considered at two structural scales. The first scale was the whole tree with the tree fruit load. The second scale was the GU, with the growth level, and three factors related to the

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

ancestor GU, its number of sister GUs, its fate and its position. Each GLM thus associated one response variable of the vegetative (Fig. 2A) or reproductive (Fig. 2B) development model with one set of factors of the temporal scales (within or between growing cycles).

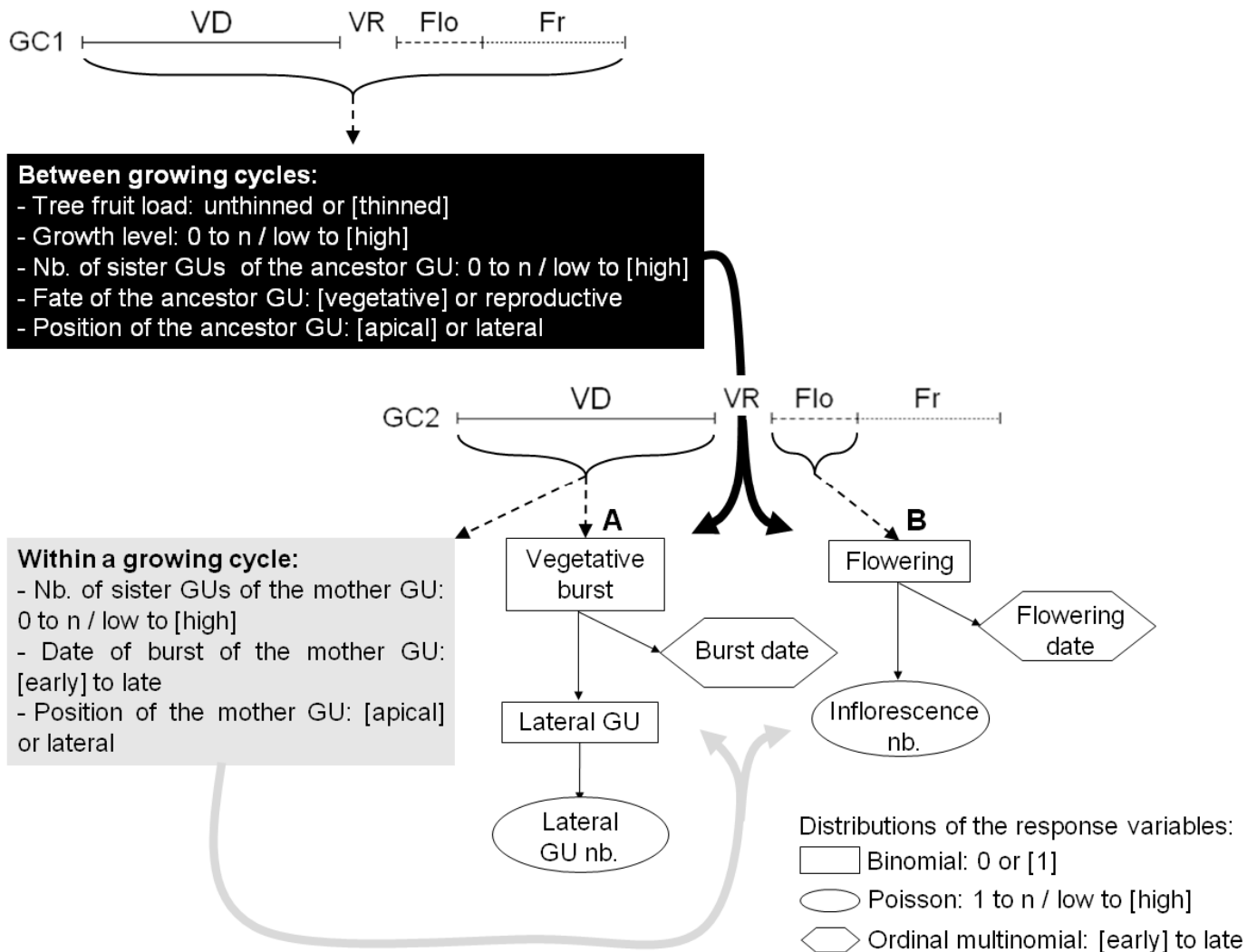


Figure 2. Macroscopic vegetative and reproductive development models of mango tree superposed on the temporal succession of growing cycles (see Fig. 1). Vegetative (A) and reproductive (B) models are represented as oriented tree graphs where each vertex corresponds to a response variable of a generalized linear model (GLM). The form of the box depends on the distribution of the response variable. Each thin solid arrow represents the conditioning of a subsequent GLM by the value 1 (*true*) taken by the binary response variable of a binomial model. The factors studied are figured in two rectangles corresponding to two temporal scales, 'within a growing cycle' (grey rectangle) and 'between growing cycles' (black rectangle), respectively. Each factor potentially influences each response variable (thick black and grey arrows). Modalities of each response variable or factor are listed and modalities between brackets are used as references in Table 2.

GLMs were initially specified, including order-two interactions between factors. Starting from a complete model with all the potential factors, we applied a backward selection approach that first removed non-significant interactions and then non-significant factors using Wald tests with a significance level at $P < 0.01$. We then chose the best model according to the Akaike Information Criterion (AIC).

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

All analyses were performed using R software, version 2.13.0 (R Development Core Team, 2011) with ‘stats’ (glm() function for binomial and Poisson models) and ‘MASS’ (polr() function for ordinal multinomial models) packages.

Results

For the two growing cycles, Cogshall and Kensington Pride produced the highest number of GUs, inflorescences and fruits (Table 1). From the first to the second growing cycle, the number of GUs and inflorescences produced per growing cycle doubled for all cultivars, whereas the number of fruits remained stable.

Table 1. Number (mean $\pm$ s.d.) of growth units (GUs) and inflorescences per tree, of flowering GUs per cm² of trunk cross sectional area, and of fruits per tree, produced per growing cycle for four mango cultivars (Cogshall: Co; José: Jo; Irwin: Ir; Kensington Pride: Kp), and three growing cycles. n: number of trees. NA: not available.

	Cultivar	GU nb. (n=5)	Inflorescence nb. (n=5)	Flowering GU nb. (GU.cm ⁻²) (n=5)	Fruit nb. (n=3)
Previous growing cycle	Co	NA	NA	1.3 $\pm$ 0.7	23 $\pm$ 8
	Ir	NA	NA	0.8 $\pm$ 0.3	29 $\pm$ 1
	Jo	NA	NA	1.9 $\pm$ 0.4	28 $\pm$ 8
	Kp	NA	NA	1.0 $\pm$ 0.4	51 $\pm$ 24
First growing cycle	Co	464 $\pm$ 121	293 $\pm$ 33	3.5 $\pm$ 0.5	106 $\pm$ 12
	Ir	147 $\pm$ 42	113 $\pm$ 37	1.4 $\pm$ 0.4	69 $\pm$ 17
	Jo	176 $\pm$ 19	124 $\pm$ 63	1.7 $\pm$ 0.6	64 $\pm$ 32
	Kp	413 $\pm$ 125	392 $\pm$ 148	2.3 $\pm$ 0.5	169 $\pm$ 6
Second growing cycle	Co	835 $\pm$ 162	646 $\pm$ 282	7.0 $\pm$ 2.4	133 $\pm$ 9
	Ir	319 $\pm$ 127	235 $\pm$ 87	2.6 $\pm$ 0.8	75 $\pm$ 6
	Jo	334 $\pm$ 131	367 $\pm$ 169	2.8 $\pm$ 1.4	58 $\pm$ 33
	Kp	932 $\pm$ 460	823 $\pm$ 360	4.7 $\pm$ 2.0	179 $\pm$ 17

Table 2 represents the results of the ‘within growing cycle’ and ‘between growing cycles’ GLM analyses per cultivar and growing cycle, showing the effects of the specific factors on each response variable of vegetative and reproductive development. Interactions are not presented because it would lead to overly complex tables. For each couple response variable/factor, we defined two types of effect. The first type was a cultivar-independent effect and described the same positive or negative effect of the factor on the response variable over the four cultivars and the two growing cycles. The second type was referred to as a cultivar-dependent effect and described the same effect of the factor on the response variable for at least two cultivars over the two growing cycles. Concerning the response variable, ‘date of flowering’, cultivar-independent and dependent effects were defined for the only growing cycle available.

The effects of factors on vegetative and reproductive developments within and between growing cycles, from the most to the least influential factor, are detailed below. Only cultivar-independent and dependent effects are considered to make the results more legible. Some interesting cases are illustrated by specific graphs.

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

Table 2. Results of generalized linear models (GLMs): effect of two sets of factors (lines, 'Within a growing cycle', and 'Between growing cycles'; grey and black rectangles in Fig. 2) on response variables (columns, 'A - vegetative development', and 'B - reproductive development'; Figs. 2A & B), for four mango cultivars (Cogshall (Co), Irwin (Ir), José (Jo), Kensington Pride (Kp)), and two growing cycles (1st and 2nd). For a cultivar and a growing cycle, each GLM associates a single response variable of the vegetative or reproductive development with one set of factors. Each response variable/factor is represented by one of its modalities between brackets (see Fig. 2). Signs + or – reflect the significant positive or negative effect, respectively, of one modality of each factor on one modality of each response variable ($P < 0.01$). Since binomial variables have two modalities, the effect of the other modality is the opposite. For numerical variables and dates, only the effects of high values and early dates, respectively, are provided. Since it is assumed that these variables vary linearly, the effect of small values and late dates are the opposite. NS: non-significant; NA: not available; UB: unbalanced sample (one modality of the response variable is < 1% of the sample size).

A - Vegetative development

Within a growing cycle

growing cycle	Burst [1]								Lateral GU [1]								Lateral GU nb. [high]								Burst date [early]							
	1 st				2 nd				1 st				2 nd				1 st				2 nd				1 st				2 nd			
	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp
Nb. sister GU of mother GU [high]	NS	+	NS	NS	-	NS	NS	NS	+	UB	NS	NS	NS	+	NS	NS	NS	NA	NS	NS	NS	NA	NS	NS	NS	-	+	-	+	NS	NS	+
Burst date of mother GU [early]	+	+	+	+	+	+	+	+	-	UB	NS	NS	NS	NS	+	NS	NS	NA	NS	NS	NS	NA	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Position of mother GU [apical]	+	-	-	-	+	-	-	-	+	UB	+	+	+	NS	NS	+	+	NA	+	+	+	NA	+	NS	NS	NS	NS	NS	NS	-	NS	NS

Between growing cycles

	Burst [1]								Lateral GU [1]								Lateral GU nb. [high]								Burst date [early]							
	1 st				2 nd				1 st				2 nd				1 st				2 nd				1 st				2 nd			
	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp
Tree fruit load [thinned]	+	NS	+	NS	-	+	+	NS	NS	UB	NS	+	NS	NS	+	NS	NS	NA	NS	NS	-	NA	NS	NS	+	+	+	-	+	NS	+	+
Growth level [high]	-	-	-	-	-	-	-	-	NS	UB	NS	NS	+	NS	NS	-	NS	NA	NS	+	+	NA	NS	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Nb. sister GU of ancestor GU [high]	+	-	NS	NS	+	-	NS	NS	NS	UB	NS	NS	NS	NS	NS	NS	+	NA	NS	NS	NS	NA	NS	NS	+	NS	-	-	+	-	NS	NS
Fate of ancestor GU [vegetative]	+	NA	+	+	NS	-	+	-	+	UB	+	+	+	+	+	+	NS	NA	NS	+	+	NA	NS	+	+	NA	+	+	+	+	+	+
Position of ancestor GU [apical]	+	NS	NS	+	+	+	+	+	NS	UB	NS	+	+	NS	+	NS	+	NA	NS	+	+	NA	+	NS	NS	-	NS	-	NS	-	NS	NS

B - Reproductive development

Within a growing cycle

	Flowering [1]								Inflorescence nb. [high]								Flowering date [early]							
	1 st				2 nd				1 st				2 nd				1 st				2 nd			
	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp
Nb. sister GU of mother GU [high]	-	NS	NS	NS	NS	-	NS	NS	+	+	NS	+	+	NS	NS	+	NA	NA	NA	NA	+	NS	-	-
Burst date of mother GU [early]	NS	+	NS	-	NS	NS	+	NS	NS	+	NS	+	NS	NS	+	+	NA	NA	NA	NA	+	+	+	+
Position of mother GU [apical]	+	+	-	NS	-	+	-	-	+	+	+	+	NS	NS	+	+	NA	NA	NA	NA	-	+	+	-

Between growing cycles

	Flowering [1]								Inflorescence nb. [high]								Flowering date [early]							
	1 st				2 nd				1 st				2 nd				1 st				2 nd			
	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp	Co	Ir	Jo	Kp
Tree fruit load [thinned]	-	-	+	-	NS	NS	+	-	-	+	+	-	+	NS	-	-	NA	NA	NA	NA	+	+	NS	+
Growth level [high]	+	+	NS	+	+	+	NS	+	NS	NS	NS	+	+	NS	NS	+	NA	NA	NA	NA	+	NS	-	NS
Nb. sister GU of ancestor GU [high]	NS	NS	+	NS	NS	NS	NS	-	NS	-	NS	+	+	NS	NS	NS	NA	NA	NA	NA	NS	NS	NS	NS
Fate of ancestor GU [vegetative]	+	NA	NS	-	+	NS	NS	-	+	NA	NS	NS	+	+	-	-	NA	NA	NA	NA	NS	+	+	NS
Position of ancestor GU [apical]	+	+	NS	+	+	+	NS	+	+	NS	NS	NS	+	NS	+	+	NA	NA	NA	NA	NS	+	-	-

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

Vegetative development (Table 2A)

Within a growing cycle: There were two cultivar-independent effects of the date of burst of the mother GU on vegetative development: an early mother GU had a higher occurrence of burst and produced early daughter GUs. This latter effect was however less clear for the second growing cycle (Fig. 3). For the first growing cycle, there was a mean difference of two months between the dates of burst of mother and daughter GUs. During the second growing cycle, vegetative development was delayed compared to the first one. In this case, the relationship between dates of burst of mother and daughter GUs could be divided into two periods (Fig. 3). During the first period, for mother GUs appeared that from August to October, all daughter GUs appeared, on average, at approximately the same time (mid-December to mid-January, except Kensington Pride, which appeared in mid-February). During the second period, for mother GUs that appeared from November to February, there was a mean difference of two months between the dates of burst of mother and daughter GUs.

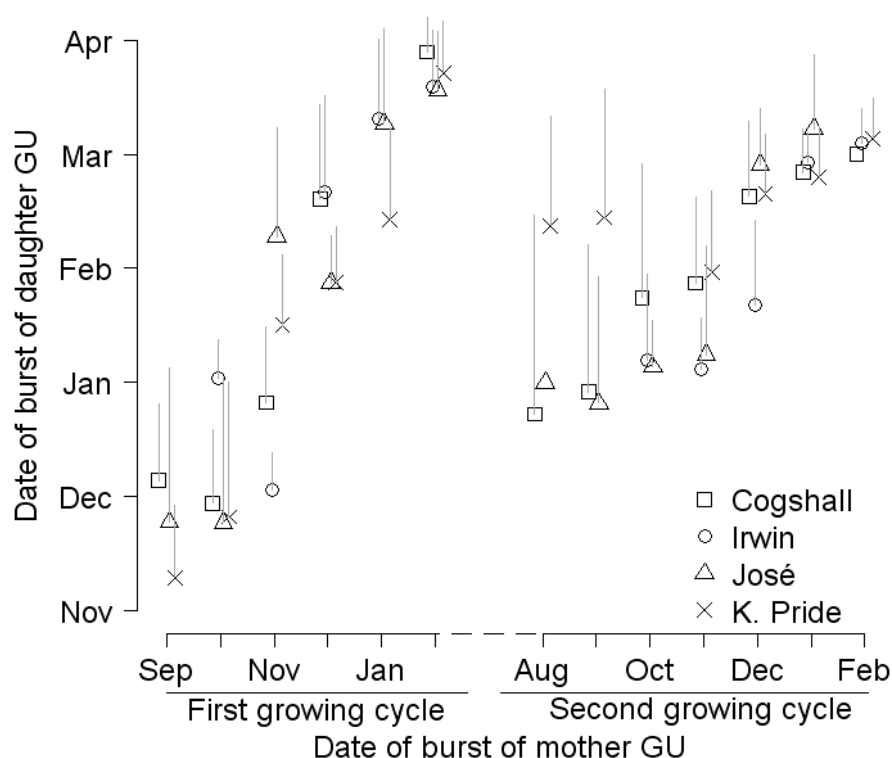


Figure 3. Temporal influence of the mother growth unit (GU) on tree phenology. Date of burst (mean $\pm$ s.d.) of daughter GUs as a function of the date of burst of their mother GU in two consecutive growing cycles for four mango cultivars: Cogshall, Irwin, José and Kensington Pride. Samples with less than 11 GUs have been ignored. Dates of burst are represented at the monthly scale. For each date of burst of the mother GU, the symbols of the four cultivars have been separated in order to visualise the standard deviations.

The position of the mother GU affected three response variables of the vegetative development in a cultivar-dependent way (Table 2). First, an apical mother GU tended to repress bud burst, except for Cogshall. Second and conversely, an apical mother GU tended to promote the burst of at least one lateral daughter GU for Cogshall and Kensington Pride (e.g. apical and lateral mother GUs had a relative frequency of occurrence of at least one lateral daughter GU of 0.45 and 0.07, respectively, for Kensington Pride in the first growing cycle). For Irwin, the relative frequency of occurrence of at least one lateral daughter GU was smaller

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

than 0.01 during the first growing cycle (UB: unbalanced sample, i.e. one modality of the response variable is < 1% of the sample size). Third, an apical mother GU tended to increase the number of lateral daughter GUs for Cogshall and José (e.g. 2.22 ± 1.33 (mean $\pm$ s.d.) lateral GUs per apical mother GU vs. 1.51 ± 0.85 lateral GUs per lateral mother GU for Cogshall in the first growing cycle). The number of sister GUs of the mother GU did not affect the vegetative development.

Between two consecutive growing cycles: The growth level showed two cultivar-independent effects on vegetative development. First, the higher the growth level was, the lower the occurrence of burst of GUs was. Second, the higher the growth level was, the later the date of burst was.

Two cultivar-independent effects of the fate of the ancestor GU on vegetative development were detected. First, a vegetative ancestor GU increased the occurrence of at least one lateral GU (e.g. 0.10 for reproductive ancestor GUs vs. 0.34 for vegetative ancestor GUs for Kensington Pride in the first growing cycle). For Irwin, the relative frequency of occurrence of at least one lateral GU was less than 0.01 during the first growing cycle (UB). Second, a vegetative ancestor GU increased the earliness of descendant GUs.

The position of the ancestor GU showed a cultivar-dependent effect on vegetative development: an apical ancestor GU tended to increase the occurrence of burst for Cogshall and Kensington Pride. There was a cultivar-dependent effect of the tree fruit load on the subsequent vegetative development: a thinned tree tended to promote early date of burst of descendant GUs for Cogshall and José. The number of sister GUs of the ancestor GU did not affect the vegetative development.

Reproductive development (Table 2B)

Within a growing cycle: The date of burst of the mother GU showed a cultivar-independent effect on reproductive development: an early mother GU produced early inflorescences (Supplementary Figure S1 at *JXB* online). There was a mean difference of seven months between the date of burst of a mother GU and its date of flowering. Although GLM results did not show a clear effect of the date of burst of the mother GU on the occurrence of flowering among cultivars and growing cycles, we observed an increase followed by a decrease of the occurrence of flowering from early to late mother GUs (Supplementary Figure S2 at *JXB* online). For Irwin, the relative frequency of the occurrence of flowering of a mother GU was high (always > 0.7), and did not decrease for early and late mother GUs, compared to the other cultivars.

There was a cultivar-dependent effect of the position of the mother GU on reproductive development: an apical mother GU tended to increase the number of inflorescences for José and Kensington Pride. Our data showed that an apical mother GU produced more than one inflorescence on average, whereas a lateral mother GU produced only one apical inflorescence (data not shown). The effect of the position of the mother GU on its date of flowering was different between cultivars: apical GUs tended to flower later for Cogshall and Kensington Pride, whereas they tended to flower earlier for Irwin and José.

Two cultivar-dependent effects of the number of sister GUs of the mother GU on the reproductive development were detected: a high number of sister GUs tended to increase the number of inflorescences per GU (Cogshall and Kensington Pride) and to delay the date of flowering (José and Kensington Pride).

Between two consecutive growing cycles: There were two cultivar-dependent effects of the position of the ancestor GU on reproductive development. First, an apical ancestor GU tended to increase the occurrence of flowering in the subsequent growing cycle, except for José (e.g.

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

0.69 for apical ancestor GUs vs. 0.59 for lateral ancestor GUs for Cogshall in the second growing cycle). Second, an apical ancestor GU tended to delay the date of flowering (José and Kensington Pride).

The growth level showed a cultivar-dependent effect on the occurrence of flowering. Except for José, the higher the growth level was, the higher the occurrence of flowering of descendant GUs was. There was a cultivar-dependent effect of tree fruit load on the date of flowering of descendant GUs. Except for José, a thinned tree flowered early in the subsequent growing cycle. The fate of the ancestor GU showed a cultivar-dependent effect on the date of flowering. Descendant GUs stemming from a vegetative ancestor GU tended to flower earlier (Irwin and José). The number of sister GUs of the ancestor GU did not affect the reproductive development.

Discussion

Environmental factors such as temperature, light and water availability have an influence on plant growth and development. Our studied trees were in the same orchard and were consequently submitted to the same environmental conditions. However, we worked at the GU scale, and GUs are subjected to different microclimates within a canopy. Their development, i.e. the response variables studied, could consequently be affected by the local microclimates. These effects were implicitly included in the statistical analyses and contributed to the residual variability.

Despite this possible source of variability, our study revealed a network of relationships between structural and temporal components of vegetative and reproductive development that were either common or specific to the four mango cultivars. They are summarised in Fig. 4. We tried to distinguish causal relationships from other types of relationships (e.g. association) using knowledge concerning in particular temporal or structural precedence of causes with respect to effects. The influence of structural and temporal factors was pinpointed within three processes: the triggering of vegetative and reproductive asynchronisms, their maintenance over time, and flowering.

Structural factors are possible triggers for between- and within-tree asynchronisms through competition between organs

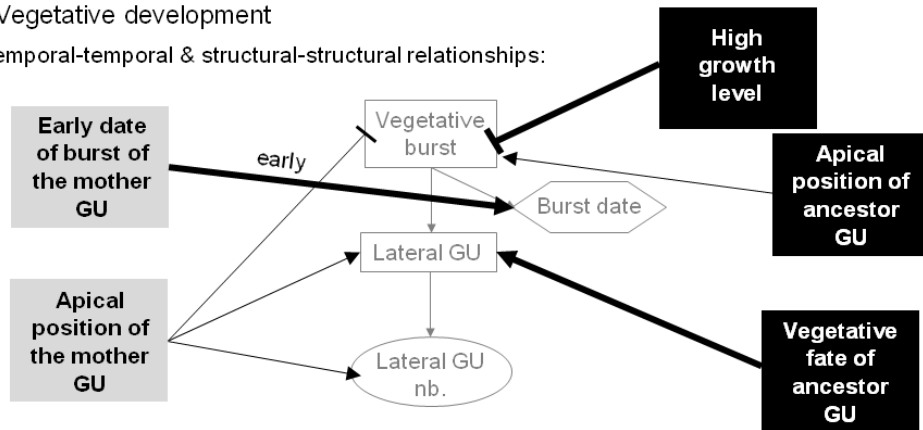
At the tree scale, the competition between vegetative development and reproduction is well known, especially through the concept of costs of reproduction (Obeso, 2002). In particular, fruits are important sinks for carbohydrates and decrease the total resources available for subsequent vegetative development. In mango, several studies have highlighted the competition between fruit load and vegetative development (Scholefield *et al.*, 1986; Jannoyer and Lauri, 2009; Shaban, 2009). Our results showed that competition conveyed a phenological dimension as well, with a main effect of fruit load in delaying both vegetative and reproductive development during the next growing cycle (Table 2; Fig. 4). This result in mango validates a previous hypothesis on the apple that a heavy fruit load in a given year may delay vegetative development in the following year (Forshey and Elfing, 1989). Fruit load then appears as a possible trigger for between-tree vegetative and reproductive asynchronisms.

V. Résultats

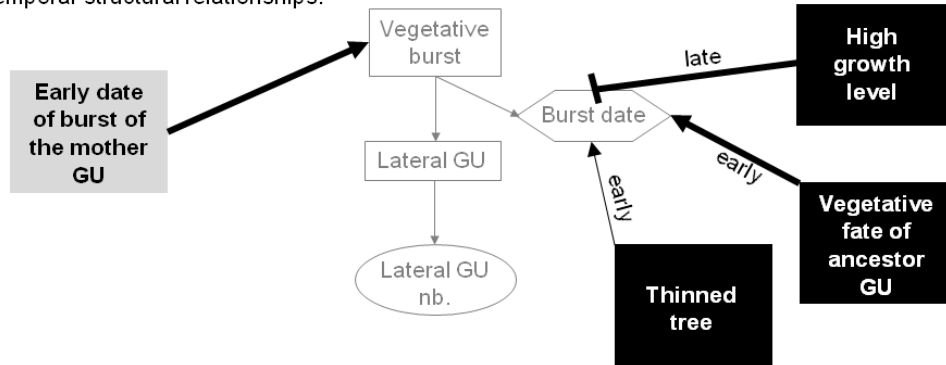
3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

A - Vegetative development

Temporal-temporal & structural-structural relationships:

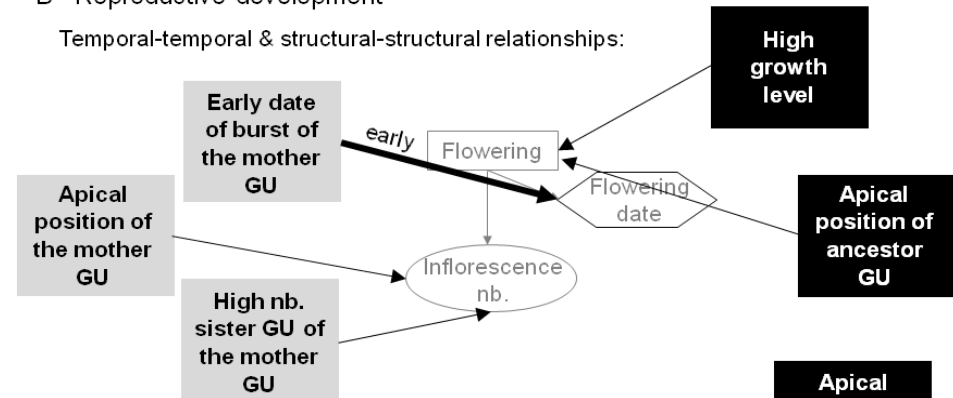


Temporal-structural relationships:



B - Reproductive development

Temporal-temporal & structural-structural relationships:



Temporal-structural relationships:

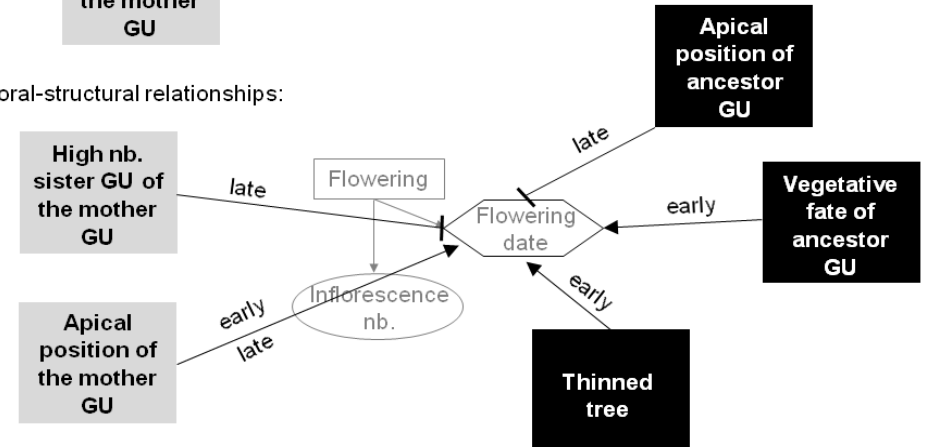


Figure 4. Summary of the relationships between structural and temporal variables. Vegetative (A) and reproductive (B) developments models are represented as oriented tree graphs where each vertex corresponds to a response variable (Fig. 2). Factors are boxed and located on the left (factors of the ‘within a growing cycle’ scale) and on the right (factors of the ‘between growing cycles’ scale) of the response variables. Each factor is represented by one of its modalities (Fig. 2). For each type of development, the upper scheme represents temporal-temporal and structural-structural relationships, and the lower scheme represents temporal-structural relationships. A black arrow ($\rightarrow$) represents a positive effect of the modality of the factor on the response variable, whereas a black T-symbol ($\dashv$) represents a negative effect. When the response variable is a date, the modality of the date (early or late) promoted by the factor is written on the arrow. A thick black line represents a cultivar-independent effect and a thin black line represents a cultivar-dependent effect.

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

At the GU scale, the fate of the ancestor GU expressed the influence of reproduction during a given growing cycle on the development of the next growing cycle. Our study showed that the reproductive fate of an ancestor GU had a significant negative effect on descendant GU development. It repressed vegetative development both structurally and temporally (Table 2; Fig. 4A) and also delayed the date of flowering during the next growing cycle (Table 2; Fig. 4B). These relationships at the GU scale highlighted the fate of ancestor GUs as a possible trigger for within-tree vegetative and reproductive asynchronisms.

Apical and lateral GUs of mango are characterised by morphological and behavioural differences: an apical GU has a greater number of leaves, a larger stem, and a higher occurrence of branching, flowering and fruiting than a lateral GU (Normand *et al.*, 2009). This suggests an apical control exerted by the apical GU on the growth of lateral sister GUs (Wilson, 2000; Normand *et al.*, 2009). From a structural point of view, our study confirmed the apical control, especially on quantitative variables such as the number of lateral GUs and the number of inflorescences (Table 2; Fig. 4). Nevertheless, no positive effect has been shown between the apical position of a mother GU and its occurrence of burst and flowering. The statistical models showed significant interactions between the two factors, position and date of burst of mother GUs, which certainly hid this positive effect. From a temporal point of view, there were cultivar-dependent effects of the position of the mother GUs on the date of flowering (Table 2; Fig. 4B). Moreover, there was a cultivar-dependent effect of the position of the ancestor GU on the date of flowering of its descendant GUs (Table 2; Fig. 4B). These relationships at the GU scale highlighted the position of GUs, whether within or between growing cycles, as a possible trigger for within-tree vegetative and reproductive asynchronisms.

Few studies have been made on tree development at the GU scale, and the relationships studied are most often at the first order, i.e. the effect that one GU has on the next GU through either apical growth or branching (Lauri *et al.*, 1995; Costes *et al.*, 2003; Costes and Guédon, 2012). Our study revealed structural and temporal effects of a GU on its descendants up to the fifth order, i.e. between an ancestor GU produced during the first growing cycle and vegetative and reproductive development of descendant GUs of the second growing cycle. These long-term and long-distance effects lead to dependencies between descendant GUs of a given ancestor GU, which could explain why phenological asynchronisms usually appear by patches of GUs often related to the same branch (Ramírez and Davenport, 2010).

Endogenous rhythms are temporal components that maintain asynchronisms within the tree crown

Our study showed a positive effect of the date of burst of mother GUs on the date of burst of their daughter GUs, illustrating the endogenous growth rhythm within a growing cycle (Figs. 3; 4A). However, this relationship depended on the growing cycle. During the first growing cycle, this relationship was roughly linear with a constant delay of rest, approximately two months, between the dates of burst of mother and daughter GUs. This delay is in agreement with the findings of Anwar *et al.* (2011), which described the growth of flushes in an alternate month pattern. In spite of the temperature variations during the period of vegetative development (Fig. 1A), this rather constant delay over several months (Fig. 3) suggested that in our temperature range, there was no significant effect of temperature on the endogenous rhythm of GUs within the first growing cycle. Moreover, in our experimental setting, irrigation and rainfalls ensured regular water availability, eliminating the role of this factor on bud activity during the experiment. The GU-specific endogenous rhythm suggests a relative autonomy of topologically connected GUs, which could explain why asynchronisms between GUs could be maintained over one growing cycle.

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

During the second growing cycle, the relationship between dates of burst of mother and daughter GUs could be divided into two periods. The first one for mother GUs appeared from August to October (Fig. 3), for which the burst of daughter GUs occurred, on average, in January (February for Kensington Pride), i.e. after the first half of the harvest. The second one for mother GUs appeared from November to February, for which the two-month delay observed during the first growing cycle was almost made up for. The relationship between dates of burst of mother and daughter GUs of the first growing cycle showed the absence of a marked environmental effect on the endogenous rhythm. Since the climatic conditions were roughly the same for the first and the second growing cycles (Fig. 1A), the inhibition of growth observed during the first period of the second growing cycle could therefore not be explained by climatic conditions. We hypothesize that a high flowering and fruiting rate at the end of the first growing cycle increased the strength of the reproductive sinks (Table 1: first growing cycle) compared to the previous growing cycle (Table 1: previous growing cycle). This interaction between reproductive development of the first growing cycle, i.e. the presence of inflorescences (for thinned and unthinned trees) and fruit (for unthinned trees), and vegetative development of the second growing cycle could be at the origin of this temporary inhibition of GU development.

Although it has been shown that an early date of burst of a mother GU increases its occurrence of flowering (Davenport, 2007; Ramírez *et al.*, 2010b), there is still little knowledge about the relationship between the date of burst of a GU and its date of flowering. Our study showed a positive relationship between these two dates (Table 2; Fig. 4B; Supplementary Figure S1 at *JXB* online). This result agrees with the findings of Scholefield *et al.* (1986) and Jannoyer and Lauri (2009), showing that early GUs flower early, and late GUs flower late. It supports the view that regardless of the underlying mechanisms, there is a negative relationship between the age of the GU and the requirement of fresh temperatures for floral induction in mango (Davenport, 2007). There was a delay of approximately seven months between the date of burst of a mother GU and its date of flowering. This latter result showed how vegetative asynchronisms are able to induce reproductive asynchronisms. Such interplays are not observable in temperate trees where the long ecodormancy in late winter, i.e. when chilling requirements are fulfilled but temperatures are still too cold to permit growth resumption, induces a total time reset and a synchronous flowering in the following spring.

Flowering is influenced by temporal and structural components

Over the past decades, several studies have highlighted the probable existence of a universal stimulus able to induce flowering, known as florigen, produced by the leaves and that moves to the shoot apex through the phloem (Turck *et al.*, 2008; Ramírez *et al.*, 2010a). In mango, a balance between a temperature-regulated florigenic promoter and an age-regulated vegetative promoter is thought to control the induction of flowering (Davenport, 2000; Ramírez and Davenport, 2012). In subtropical regions such as Réunion Island, floral induction is primarily driven by cool temperatures (Fig. 1), with a higher occurrence of flowering as the age of the GU increases (Davenport, 2007).

Our study showed that late and early mother GUs located in the terminal position at the end of the growing cycle, i.e. susceptible to flower, tended to have a lower occurrence of flowering (Supplementary Figure S2 at *JXB* online). It can be hypothesized that late GUs may not be able to flower because they still contain excessive quantities of vegetative promoter (Núñez-Elisúa and Davenport, 1995). On the other hand, early GUs, which were generally located at lower growth levels, i.e. more deeply within the canopy, may not be able to flower because of various factors such as lower light interception or natural death of the apical meristem. In addition to these possible exogenous and endogenous factors, a genotypic effect

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

may be suggested because José and Irwin, both of which have an open canopy (Normand *et al.*, 2009) showed contrasting abilities for GUs at lower growth levels to flower (Table 2).

A high number of sister GUs tended to increase the number of inflorescences per GU for the mother GUs that flowered (Table 2; Fig. 4B). This result suggested that the general positive relationship between the number of leaves and the number of inflorescences (Davenport *et al.*, 2006) may also be applied to the number of branches per GU. Previous studies showed that flowering may be reduced in very vigorous trees (Forshey and Elfving, 1989). However, our results suggested that there is a positive relationship between vegetative growth and flowering, giving more support to the idea that an increase of flowering may occur on a vigorous vegetative growth with more leaves and branches, and that it is probably genetically determined, as has been demonstrated for apple (Lauri *et al.*, 1996; Lauri and Trottier, 2004).

Conclusion

In our study, we identified causal relationships whenever possible, in particular when the factor temporally and topologically preceded the response variable. However, the temporal or topological precedence alone is not sufficient to distinguish genuine causation from spurious association caused by unknown factors, and supplementary biological assumptions are most often required to identify causal relationships with strong confidence. For example, at the GU scale, a causation chain could be drawn to explain the positive effect of the vegetative fate of the ancestor GU on the date of flowering of descendant GUs: vegetative ancestor GUs promoted early descendant GUs, which flowered early. Another example could be at the tree scale to explain why thinned trees flowered early. Our study first showed that thinned trees tended to burst early and, second, that early GUs had early flowering.

Our results would suggest that modifying the structural component of the tree, e.g. through pruning to affect the proportion of apical vs. lateral GUs, may eventually lead to various temporal displays of vegetative or reproductive development. This may be of practical interest at both the agronomic and crop protection levels. In the former case, it opens the possibility of better adapting the harvest period to market demand. In the latter case, this type of measure may be a way to limit pest infestations and pathogen infections, satisfying the increasing demand for low phytosanitary chemical inputs in fruit tree orchards (Lauri, 2008; Simon *et al.*, 2012).

Environmental parameters such as air temperature are important factors for regulating plant flowering (Corbesier and Coupland, 2006). In the context of climate change and its impact on plants, our results suggest that phenological studies should better integrate within-tree variability and the respective weights of the environment and of endogenous factors such as the structural and temporal components quantified here.

Acknowledgements

We thank Clarisse Magne, Armelle Renard, Doralice Jessu, Philippe Cabeu, Marie Darnaudery and Abdoul Kowir Pambo Bello for their helpful contributions to field work and the initial statistical analyses. This work was funded by CIRAD, the French government, the Regional Council of Réunion Island, and the European Agricultural Fund for Rural Development (EAFRD, No111.34).

References

- Anwar R, Ahmad S, Rajwana IA, Khan AS, Memon N, Nafees M.** 2011. Phenological growth patterns and floral malformation of mango (*Mangifera indica* L.) tree under subtropical climate. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences* **48**, 109–115.
- Barthelemy D, Caraglio Y.** 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of botany* **99**, 375–407.
- Bell AD.** 1991. *Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. New York: Oxford University Press.
- Borchert R.** 1991. Growth periodicity and dormancy. In: Raghvendra AS, ed. *Physiology of trees*. New York: John Wiley & Sons, 221–245.
- Bradshaw HD Jr, Stettler RF.** 1995. Molecular genetics of growth and development in Populus. IV. Mapping QTLs with large effects on growth, form, and phenology traits in a forest tree. *Genetics* **139**, 963–973.
- Celton J, Martinez S, Jammes M, Bechti A, Salvi S, Legave J, Costes E.** 2011. Deciphering the genetic determinism of bud phenology in apple progenies: a new insight into chilling and heat requirement effects on flowering dates and positional candidate genes. *New Phytologist* **192**, 378–392.
- Chacko EK.** 1986. Physiology of vegetative and reproductive growth in mango (*Mangifera indica* L.) trees. *Proceedings of the First Australian Mango Research Workshop*. Melbourne: CSIRO, 54–70.
- Champagnat P, Barnola P, Lavarenne S.** 1971. Premières recherches sur le déterminisme de l'acrotonie des végétaux ligneux. *Annales des Sciences Forestières* **28**, 5–22.
- Corbesier L, Coupland G.** 2006. The quest for florigen: a review of recent progress. *Journal of Experimental Botany* **57**, 3395–3403.
- Costes E.** 1995. Litchi tree architecture and flowering: considerations on controlling biennial bearing. *Fruits* **50**, 191–204.
- Costes E, Sinoquet H, Kelner JJ, Godin C.** 2003. Exploring within-tree architectural development of two apple tree cultivars over 6 years. *Annals of Botany* **91**, 91–104.
- Costes E, Guédon Y.** 2012. Deciphering the ontogeny of a sympodial tree. *Trees – Structure and Function* **26**, 865–879.
- Dambreville A, Normand F, Lauri PÉ.** 2012. Plant growth co-ordination *in natura*: a unique temperature-controlled law among vegetative and reproductive organs in mango. *Functional Plant Biology*, <http://dx.doi.org/10.1071/FP12243>.
- Davenport TL.** 2000. Processes influencing floral initiation and bloom: the role of phytohormones in a conceptual flowering model. *HortTechnology* **10**, 733–739.
- Davenport TL.** 2007. Reproductive physiology of mango. *Brazilian Journal of Plant Physiology* **19**, 363–376.
- Davenport TL, Ying Z, Kulkarni V, White TL.** 2006. Evidence for a translocatable florigenic promoter in mango. *Scientia Horticulturae* **110**, 150–159.
- Forshey CG, Elfving DC.** 1989. The relationship between vegetative growth and fruiting in apple trees. *Horticultural reviews* **11**, 229–287.
- Gerbaud P.** 2011. Mango. *FruiTrop* **186**, 18–58.
- Godin C, Costes E, Sinoquet H.** 1999. A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Annals of botany* **84**, 343–357.
- Goguey T.** 1997. Architectural approach of the mechanisms of canopy growth and flowering of mango trees. *Acta Horticulturae* **455**, 124–131.
- Guédon Y, Legave JM.** 2008. Analyzing the time-course variation of apple and pear tree dates of flowering stages in the global warming context. *Ecological Modelling* **219**, 189–199.

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

- Hallé F, Martin R.** 1968. Étude de la croissance rythmique chez l'hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. -Arg., Euphorbiacées, Crotonoïdées). *Adansonia* **8**, 475–503.
- Hallé F, Oldeman RA, Tomlinson PB.** 1978. *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Berlin: Springer-Verlag.
- Jannoyer M, Lauri PE.** 2009. Young flush thinning in Mango (cv. Cogshall) controls canopy density and production. *Acta Horticulturae* **820**, 395–402.
- Kikuzawa K, Koyama H, Umeki K, Lechowicz MJ.** 1996. Some evidence for an adaptive linkage between leaf phenology and shoot architecture in sapling trees. *Functional Ecology* **10**, 252–257.
- Körner C, Basler D.** 2010. Phenology under global warming. *Science* **327**, 1461–1462.
- Lauri PÉ.** 2007. Differentiation and growth traits associated with acrotony in the apple tree (*Malus domestica*, Rosaceae). *American Journal of Botany* **94**, 1273–1281.
- Lauri PÉ.** 2008. Trends in apple training in France - An architectural and ecophysiological perspective. *Acta Horticulturae* **772**, 483–490.
- Lauri PÉ, Térouanne É, Lespinasse JM.** 1996. Quantitative analysis of relationships between inflorescence size, bearing-axis size and fruit-set – An apple tree case study. *Annals of botany* **77**, 277–286.
- Lauri PÉ, Térouanne É, Lespinasse JM, Regnard JL, Kelner JJ.** 1995. Genotypic differences in the axillary bud growth and fruiting pattern of apple fruiting branches over several years--an approach to regulation of fruit bearing. *Scientia Horticulturae* **64**, 265–281.
- Lauri PÉ, Trottier C.** 2004. Patterns of size and fate relationships of contiguous organs in the apple (*Malus domestica*) crown. *New Phytologist* **163**, 533–546.
- Lieth H.** 1974. *Phenology and seasonality modeling*. Berlin: Springer-Verlag.
- Marco DE, Páez SA.** 2002. Phenology and phylogeny of animal-dispersed plants in a dry Chaco forest (Argentina). *Journal of Arid Environments* **52**, 1–16.
- Monselise SP, Goldschmidt EE.** 1982. Alternate bearing in fruit trees. *Horticultural Reviews* **4**, 128–173.
- Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG.** 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* **26**, 141–159.
- Normand F, Pambo Bello AK, Trottier C, Lauri PÉ.** 2009. Is axis position within tree architecture a determinant of axis morphology, branching, flowering and fruiting? An essay in mango. *Annals of botany* **103**, 1325–1336.
- Núñez-Elisía R, Davenport TL.** 1995. Effect of leaf age, duration of cool temperature treatment, and photoperiod on bud dormancy release and floral initiation in mango. *Scientia Horticulturae* **62**, 63–73.
- Obeso JR.** 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* **155**, 321–348.
- R Development Core Team.** 2011. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Ramírez F, Davenport TL.** 2010. Mango (*Mangifera indica* L.) flowering physiology. *Scientia Horticulturae* **126**, 65–72.
- Ramírez F, Davenport TL.** 2012. Reproductive Biology (Physiology) - The case of mango. In: Thottappilly G, ed. *The Mango*. USA: Studium Press LLC. In press.
- Ramírez F, Davenport TL, Fischer G.** 2010a. The number of leaves required for floral induction and translocation of the florigenic promoter in mango (*Mangifera indica* L.) in a tropical climate. *Scientia Horticulturae* **123**, 443–453.
- Ramírez F, Davenport TL, Fischer G, Augusto Pinzon JC.** 2010b. The stem age required for floral induction of synchronized mango trees in the tropics. *HortScience* **45**, 1453–1458.
- Sakai S.** 2001. Phenological diversity in tropical forests. *Population Ecology* **43**, 77–86.

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

Scarrone F. 1969. Recherche sur les rythmes de croissance du Manguier et de quelques végétaux ligneux Malagasy. PhD Thesis, Clermont-Ferrand University, France.

Scholefield PB, Oag DR, Sedgley M. 1986. The relationship between vegetative and reproductive development in the mango in northern Australia. *Australian Journal of Agricultural Research* **37**, 425–433.

Shaban AEA. 2009. Vegetative growth cycles of some mango cultivars in relation to flowering and fruiting. *World Journal of Agricultural Sciences* **5**, 751–759.

Simon S, Morel K, Durand E, Brevalle G, Girard T, Lauri PE. 2012. Aphids at crossroads: when branch architecture alters aphid infestation patterns in the apple tree. *Trees* **26**, 273–282.

Smith-Ramírez C, Armesto JJ, Figueroa J. 1998. Flowering, fruiting and seed germination in Chilean rain forest myrtaceae: ecological and phylogenetic constraints. *Plant Ecology* **136**, 119–131.

Turck F, Fornara F, Coupland G. 2008. Regulation and identity of florigen: FLOWERING LOCUS T moves center stage. *Annual Review of Plant Biology* **59**, 573–594.

Wilson BF. 2000. Apical control of branch growth and angle in woody plants. *American Journal of Botany* **87**, 601–607.

Supplementary Data

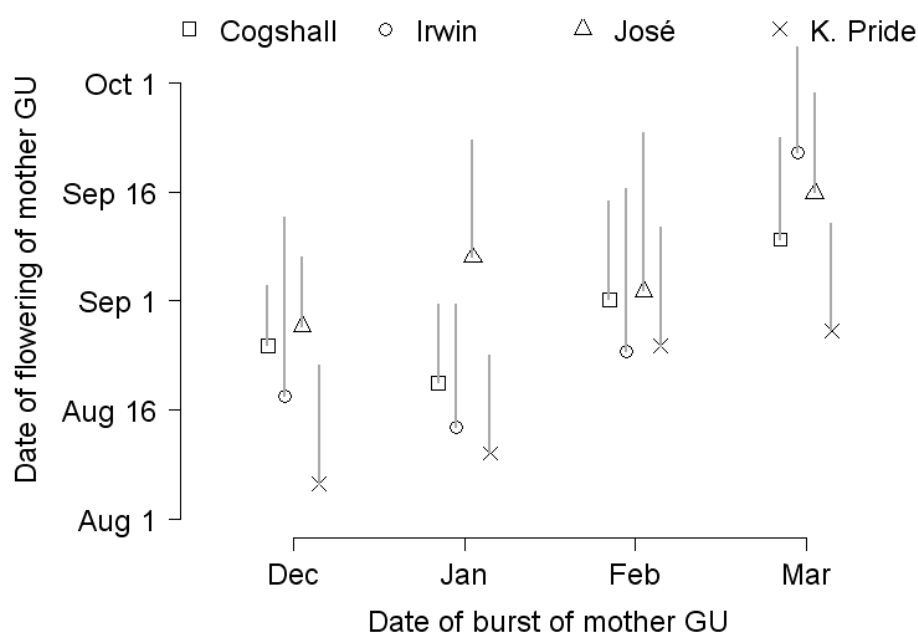


Figure S1. Temporal influence of the date of burst of a mother growth unit (GU) on its date of flowering for four mango cultivars: Cogshall, Irwin, José and Kensington Pride.

Symbols are means + s.d. (grey lines). Samples with less than 11 GUs have been ignored. Dates of flowering are represented at the two-week scale. Dates of burst are represented at the monthly scale. For each date of burst of the mother GU, the symbols of the four cultivars have been separated in order to visualise the standard deviations.

V. Résultats

3. Effet de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement

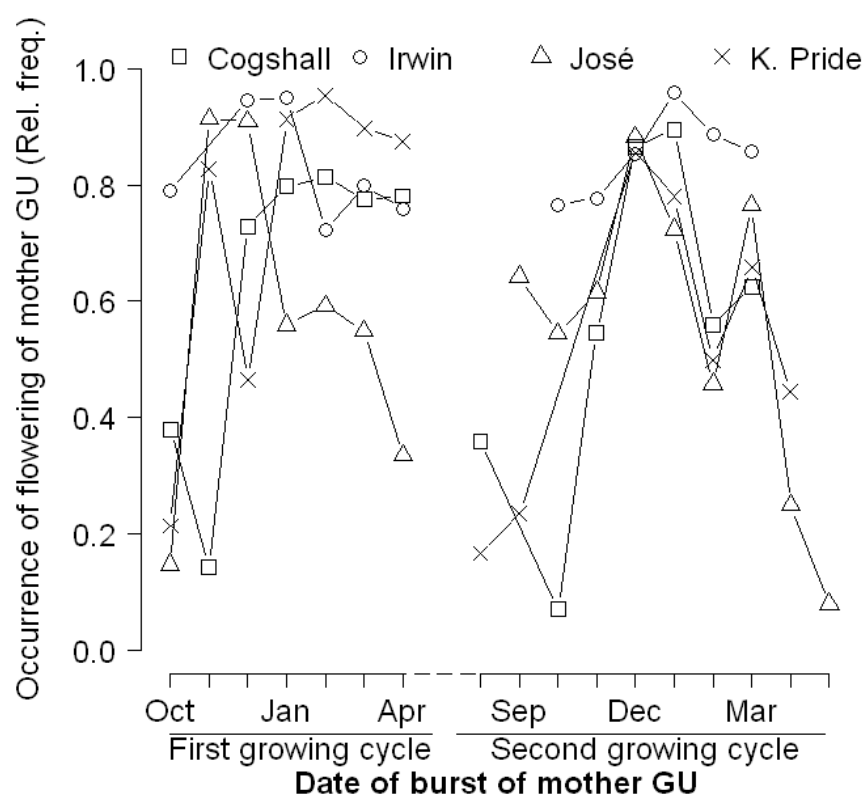


Figure S2. Temporal influence of the date of burst of a mother growth unit (GU) on the relative frequency of the occurrence of flowering in two consecutive growing cycles for four mango cultivars: Cogshall, Irwin, José and Kensington Pride.

Samples with less than 11 GUs have been ignored. Dates of burst of mother GU are represented at the monthly scale.

Synthèse des points clés du chapitre V-3

- L'effet des facteurs structurels sur la croissance du manguier a été testé à l'échelle de l'organe pour l'axe végétatif, ses feuilles et l'axe de l'inflorescence.
- Il y a une influence des facteurs structurels surtout sur les paramètres de croissance peu influencés par la température, c'est-à-dire sur la taille finale de l'organe et sa vitesse absolue de croissance.
- Ce sont probablement les caractéristiques propres à l'organe en croissance qui influencent le plus sa croissance, comparées aux caractéristiques de l'UC mère.
- L'effet des facteurs architecturaux (au niveau structurel et temporel) sur le développement du manguier a été étudié à l'échelle de la succession des axes végétatifs et florifère, c'est-à-dire sur plusieurs cycles de croissance successifs.
- L'effet de la nature d'une UC (végétative, florifère ou fructifère) sur la nature des UCs terminales du cycle de croissance suivant détermine les patterns d'alternance et varie en fonction du cultivar.
- Le développement des UCs (ex. nombre d'UCs filles produites) sur un ou plusieurs cycles de croissance est sous la dépendance de caractéristiques structurelles et temporelles propres aux UCs.
- A l'intérieur d'un cycle de croissance, la précocité du débourrement d'une UC est positivement corrélée à la précocité du débourrement de ses organes fils (UCs et inflorescences). Cette relation permet le maintien des asynchronismes à l'intérieur d'un cycle de croissance.
- Une UC qui a fleuri voit sa croissance végétative du cycle de croissance suivant retardée, comparé à une UC qui est restée végétative. Cette relation est un exemple de l'origine des asynchronismes intra-arbres.

VI. Discussion et perspectives

VI. Discussion et perspectives

1. L'étude de la variation phénotypique à travers une approche multi-échelle

L'objectif général de cette thèse est l'analyse de l'influence de la température et de facteurs architecturaux sur la croissance et le développement du manguiers en condition de culture. Mes travaux permettent d'apporter de nouvelles connaissances sur les facteurs à l'origine de la variation phénotypique chez le manguiers. Pour rappel, la variation phénotypique est classiquement reconnue comme étant déterminée par le génotype et l'environnement. Une définition plus précise intègre aussi l'effet du mouvement ontogénique (cf. Chapitre II).

La Figure VI-1 présente un bilan des facteurs à l'origine de la variation phénotypique du manguiers et des différentes échelles d'étude qui ont été utilisées dans cette thèse afin d'étudier cette variation.

A. Variation phénotypique en fonction de facteurs endogènes et exogènes

La variation phénotypique est souvent étudiée en fonction d'un facteur exogène. C'est ce qu'on appelle l'étude de la plasticité phénotypique (pour un génotype fixé). L'étude de la plasticité phénotypique est utilisée pour prédire les effets du changement climatique sur les plantes indigènes ou introduites (Nicotra *et al.*, 2010). Le plus souvent, la plasticité phénotypique est étudiée en fonction de la température. En effet, prédire l'effet d'une augmentation des températures sur la croissance des plantes est fondamental pour prévoir l'impact du changement climatique sur la biosphère (Atkin *et al.*, 2006).

Dans cette thèse, la variation phénotypique a été étudiée en fonction d'un facteur exogène (la température) mais aussi en fonction de facteurs endogènes (le cultivar et des caractéristiques architecturales) (Fig. VI-1-A). La considération de facteurs exogènes et endogènes architecturaux permet d'apporter des premiers résultats dans l'étude de la part respective de ces deux types de facteurs à la variation phénotypique. Par exemple, nous avons vu dans le chapitre V-3-A que la température influence plutôt la durée de la croissance et la vitesse relative de croissance de l'organe alors que les caractéristiques architecturales affectent plutôt la taille finale de l'organe et sa vitesse absolue de croissance.

VI. Discussion et perspectives

Nos études présentent la variation phénotypique comme l'expression de processus endogènes, liés au génotype mais aussi aux caractéristiques architecturales, influencés par des contraintes exogènes exercées par l'environnement (ex. la température).

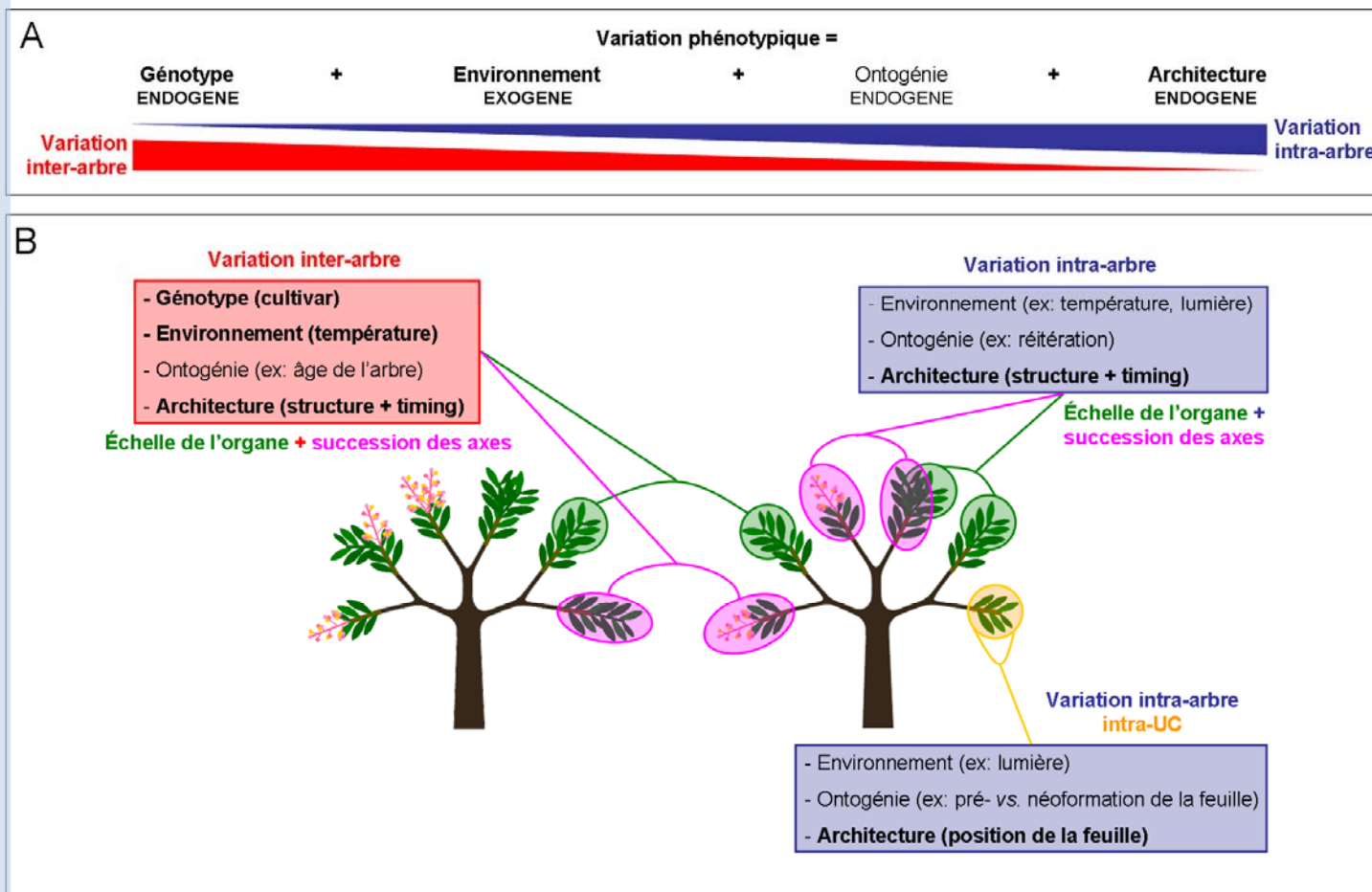


Figure VI-1. A. Facteurs endogènes et exogènes déterminant la variation phénotypique du manguiers et leur part dans la variation phénotypique à l'échelle inter-arbre (rouge) et intra-arbre (bleu). B. Détails des variations phénotypiques étudiées dans cette thèse : variations inter-arbres (rouge) et intra-arbres (bleu), à l'échelle de l'organe (vert) et de la succession des axes (rose). L'échelle intra-UC (jaune) concerne le cas où plusieurs feuilles ont été considérées à l'intérieur d'une UC. Les facteurs en gras sont ceux qui ont été étudiés dans cette thèse.

Parmi les facteurs endogènes architecturaux considérés dans cette thèse, nous avons étudié des caractéristiques liées à la structure de l'arbre (ex. nombre d'UCs sœurs) et d'autres liées au timing de la mise en place des organes (ex. date d'apparition des UCs) (Fig. VI-1-B). En effet, l'architecture d'un arbre dépend de la nature et de l'arrangement de chaque composant de l'arbre et se met en place dans le temps (Barthélémy & Caraglio, 2007).

B. Variation phénotypique à l'échelle inter-arbre et intra-arbre

Dans cette thèse, la variation phénotypique a été considérée à l'échelle inter-arbre et intra-arbre (Fig. VI-1). Certains facteurs ont permis d'étudier plus particulièrement la variation phénotypique inter-arbre (ex. la température, le génotype ou encore la charge en fruits de l'arbre). D'autres ont permis de s'intéresser en particulier à la variation phénotypique intra-arbre (ex. la position de l'organe, apicale ou latérale).

La variation phénotypique a aussi été étudiée à une échelle plus fine à travers la position de la feuille le long de l'axe de l'UC (Fig. VI-1-B, cercle jaune).

Un des aspects de la variation phénotypique se traduit par les asynchronismes phénologiques qui sont beaucoup observés chez le manguier entre les arbres et à l'intérieur des canopées (Bally, 2006). Nos résultats mettent en évidence des relations qui expliquent l'origine de ces asynchronismes intra-arbres (Chapitre V-3-C).

Ces asynchronismes intra-arbres montrent que la façon dont la phénologie est généralement étudiée, *i.e.* globalement à l'échelle d'une région ou d'un verger (ex. Legave *et al.*, 2009), cache en réalité une forte variabilité liée aux variations phénotypiques intra-arbres.

C. Variation phénotypique à l'échelle de l'organe, et de la succession des axes végétatifs et florifères

Les études effectuées dans cette thèse s'intéressent à la variation phénotypique à deux échelles :

- A l'échelle de l'organe, pour les axes végétatifs, les feuilles et les axes des inflorescences. La variation phénotypique est alors étudiée au travers des variations de la croissance et du développement d'organes de même nature (ex. variation de la longueur finale des inflorescences). Cette échelle permet d'autre part d'effectuer des comparaisons entre organes de structure (1D vs. 2D) et de nature (végétative vs. florifère) contrastées (ex. comparaison de l'effet de la température sur la longueur des axes végétatifs ou reproducteurs).

- A l'échelle de la succession des axes végétatifs et florifères sur plusieurs cycles de croissance. Dans ce cas, la variation phénotypique s'observe par exemple entre deux arbres côte à côte qui peuvent présenter, à un même moment, deux phénotypes différents : un phénotype végétatif avec une majorité d'UCs ayant mis en place des UCs filles végétatives et

VI. Discussion et perspectives

un phénotype reproducteur avec une majorité d'UCs produisant des inflorescences (ex. Fig. VI-1-B, variation inter-arbre (rouge) à l'échelle de la succession des axes (rose)). Ces phénotypes sont issus de variation dans la détermination de la nature végétative ou reproductrice de l'axe mis en place, i.e. variation de l'induction florifère ou végétative des bourgeons.

L'étude de la succession des axes a été considérée sur un (intra-cycle) ou plusieurs (inter-cycle) cycles de croissance (Chapitres V-3-B & V-3-C) ce qui permet d'étudier les dépendances entre les UCs successives à plus ou moins long terme. L'échelle de la succession des axes végétatifs ou florifères sur plusieurs cycles de croissance permet entre autre de s'intéresser aux phénomènes d'alternance de la floraison et de la fructification d'un cycle de croissance aux suivants (Chapitre V-3-B).

2. Les origines de la variation phénotypique

Cette partie dresse un bilan des facteurs à l'origine de la variation phénotypique du manguiier. Chaque facteur est étayé par les résultats mis en évidence dans cette thèse. Certains facteurs n'ont pas été considérés dans ce travail, mais sont néanmoins mentionnés dans le but d'être le plus exhaustif possible et d'ouvrir des pistes de recherche futures.

A. Le génotype

Le manguiier, comme la plupart des espèces cultivées depuis de longues périodes dans des zones géographiques étendues, montre une grande diversité génétique. Cette diversité est le résultat des différents critères de sélection utilisés en fonction du contexte socio-économique et culturel, des pratiques culturelles, et des réponses génétiques aux différentes influences environnementales (Knight *et al.*, 2009). Elle s'illustre sur différents traits relatifs à la morphologie (ex. port de l'arbre, forme et taille de la feuille, longueur de l'inflorescence, couleur et diamètre des fleurs), la phénologie (ex. date de floraison, date de maturité du fruit), l'alternance de production, les caractéristiques du fruit, la résistance aux contraintes environnementales abiotiques (ex. sécheresse, vent, inondation) et biotiques (ex. bio-agresseurs).

L'effet du cultivar entraîne des variations phénotypiques à l'échelle inter-arbre. Dans la plupart des cas, un verger de manguiier d'un cultivar donné est composé d'individu d'un

VI. Discussion et perspectives

même clone (multiplication végétative du cultivar). Dans ce cas, on peut donc considérer qu'il n'existe pas de variations génotypiques liées à l'individu.

Concernant les variations de la croissance des organes, les résultats de cette thèse montrent un effet significatif du cultivar sur les paramètres de la croissance de l'axe de l'UC et de ses feuilles, *i.e.* la taille finale, la durée de la croissance, les vitesses absolue et relative de croissance. A l'inverse, pour les inflorescences, il n'y a aucun effet du cultivar sur les paramètres de croissance (Chapitre V-1-A). Ceci met en évidence une interaction génotype $\times$ type d'organe significative, c'est-à-dire qu'en fonction du type d'organe étudié, l'effet du cultivar sera différent. Cette interaction montre une stabilité des caractères reproducteurs face à une variabilité des caractères végétatifs.

A l'échelle de la succession des axes végétatifs ou reproducteurs, nos résultats montrent un effet significatif du cultivar sur l'occurrence de la floraison. En effet, José est caractérisé par une forte capacité à produire des inflorescences sur tous les étages de croissance, alors que les autres cultivars ont une occurrence de floraison plus élevée sur les étages de croissance supérieurs (Chapitre V-3-C). Nos résultats mettent aussi en évidence un pattern d'alternance de floraison et de fructification différent entre cultivars : Cogshall et José montrent une alternance d'un cycle de croissance à l'autre alors qu'Irwin et Kensington Pride sont caractérisés par des floraisons et fructifications successives (Chapitre V-3-B).

Parallèlement à l'effet cultivar mis en évidence sur la croissance et le développement à l'échelle de l'organe et de la succession des axes, nos résultats montrent aussi l'existence de relations qui ne dépendent pas du cultivar. Par exemple, nous avons vu que la croissance des organes est caractérisée par une loi commune entre cultivars et types d'organe qui relie la durée de croissance et la vitesse relative de croissance (Chapitre V-1-A). Concernant la dynamique du développement des UCs, nos résultats montrent, par exemple, une corrélation positive entre la date d'apparition de l'UC mère et la date d'apparition de ses UCs filles, commune pour les quatre cultivars étudiés (Chapitre V-3-C). Ces relations mettent en évidence l'existence de certaines lois de croissance et de développement qui sont conservées à travers tous les génotypes considérés dans nos études.

B. L'environnement – La température

Nos conditions expérimentales permettent de mettre en évidence une variation des températures entre sites et saisons de 9°C sur la température moyenne hebdomadaire

VI. Discussion et perspectives

(Chapitre V-1-A). D'autre part, des expériences complémentaires (Annexe 5) montrent qu'à l'intérieur d'une canopée, la différence maximale de température moyenne hebdomadaire est de 1°C (entre une UC située au nord en périphérie de la canopée et une autre située au sud à l'intérieur de la canopée). La température serait donc probablement à l'origine de variations phénotypiques plus entre des arbres situés sur des sites différents, qu'à l'intérieur d'un même arbre.

Selon les hypothèses actuelles (Chapitre III-3), la température exerce un effet prépondérant sur la détermination de la nature de l'organe produit, à travers le processus d'induction florale et la production d'un promoteur florifère chez le manguier (Davenport, 2009). Dans ce cas, la température peut être à l'origine de différences phénotypiques végétatif vs. florifère.

Concernant les variations de la croissance des organes, nos résultats montrent que la température a surtout un effet sur la durée de croissance et de la vitesse relative de croissance (RGR) quel que soit le type d'organe considéré (Chapitre V-1-A). A l'échelle de la journée (Chapitre V-1-B), nos résultats mettent en évidence d'une part une influence positive de la température sur le RGR (RGR qui augmente avec les températures durant la nuit), et d'autre part, une influence négative de la température sur le RGR (RGR qui diminue la journée quand les températures deviennent trop élevées). Ces résultats qui au premier abord paraissent contradictoires montrent en réalité que la température optimale pour la croissance du manguier se trouve entre la nuit, où le RGR augmente avec les températures, et la journée, où le RGR diminue avec l'augmentation des températures. Contrairement aux arbres tempérés, les espèces tropicales se développent à l'heure actuelle dans une zone optimale de température qui permet à la croissance végétative ou reproductive d'avoir lieu toute l'année. En effet, une augmentation des températures favorise la croissance (en terme de taille des pousses, diamètre des tiges et biomasse) des arbres à feuilles caduques plus que celle des arbres sempervirents (Way & Oren, 2010). Un réchauffement climatique aurait alors probablement tendance à diminuer la croissance des arbres tropicaux (sortie de leur zone de température optimale) alors qu'il favoriserait celle des arbres tempérés (Doughty & Goulden, 2008). Nos résultats montrent que durant la journée, quand les températures deviennent trop élevées, il y a une sortie de la zone de température optimale pour la croissance du manguier à La Réunion. Une augmentation des températures, entraînerait probablement une diminution du RGR diurne.

Concernant les variations du développement des organes, les résultats de cette thèse montrent un effet négatif de la température sur la durée des stades de développement végétatifs et

VI. Discussion et perspectives

reproducteurs (Annexe 3). Néanmoins, les UCs présentent un rythme endogène constant (date d'apparition des UCs) tout au long du cycle de croissance et la température ne semble pas avoir d'effet important sur le rythme de croissance végétatif du manguier à La Réunion (Chapitre V-3-C). Costes (1988) a montré de la même manière que le climat n'avait pas d'influence sur le rythme de croissance du litchi, mais que celui-ci était gouverné plutôt par des facteurs endogènes. Une maturation des bourgeons à travers par exemple une accumulation de carbohydrate serait peut-être à l'origine de ce rythme endogène (Goguey, 1997).

D'autre part, nous avons mis en évidence un effet de la température sur la croissance et le développement des organes qui varie en fonction du cultivar étudié, traduisant une interaction cultivar $\times$ température significative (ex. effet négatif de la température sur la taille finale de l'axe des UCs pour Cogshall et pas pour José, Chapitre V-1-A). Néanmoins, malgré cette interaction, il existe des relations où la température exerce un effet identique quel que soit le cultivar. En effet, il existe une relation commune aux cultivars où la température module l'équilibre entre le RGR_{ip} et la durée de croissance des organes le long de la ligne de contrainte représentée par une loi allométrique (Chapitre V-1-A).

C. L'environnement – Autres facteurs

D'autres facteurs environnementaux peuvent être à l'origine de la plasticité du phénotype. Dans cette thèse, toutes nos expérimentations ont été réalisées en verger irrigué afin de s'abstraire de l'effet de l'eau. Néanmoins, la disponibilité en eau joue un rôle important sur la détermination des rythmes de croissance des plantes (Borchert, 1991). A la Réunion, de grosses pluies, comme lors d'événements cycloniques, sont souvent à l'origine d'un débourrement simultané des arbres. Dans ce cas, la disponibilité en eau aurait surtout une influence temporelle sur la croissance et le développement des arbres. D'autre part, nous avons vu dans le chapitre bibliographique que le stress hydrique participe indirectement à la détermination de la nature de l'organe à travers un arrêt de la croissance végétative permettant aux UCs d'être assez âgées pour être induites en floraison (Ramírez & Davenport, 2012). Un apport brusque d'eau une fois l'induction florale réalisée après un stress hydrique permettrait de déclencher une floraison des arbres quasi-synchrone. Il est important de préciser que lors d'un stress hydrique trop important (excès ou carence), il y a une forte diminution de la croissance et du développement des manguiers (Larson *et al.*, 1993 ; Tahir *et al.*, 2003).

VI. Discussion et perspectives

Contrairement à beaucoup de plantes annuelles, la floraison de la plupart des arbres n'est apparemment pas sous le contrôle de la photopériode (Sedgley & Griffin, 1989 ; Chuine *et al.*, 1999). Néanmoins, des études ont montré que l'entrée et la sortie de dormance de certains arbres tempérés (tremble, hêtre, bouleau) sont sous la dépendance de la photopériode (Li *et al.*, 2003 ; Böhlenius *et al.*, 2006 ; Jackson, 2009 ; Korner & Basler, 2010). D'autre part, Riviera et Borchert (2001) ont montré que l'induction florale de certains arbres tropicaux dépend de la photopériode. Chez le manguier, la croissance végétative et la floraison ne semblent pas être sous l'influence de la photopériode (cf. Chapitre III). De plus la photopériode à La Réunion ne varie que de 2h30 environ entre les solstices d'hiver et d'été (de 10h50 à 13h26). Par ailleurs, il existe une influence certaine de la quantité et qualité de la lumière sur la croissance des plantes. Par exemple, des feuilles situées à l'ombre auront tendance à être plus grandes et plus fines que des feuilles situées en plein soleil (Boardman, 1977 ; Lichtenthaler *et al.*, 1981). Chez le manguier, ce phénomène est observable entre des feuilles appartenant à une même UC (observations personnelles). C'est pour cette raison que lors de nos expérimentations nous avons bien pris soin de choisir des UCs situées en périphérie de canopée. Nos résultats montrent une influence de la période de la journée sur la croissance des UCs. En recalculant les RGRs des axes des UCs et des feuilles à une même température, ceux-ci étaient plus élevés la nuit, intermédiaire l'après-midi et plus faible durant la matinée. La période de la journée, pouvant être caractérisée par des quantités et qualités de lumières différentes, a donc un effet sur la croissance des organes du manguier. Cet effet de la période de la journée est probablement le résultat d'une régulation trophique (manque de carbohydrate durant la matinée) et hydrique (forte transpiration des feuilles l'après-midi). Cette expérimentation a été réalisée pour les cultivars Cogshall et José uniquement. Il serait intéressant de l'étendre au cultivar Irwin qui a la particularité d'accumuler beaucoup d'amidon (concentration mesurée dans le tronc du porte-greffe à la fin d'un cycle de croissance; Whiley *et al.*, 1991). Peut-être que pour ce cultivar, la croissance de la matinée serait alors plus élevée.

La plasticité phénotypique peut aussi être induite par des interactions entre les plantes (Schwinning & Weiner, 1998 ; Callaway *et al.*, 2003). Dans ce cas, la plasticité est souvent due à une compétition pour les ressources. Cet effet est souvent observé au niveau racinaire lorsqu'il y a un chevauchement des zones racinaires de plusieurs plantes côtes à côtes (Casper & Jackson, 1997 ; Novoplansky & Goldberg, 2001). Il est aussi visible au niveau de la

VI. Discussion et perspectives

canopée des arbres, dans les cas où les canopées se chevauchent et où celle qui reçoit le moins de lumière montre une croissance plus faible (Canham *et al.*, 1994 ; Schmitt *et al.*, 2003).

Un facteur exogène d'origine biotique peut entraîner des variations de la croissance et du développement des organes. En effet, une attaque de bio-agresseurs lors de la période de croissance maximale des organes (stades de développement végétatif E pour les axes des UCs, stade de développement végétatif F pour les feuilles, stade de développement reproducteur E pour les axes des inflorescences ; Chapitre V-2) peut fortement perturber la croissance, résultant par exemple en un organe plus petit. Si l'attaque a lieu tôt dans le développement de l'organe, il peut y avoir mort de celui-ci. En revanche, si l'organe ne meurt pas, il continuera probablement son développement même si la croissance est fortement diminuée.

Afin d'étudier la croissance et le développement du manguier dans des conditions de température variées, la « Base Température » a été mise en place à partir de plusieurs vergers. Le manguier est capable de se développer sur des sols variés (alcalin, calcaire (pH 8.5) à très argileux (pH 4.5)) de texture légère à très lourde (sable, limon, argile) (Bally, 2006 ; Crane *et al.*, 2009). Des variations de type de sol pourraient expliquer une partie de la variabilité résiduelle observée dans les relations entre la température et les paramètres de croissance (Brouwer, 1978). Néanmoins, il est important de préciser que malgré cette source possible d'hétérogénéité, il y a de très bonnes relations entre la température et certains paramètres de croissance (Chapitre V-1-A).

D. Le mouvement ontogénique

Lorsque des comparaisons phénotypiques sont réalisées entre deux arbres différents (ex. quand on compare leur phénotype végétatif ou reproducteur), il convient que ces arbres se situent au même stade ontogénique. En effet, la croissance et le développement d'un l'arbre peut varier en fonction de son stade ontogénique. Les stades ontogéniques sont caractérisés par des modifications de certaines caractéristiques de l'arbre reliées par exemple à la forme, la taille des feuilles, à la capacité de produire des racines adventives et bien sûr à la capacité à se reproduire. Chez le manguier, l'arbre jeune est capable de produire plusieurs flushs végétatifs au cours d'un cycle de croissance alors que l'arbre adulte aura tendance à produire moins de flushs (Chacko, 1986). Ces observations sont sûrement le résultat d'une prédominance de la croissance végétative sur la reproduction chez les arbres jeunes, et à l'inverse d'une

VI. Discussion et perspectives

prédominance de la reproduction sur la croissance végétative chez les arbres adultes. Tous les arbres étudiés dans cette thèse sont issus de greffons adultes greffés sur le même porte-greffe, Maison Rouge. Ces arbres greffés ne passent pas par un stade juvénile et montrent très tôt (de quelques mois à 2 ans) une capacité à produire des inflorescences.

Un effet ontogénique peut aussi être présent à l'intérieur d'un même arbre. En effet, lors d'une réitération par exemple, un arbre adulte pourra montrer à nouveau des caractéristiques juvéniles (Oldeman, 1974 ; Barthélémy & Caraglio, 2007). Goguey (1997) a montré, sur des manguiers adultes issus de semis cultivés en zone soudano-sahélienne (Nord de la Côte d'Ivoire), que les UCs issues de réitération (axes proleptiques retardés) sur les parties basses des branches portaient plus de 60% de la production en fruit de l'arbre alors qu'elles ne représentent que 30 à 40% des pousses. Dans ces conditions équatoriales, la croissance végétative a lieu en grande partie en périphérie de la canopée et la reproduction apparaît préférentiellement sur les axes réitérés situés plus près du tronc et des racines. Dans nos expérimentations, tous les bourgeons étudiés ont été choisis en périphérie de l'arbre afin de ne travailler que sur des organes issus de la croissance séquentielle et pas d'une réitération. D'autre part, nos études ont été réalisées en zone subtropicale où, à l'inverse des zones équatoriales, il existe un arrêt marqué de la croissance végétative, suivi de la floraison en périphérie de la canopée.

E. L'architecture

L'approche architecturale au niveau structurel et temporel développée ici a permis d'identifier l'architecture comme l'une des causes possibles de la variation phénotypique du manguiers. Cette approche permet l'identification de plusieurs pistes de régulation physiologique de la variation phénotypique.

Plusieurs facteurs architecturaux ont été étudiés dans cette thèse : la position de la feuille le long de l'axe végétatif (proximale, sub-distale, 1^{ère} distale), la position de l'axe végétatif ou florifère (apicale ou latérale), le nombre d'UCs ou d'inflorescences sœurs, la nature de l'UC (végétative ou reproductive), la date d'apparition de l'organe, l'étage de croissance, et la charge en fruit de l'arbre.

Concernant les variations de la croissance des organes, nous avons vu que l'effet architectural intervient surtout sur les paramètres peu influencés par la température (*i.e.* sur la taille finale de l'organe et la vitesse absolue de croissance, Chapitre V-3-A). L'effet architectural

VI. Discussion et perspectives

influence donc surtout la structure de l'arbre à travers des modifications de la taille des organes. Il est probable que l'effet architectural intervienne aussi sur les autres paramètres de croissance (*i.e.* sur la durée de la croissance et la vitesse relative de croissance) mais cet effet est sans doute gommé par celui, plus fort, de la température.

D'autre part, nos résultats montrent que les facteurs structurels et temporels induisent des variations du développement à l'échelle de la succession des axes (Chapitre V-3-C). Par exemple, il existe un effet négatif marqué de la nature reproductive d'une l'UC (*i.e.* elle a porté au moins une inflorescence) sur la date d'apparition de ses UCs filles. Cet effet est probablement dû à un épuisement des ressources carbohydratées locales suite à la floraison et peut-être à la fructification qui requièrent de fortes réserves (Chacko *et al.*, 1982 ; Kulkarni, 2004). Cette relation est une cause possible des asynchronismes phénologiques observés à l'intérieur d'une canopée. D'autre part, il y a un effet positif de la position apicale de l'UC sur la densité de branchement (nombre d'UCs filles). Plusieurs hypothèses pour la régulation de ce phénomène peuvent être envisagées : i) la régulation trophique : les UCs apicales étant plus grandes (Normand *et al.*, 2009), elles sont probablement capables de fournir plus de ressources à leurs UCs filles en comparaison aux UCs latérales ; ii) la régulation hydraulique : la conductivité à la jonction entre une UC latérale et son UC mère est faible comparé à celle d'une UC apicale située dans la continuité de l'UC mère. Un transport hydrique réduit dans l'UC latérale entraîne aussi une réduction du flux de carbohydrates que l'UC latérale pourrait transmettre à ses UCs filles (Zimmermann, 1978 ; Wilson, 2000) ; iii) et la régulation hormonale : les cytokinines qui sont connues pour entraîner une mobilisation des ressources pourraient être impliquées dans un contrôle de l'UC apicale sur les UCs latérales (Cline & Harrington, 2007). Concernant les facteurs architecturaux temporels, nous avons vu dans le chapitre III bibliographique que l'âge de l'UC a un effet important sur l'induction florale et donc sur le phénotype végétatif ou reproducteur. En effet, il y a une diminution du promoteur végétatif avec l'augmentation de l'âge de l'UC (Davenport, 2007). Néanmoins, nos résultats montrent que si une UC est trop âgée (apparue très tôt dans le cycle de croissance, ou datant du cycle précédent), alors elle aura une occurrence de floraison plus faible (chapitre V-3-C). Cette relation est probablement photo-réglée car les UCs les plus âgées sont situées plus à l'intérieur de la canopée.

Nos résultats mettent en évidence une « mémoire de l'effet architectural ». En effet, il existe une propagation de la vigueur à l'intérieur du cycle de croissance (Chapitre V-3-A) entre le développement végétatif (nombre d'UC sœurs de l'UC mère) et florifère (nombre

VI. Discussion et perspectives

d'inflorescences porté par l'UC mère). D'autre part, nous avons mis en évidence une « mémoire de l'effet architectural » inter-cycle de croissance à travers une corrélation négative entre la charge en fruits de l'arbre et la date de débourrement des UCs au cycle de croissance suivant (Chapitre V-3-C). Cette relation est probablement due à une régulation tropique du développement à travers une compétition pour les ressources entre la croissance des fruits du cycle n qui est concomitante de la croissance végétative du cycle $n+1$. Il est aussi possible que cette relation soit due à une régulation hormonale. En effet, les grandes quantités d'auxine et de gibbérellines produites par le fruit en croissance pourraient inhiber l'initiation des UCs (Davenport, 2009). Cette « mémoire de l'effet architectural » inter-cycle de croissance est aussi observé lors du phénomène d'alternance de la floraison et de la fructification (Chapitre V-3-B, Annexe 6) qui est l'un des problèmes majeurs de la culture des arbres fruitiers (Monselise & Goldschmidt, 1982). L'un des avantages de travailler sur une plante pérenne est de pouvoir suivre le développement d'un même individu ou d'une même branche sur plusieurs cycles de croissance successifs permettant la mise en évidence de mémoires de l'effet architectural. D'autre part, l'avantage de travailler en zone tropicale humide est qu'il n'y a pas de remise à zéro de l'horloge phénologique des arbres suite à l'hiver. On pourrait penser qu'une remise à zéro s'effectue au moment du repos végétatif qui précède la floraison mais nos résultats montrent que les asynchronismes inter-arbres et intra-arbres sont propagés de cycle de croissance en cycle de croissance. C'est ce qui explique que chez le manguier on observe souvent un comportement différent entre les branches d'un même arbre, qui se pérennise au cours de la vie de l'arbre (Annexe 6).

A l'échelle de l'organe, la croissance et le développement des feuilles a été étudiée en fonction de leur position le long de l'axe de l'UC (Chapitre V-1-A, Chapitre V-2, variation phénotypique intra-UC). Nos résultats placent la position de la feuille à l'origine de variations de la croissance et du développement des feuilles. En effet, il y a d'une part un décalage de croissance entre les feuilles proximales et distales (Chapitre V-2) et d'autre part une différence dans la relation feuille/axe (*i.e.* il y a une corrélation entre la taille finale de l'axe et celle de la feuille proximale, mais pas entre la taille finale de l'axe et celles des feuilles distales, Chapitre V-1-A). Ces observations mettent en évidence une influence de l'ontogénie des feuilles de manguier (proximales = préformées vs. sub-distales + 1^{ères} distales = néoformées) sur leur croissance et leur développement.

3. Perspectives

A. De recherche

Les températures de bases sont calculées à partir de la relation linéaire entre la température et la vitesse de développement des organes ($1/\text{durée du développement}$). Il existe une relation linéaire entre la température et la durée des stades de développement (Annexe 3). Néanmoins, la pente de cette relation varie en fonction du cultivar, de l'organe ou du stade de développement considéré. Une perspective pour des recherches futures serait d'évaluer l'effet du cultivar, de l'organe et du stade de développement sur les températures de base.

Une autre perspective de ces travaux serait d'étendre ces recherches à d'autres cultivars. Dans un premier temps, il faudrait effectuer des suivis de croissance des UCs et des inflorescences dans différents contextes thermiques pour Irwin et Kensington Pride. Cela permettrait de voir si ces deux cultivars suivent la relation mise en évidence entre le RGR et la durée de croissance des organes pour Cogshall et José.

L'approche architecturale utilisée ici permet de suggérer des hypothèses sur la régulation physiologique de la croissance et du développement des organes. Il serait intéressant de compléter cette approche avec une approche physiologique qui permettrait de confirmer ou d'infirmer ces hypothèses de régulation. Par exemple, on pourrait mesurer la dynamique de stockage des carbohydrates dans les UCs reproductives comparée à celle des UCs végétatives, afin de confirmer l'hypothèse trophique régulant les dates d'apparition des UCs filles.

Les résultats de cette thèse montrent une « mémoire de l'effet architectural ». Il existe des « modèles d'arborescence » qui permettent d'étudier plus particulièrement les dépendances horizontales entre UCs (ex. dépendance entre UCs sœurs, Durand *et al.*, 2005). Ces modèles sont applicables sur des données structurées en MTG. Une perspective de ce travail serait d'utiliser des « modèles d'arborescence » afin d'étudier plus finement la « mémoire de l'effet architectural ».

B. Agronomiques

Cette thèse participe à l'élaboration d'un modèle global de croissance et de développement du manguiier qui sera basé sur les effets architecturaux (Annexe 7) et les lois d'action de la température sur le développement et la croissance des organes. Il sera idéalement capable de prédire :

- le développement du manguiier à travers, par exemple, les dates de débourrement, les dates de floraison, le nombre de fruits par arbre, mais aussi à travers les dates et les durées des stades de développement sensibles aux bio-agresseurs.
- la croissance du manguiier à travers, par exemple, la vitesse de croissance des organes végétatifs et reproducteurs et leur dimension finale.

Ce modèle global de croissance et développement du manguiier pourra ensuite être utilisé à des fins plus agronomiques via un couplage à un modèle de croissance du fruit (Léchaudel *et al.*, 2005), ce qui permettra de prédire entre autres les dates de récolte des fruits.

Un couplage est aussi envisagé avec un modèle d'épidémiologie d'un bio-agresseur, la cécidomyie des fleurs (*Procontarinia mangiferae*), ce qui permettra de prévoir les périodes où les pousses et les inflorescences seront attaquées par les bio-agresseurs.

Les arbres suivis pour la mise en place de la « Base Doralice » étaient des arbres jeunes qui ne montraient pas encore d'asynchronismes phénologiques très marqués. L'utilisation du modèle de croissance et de développement permettrait de visualiser, par exemple, l'évolution des asynchronismes et de l'alternance pour des arbres plus âgés.

Bibliographie

Bibliographie

- Anwar R, Ahmad S, Rajwana IA, Khan AS, Memon N, Nafees M. 2011.** Phenological growth patterns and floral malformation of mango (*Mangifera indica* L.) tree under subtropical climate. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences* **48**: 109-115.
- Arnold CY. 1959.** The determination and significance of the base temperature in a linear heat unit system. In : *Proceedings of the American Society for Horticultural Science* **74**: 430-445.
- Atkin OK, Loveys BR, Atkinson LJ, Pons TL. 2006.** Phenotypic plasticity and growth temperature: understanding interspecific variability. *Journal of Experimental Botany* **57**: 267-281.
- Aubert B, Lossois P. 1972.** Considérations sur la phénologie des espèces fruitières arbustives. *Fruits* **27**: 269-286.
- Bally ISE. 2006.** *Mangifera indica* (mango). In : Elevitch CR, ed. *Traditional trees of pacific islands*. Holualoa, Hawaii: Permanent Agriculture Resources. <http://www.traditionaltree.org/>.
- Barthelemy D. 1988.** *Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales: le concept de floraison automatique*. PhD thesis, Université Montpellier II, Montpellier, France.
- Barthelemy D, Caraglio Y. 2007.** Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of botany* **99**: 375-407.
- Batten DJ, Mcconchie CA. 1995.** Floral induction in growing buds of lychee (*Litchi chinensis*) and mango (*Mangifera indica*). *Australian Journal of Plant Physiology* **22**: 783-791.
- Bell AD. 1991.** *Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. New York, USA: Oxford University Press.
- Blaikie SJ, Kulkarni V. 2000.** Manipulating flowering in mango, cv. Kensington Pride. *Acta Horticulturae* **575**: 791-796.
- Boardman NK. 1977.** Comparative Photosynthesis of Sun and Shade Plants. *Annual Review of Plant Physiology* **28**: 355-377.
- Bohlenius H, Huang T, Charbonnel-Campaa L, Brunner AM, Jansson S, Strauss SH, Nilsson O. 2006.** CO/FT regulatory module controls timing of flowering and seasonal growth cessation in trees. *Science* **312**: 1040-1043.

Bibliographie

- Bompard JM. 2009.** Taxonomy and Systematics. In : Litz RE, ed. *The Mango: Botany, Production and Uses*, 2nd edition. Wallingford, UK: CABI, 19-41.
- Bonhomme R. 2000.** Bases and limits to using 'degree. day' units. *European Journal of Agronomy* **13**: 1-10.
- Borchert R. 1991.** Growth periodicity and dormancy. In : Raghvendra AS, ed. *Physiology of trees*. New York, USA: Wiley, 221-245.
- Borchert R, Robertson K, Schwartz MD, Williams-Linera G. 2005.** Phenology of temperate trees in tropical climates. *International Journal of Biometeorology* **50**: 57-65.
- Bradshaw AD. 1965.** Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* **13**: 115-155.
- Bradshaw HDJ, Stettler RF. 1995.** Molecular genetics of growth and development in *Populus*. IV. Mapping QTLs with large effects on growth, form, and phenology traits in a forest tree. *Genetics* **139**: 963-973.
- Brouwer R. 1978.** Soil physical conditions and plant growth. In : Freysen AHJ, Woldendorp JW, eds. *Structure and Functioning of Plant Populations*. Amsterdam, Holland: North Holland Publishing Comp., 189-213.
- Callaway RM, Pennings SC, Richards CL. 2003.** Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* **84**: 1115-1128.
- Campbell NA, Reece JB. 2004.** *Biologie*, 2^{ème} édition. Bruxelles : De Boeck Université.
- Canham CD, Finzi AC, Pacala SW, Burbank DH. 1994.** Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research* **24**: 337-349.
- Casper BB, Jackson RB. 1997.** Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* **28**: 545-570.
- Celton J, Martinez S, Jammes M, Bechti A, Salvi S, Legave J, Costes E. 2011.** Deciphering the genetic determinism of bud phenology in apple progenies: a new insight into chilling and heat requirement effects on flowering dates and positional candidate genes. *New Phytologist* **192**: 378-392.

- Chacko EK. 1986.** Physiology of vegetative and reproductive growth in mango (*Mangifera indica* L.) trees. In : *Proceedings of the First Australian Mango Research Workshop*. Melbourne: CSIRO, 54-70.
- Chacko EK. 1991.** Mango flowering-still an enigma. *Acta Horticulturae* **291** : 12-21.
- Chacko EK, Reddy YTN, Ananthanarayanan TV. 1982.** Studies on the relationship between leaf number and area and fruit development in mango (*Mangifera indica* L.). *Journal of Horticultural Science* **57**: 483-492.
- Chacko K, Singh RN, Kachru RB. 1969.** Studies on the physiology of flowering and fruit growth in *Mangifera indica* L. VI. Hormonal control of fruit development and its possible significance to biennial bearing. *Acta Horticulturae* **24**: 155-163.
- Chaikiattiyos S, Menzel CM, Rasmussen TS. 1994.** Floral induction in tropical fruit trees: Effects of temperature and water supply. *Journal of Horticultural Science* **69**: 397-415.
- Chailakhyan MK. 1936.** New facts in support of the hormonal theory of plant development. *Compte Rendu Académie Sciences URSS* **13**: 79-83.
- Champagnat P, Barnola P, Lavarenne S. 1986.** Quelques modalités de la croissance rythmique endogène des tiges chez les végétaux ligneux. In: *Comptes-rendus du colloque international sur l'arbre, 9-14 septembre 1985, Montpellier. Naturalia monspeliensia, n° hors série*, 279-302.
- Chopart JL, Mezino M, Mezo LL. 2002.** Relations entre l'altitude et la température mensuelle de l'air dans l'ouest de la Réunion. *Revue agricole et sucrière de l'île Maurice* **80**: 68-72.
- Chuine I, Cour P, Rousseau DD. 1999.** Selecting models to predict the timing of flowering of temperate trees: implications for tree phenology modelling. *Plant, Cell & Environment* **22**: 1-13.
- Cline MG, Harrington CA. 2007.** Apical dominance and apical control in multiple flushing of temperate woody species. *Canadian Journal of Forest Research* **37**: 74-83.
- Coleman JS, McConnaughay KDM, Ackerly DD. 1994.** Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology & Evolution* **9**: 187-191.
- Costes E. 1988.** Analyse architecturale et modélisation du litchi (*Litchi sinensis* Sonn.): Contribution à l'étude de son irrégularité de production à l'île de la Réunion. PhD thesis, Université Montpellier II, Montpellier, France.

- Costes E. 1995.** Litchi tree architecture and flowering: considerations on controlling biennial bearing. *Fruits* **50**: 191-204.
- Crabbé J. 1987.** *Aspects particuliers de la morphogenèse caulinaire des végétaux ligneux et introduction à leur étude quantitative*. Bruxelles : Éditions IRSIA (Institut pour l'encouragement de la recherche scientifique pour l'industrie et l'agriculture).
- Crane JH, Salazar-García S, Lin TS, De Queiroz Pinto AC, Shü ZH. 2009.** Crop production : Management. In : Litz RE, ed. *The Mango: botany, production and uses*, 2nd edition. Wallingford, UK: CABI, 432-483.
- Dambreville A, Normand F, Lauri PE. 2012a.** Plant growth co-ordination *in natura* - A unique temperature-controlled law among vegetative and reproductive organs in mango. *Functional Plant Biology*. (To be published)
- Dambreville A, Lauri PÉ, Trottier C, Guédon Y, Normand F. 2012b.** Deciphering structural and temporal interplays during the architectural development of mango trees. *Journal of Experimental Botany*. (In revision)
- Davenport TL. 1993.** Floral manipulation in mangos. In : Chia LE, Evans DO, eds. *Proceedings of the Conference on Mango in Hawaii*. Honolulu, Hawaii : Cooperative Extension Service, 54-60.
- Davenport TL. 2000.** Processes influencing floral initiation and bloom: the role of phytohormones in a conceptual flowering model. *HortTechnology* **10**: 733-739.
- Davenport TL. 2003.** Management of flowering in three tropical and subtropical fruit tree species. *HortScience* **38**: 1331-1336.
- Davenport TL. 2007.** Reproductive physiology of mango. *Brazilian Journal of Plant Physiology* **19**: 363-376.
- Davenport TL. 2009.** Reproductive physiology. In : Litz RE, ed. *The Mango: botany, production and uses*, 2nd edition. Wallingford, UK: CABI, 97-169.
- Davenport TL, Núñez-Elisea R. 1997.** Reproductive physiology. In : Litz RE, ed. *The mango, botany, production and uses*. Wallingford, UK : CABI, 69-146.
- Davenport TL, Ying Z, Kulkarni V, White TL. 2006.** Evidence for a translocatable florigenic promoter in mango. *Scientia Horticulturae* **110**: 150-159.

- Davie SJ, Stassen PJC. 1996.** Mango model: Starch distribution in different tissues of Sensation mango trees of varying ages. *Acta Horticulturae* **455**: 143-150.
- De Candolle A. 1885.** *Origin of cultivated plants*. New York, USA: D. Appleton & Cie.
- Diggle PK. 1995.** Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development. *Annual Review of Ecology and Systematics* **26**: 531-552.
- Diggle PK. 2003.** Architectural effects on floral form and function: a review. In : Stuessy TF, Mayer V, Hörandl E, eds. *Regnum Vegetabile. Deep morphology: Toward a renaissance of morphology in plant systematics*. Ruggell, Liechtenstein: Gantner Verlag, 63-80.
- Doughty CE, Goulden ML. 2008.** Are tropical forests near a high temperature threshold? *Journal of Geophysical Research* **113**: 1-12.
- Durand JB, Guédon Y, Caraglio Y, Costes E. 2005.** Analysis of the plant architecture via tree-structured statistical models: the hidden markov tree models. *New Phytologist* **166**: 813-825.
- Dutcher RD, Valmayor RV. 1974.** Factors influencing flower induction in Carabao mango in the Philippines. In : *Proceedings of the XIX International Horticultural Congress*.
- Edelin C. 1984.** *L'architecture monopodiale: L'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale*. PhD thesis, Université Montpellier II, Montpellier, France.
- Godin C, Caraglio Y. 1998.** A multiscale model of plant topological structures. *Journal of Theoretical Biology* **191**: 1-46.
- Godin C, Costes E, Sinoquet H. 1999.** A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Annals of botany* **84**: 343-357.
- Goguey T. 1995.** *Approche architecturale des mécanismes de la croissance aérienne et de la floraison du manguier*. PhD thesis, Université Montpellier II, Montpellier, France.
- Goguey T. 1997.** Architectural approach of the mechanisms of canopy growth and flowering of mango trees. *Acta Horticulturae* **455**: 124-131.
- Guinochet M. 1965.** *Notions fondamentales de botanique générale*. Paris, France: Masson.
- Hallé F, Martin R. 1968.** Étude de la croissance rythmique chez l'hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. -Arg., Euphorbiacées, Crotonoïdées). *Adansonia* **8**: 475-503.
- Hallé F, Oldeman RA. 1970.** *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Paris : Masson & Cie.

- Hallé F, Oldeman RA., Tomlinson PB. 1978.** *Tropical trees and forests. An architectural analysis.* Berlin, Germany: Springer Verlag.
- IPCC. 2007.** Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL, eds. *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment of the intergovernmental panel on climate change.* Cambridge, UK & New York, NY, USA: Cambridge University Press.
- Issarakraisila M, Considine JA, Turner DW. 1991.** Pattern of vegetative and reproductive growth of mango trees in a warm temperate region of Western Australia. *Acta Horticulturae* **291**: 188-197.
- Issarakraisila M, Considine JA, Turner DW. 1997.** Vegetative and reproductive growth aspects of mango growing in a mediterranean climate in western Australia. *Acta Horticulturae* **455**: 56-63.
- Iyer CPA, Schnell RJ. 2009.** Breeding and genetics. In : Litz RE, ed. *The Mango: Botany, Production and Uses, 2nd edition.* Wallingford, UK: CABI, 67-96.
- Jackson SD. 2009.** Plant responses to photoperiod. *New Phytologist* **181**: 517-531.
- Joubert JP, Robbertse PJ, Coetzer LA, Wishart DL. 1993.** Inflorescence characteristics and flower sex ratio studies of container-grown mango trees. *South African Mango Growers' Association Yearbook* **13**: 27-33.
- Karam WP. 2009.** *Tree growth: influences, layers and types.* New York, USA: Nova Science Publishers.
- Knight Jr. RJ, Campbell RJ, Maguire I. 2009.** Important mango cultivars and their descriptors. In : Litz RE, ed. *The Mango: botany, production and uses, 2nd edition.* Wallingford, UK: CABI, 42-66.
- Körner C, Basler D. 2010.** Phenology under global warming. *Science* **327**: 1461-1462.
- Kulkarni VJ. 1991.** Physiology of flowering in mango studied by grafting. *Acta Horticulturae* **291**: 95-104.
- Kulkarni VJ. 2004.** The tri-factor hypothesis of flowering in mango. *Acta Horticulturae* **645**: 61-70.
- Larson KD, Schaffer B, Davies FS. 1993.** Physiological, morphological, and growth responses of mango trees to flooding. *Acta Horticulturae* **341**: 152-159.

- Lauri PÉ. 2007.** Differentiation and growth traits associated with acrotony in the apple tree (*Malus × domestica*, Rosaceae). *American Journal of Botany* **94**: 1273-1281.
- Léchaudel M, Genard M, Lescourret F, Urban L, Jannoyer M. 2005.** Modeling effects of weather and source-sink relationships on mango fruit growth. *Tree Physiology* **25**: 583-597.
- Léchaudel M, Joas J. 2006.** Quality and maturation of mango fruits of cv. Cogshall in relation to harvest date and carbon supply. *Australian Journal of Agricultural Research* **57**: 419-426.
- Léchaudel M, Joas J. 2007.** An overview of preharvest factors influencing mango fruit growth, quality and postharvest behaviour. *Brazilian Journal of Plant Physiology* **19**: 287-298.
- Legave JM, Christen D, Giovannini D, Oger R. 2009.** Global warming in Europe and its impacts on floral bud phenology in fruit species. *Acta Horticulturae* **838**: 21-26.
- Li C, Junttila O, Ernstsén A, Heino P, Palva ET. 2003.** Photoperiodic control of growth, cold acclimation and dormancy development in silver birch (*Betula pendula*) ecotypes. *Physiologia Plantarum* **117**: 206-212.
- Lichtenthaler H, Buschmann C, Döll M, Fietz H-J, Bach T, Kozel U, Meier D, Rahmsdorf U. 1981.** Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. *Photosynthesis Research* **2**: 115-141.
- Monselesse SP, Goldschmidt EE. 1982.** Alternate bearing in fruit trees. *Horticultural Reviews* **4**: 128-173.
- Mukherjee SK, Litz RE. 2009.** Introduction : Botany and importance. In : Litz RE, ed. *The Mango: Botany, Production and Uses*, 2nd edition. Wallingford, UK: CABI, 1-18.
- Nakagawa M, Honsho C, Kanzaki S, Shimizu K, Utsunomiya N. 2012.** Isolation and expression analysis of FLOWERING LOCUS T-like and gibberellin metabolism genes in biennial-bearing mango trees. *Scientia Horticulturae* **139**: 108-117.
- Nicotra AB, Atkin OK, Bonser SP, Davidson AM, Finnegan EJ, Mathesius U, Poot P, Purugganan MD, Richards CL, Valladares F, et al. 2010.** Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* **15**: 684-692.
- Normand F, Bissery C, Damour G, Lauri PE. 2008.** Hydraulic and mechanical stem properties affect leaf-stem allometry in mango cultivars. *New Phytologist* **178**: 590-602.

- Normand F, Pambo Bello AK, Trottier C, Lauri PE. 2009.** Is axis position within tree architecture a determinant of axis morphology, branching, flowering and fruiting? An essay in mango. *Annals of botany* **103**: 1325-1336.
- Novoplansky A. 2002.** Developmental plasticity in plants: implications of non-cognitive behavior. *Evolutionary Ecology* **16**: 177-188.
- Novoplansky A, Goldberg DE. 2001.** Effects of water pulsing on individual performance and competitive hierarchies in plants. *Journal of Vegetation Science* **12**: 199-208.
- Nozeran R. 1978.** Réflexions sur les enchaînements de fonctionnements au cours du cycle des végétaux supérieurs. *Bulletin de la société de botanique française* **125**: 263-280.
- Núñez-Elisea R, Davenport TL. 1992.** Requirement for mature leaves during floral induction and floral transition in developing shoots of mango. *Acta Horticulturae* **296**: 33-38.
- Núñez-Elisea R, Davenport TL. 1994.** Flowering of mango trees in containers as influenced by seasonal temperature and water stress. *Scientia Horticulturae* **58**: 57-66.
- Núñez-Elisea R, Davenport TL. 1995.** Effect of leaf age, duration of cool temperature treatment, and photoperiod on bud dormancy release and floral initiation in mango. *Scientia Horticulturae* **62**: 63-73.
- Núñez-Elisea R, Davenport TL, Caldeira ML. 1996.** Control of bud morphogenesis in mango (*Mangifera indica* L.) by girdling, defoliation and temperature modification. *Journal of Horticultural Science* **71**: 25-39.
- Oldeman RAA. 1974.** *L'architecture de la forêt guyanaise*. Paris, France: ORSTOM.
- Oosthuysen SA, Jacobs G. 1995.** Relationship between branching frequency, and growth, cropping and structural strength of 2-year-old mango trees. *Scientia Horticulturae* **64**: 85-93.
- Pantin F, Simonneau T, Rolland G, Dauzat M, Muller B. 2011.** Control of leaf expansion: A developmental switch from metabolics to hydraulics. *Plant Physiology* **156**: 803-815.
- Parisot E. 1988.** Étude de la croissance rythmique chez de jeunes manguiers (*Mangifera indica* L.). IV: Modifications expérimentales du rythme de croissance et de développement. Hypothèses sur son déterminisme. *Fruits* **43**: 293-312.
- Pongsomboon W, Subhadrabandhu S, Stephenson RA. 1997.** Some aspects of the ecophysiology of flowering intensity of mango (*Mangifera Indica* L.) cv. Nam Dok Mai in a semi-tropical monsoon Asian climate. *Scientia Horticulturae* **70**: 45-56.

- Pradal C, Dufour-Kowalski S, Boudon F, Fournier C, Godin C. 2008.** OpenAlea: a visual programming and component-based software platform for plant modelling. *Functional Plant Biology* **35**: 751-760.
- Ramírez F, Davenport TL. 2010.** Mango (*Mangifera indica* L.) flowering physiology. *Scientia Horticulturae* **126**: 65-72.
- Ramírez F, Davenport TL. 2012.** Reproductive Biology (Physiology) - The case of mango. In : Thottappilly G, ed. *The Mango*. USA: Studium Press LLC (In Press).
- Ramírez F, Davenport TL, Fischer G. 2010a.** The number of leaves required for floral induction and translocation of the florigenic promoter in mango (*Mangifera indica* L.) in a tropical climate. *Scientia Horticulturae* **123**: 443-453.
- Ramírez F, Davenport TL, Fischer G, Pinzon JCA. 2010b.** The stem age required for floral induction of synchronized mango trees in the tropics. *HortScience* **45**: 1453-1458.
- Raunet M. 1991.** *Le milieu physique et les sols de l'île de la Réunion – Conséquences pour la mise en valeur agricole*. Saint Denis, La Réunion: CIRAD.
- Reddy YTN, Singh G. 1991.** Further studies on the relationship between leaf number and area fruit development in mango (*Mangifera indica* L.). *Journal of Horticultural Science* **66**: 471-478.
- Reece PC, Furr JR, Cooper WC. 1946.** The inhibiting effect of the terminal bud on flower formation in the axillary buds of the Haden mango (*Mangifera indica* L.). *American Journal of Botany* **33**: 209-210.
- Reece PC, Furr JR, Cooper WC. 1949.** Further studies of floral induction in the Haden mango (*Mangifera indica* L.). *American Journal of Botany* **36**: 734-740.
- Rivera G, Borchert R. 2001.** Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: evidence from field observations and herbarium specimens. *Tree Physiology* **21**: 201-212.
- Roemer MG. 2011.** Premature fruit drop in mango (*Mangifera indica* L.) in Northern Vietnam. PhD thesis, University Hohenheim, Hohenheim, Germany.
- Roemer MG, Hegele M, Wünsche JN, Huong PT. 2008.** Possible physiological mechanisms of premature fruit drop in mango (*Mangifera indica* L.) in northern Vietnam. *Acta Horticulturae* **903**: 999-1006.

- Sabatier SA. 1999.** *Variabilité morphologique et architecturale de deux espèces de noyers: Juglans regia L., Juglans nigra L. et de deux noyers hybrides interspécifiques*. PhD thesis, Université Montpellier II, Montpellier, France.
- Salisbury FB, Ross CW. 1985.** *Plant physiology*. Belmont, USA: Wadsworth Publishing Company.
- Schmitt J, Stinchcombe JR, Heschel MS, Huber H. 2003.** The adaptive evolution of plasticity: phytochrome-mediated shade avoidance responses. *Integrative and Comparative Biology* **43**: 459-469.
- Scholefield PB, Oag DR, Sedgley M. 1986.** The relationship between vegetative and reproductive development in the mango in northern Australia. *Australian Journal of Agricultural Research* **37**: 425-433.
- Schwinning S, Weiner J. 1998.** Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* **113**: 447-455.
- Sedgley M, Griffin AR. 1989.** *Sexual reproduction of tree crops*. London, UK: Academic Press.
- Shaban AEA. 2009.** Vegetative growth cycles of some mango cultivars in relation to flowering and fruiting. *World Journal of Agricultural Sciences* **5**: 751-759.
- Shu ZH, Sheen TF. 1987.** Floral induction in axillary buds of mango (*Mangifera indica* L.) as affected by temperature. *Scientia Horticulturae* **31**: 81-87.
- Singh LB. 1960.** *The mango. Botany, cultivation, and utilization*. London, UK: Leonard Hill.
- Singh LB. 1972.** Biennial bearing in mango – Retrospect and prospect. *Acta Horticulturae* **24**: 145-148.
- Singh LB, Singh RN. 1956.** Floral induction in axillary buds of mango shoots. In : *Proceedings of the American Society for Horticultural Science* **68**: 265-269.
- Singh RN. 1959.** Studies in the differentiation and development of fruit buds in mango (*Mangifera indica* L.) varieties. III. Mango shoots and fruit bud differentiation. *Horticultural Advance* **3**: 28-49.
- Spreer W, Nagle M, Neidhart S, Carle R, Ongprasert S, Müller J. 2007.** Effect of regulated deficit irrigation and partial rootzone drying on the quality of mango fruits (*Mangifera indica* L., cv. ‘Chok Anan’). *Agricultural Water Management* **88**: 173-180.

- Stassen PJ, Hoffman E, Grove HG. 2000.** The relationship between tree dimensions, yield and nutritional requirements of mango. *South African Mango Growers' Association Yearbook* **19**: 23-26.
- Steeves TA, Sussex IM. 1989.** *Patterns in plant development*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Sukhvibul N, Whiley AW, Smith MK. 2005.** Effect of temperature on seed and fruit development in three mango (*Mangifera indica* L.) cultivars. *Scientia Horticulturae* **105**: 467-474.
- Sukhvibul N, Whiley AW, Smith MK, Hetherington SE, Vithanage V. 1999a.** Effect of temperature on inflorescence and floral development in four mango (*Mangifera indica* L.) cultivars. *Scientia Horticulturae* **82**: 67-84.
- Sukhvibul N, Whiley AW, Smith MK, Hetherington SE, Vithanage V. 1999b.** Effect of temperature on inflorescence development and sex expression of mono- and poly- embryonic mango (*Mangifera indica* L.) cultivars. *Journal of horticultural science & biotechnology* **74**: 64-68.
- Sultan SE. 2000.** Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* **5**: 537-542.
- Tahir FM, Ibrahim M, Hamid K. 2003.** Effect of drought stress on vegetative and reproductive growth behaviour of mango (*Mangifera indica* L.). *Asian Journal of Plant Sciences* **2**: 116-118.
- Taylor FJ. 1970.** Some aspects of the development of mango (*Mangifera indica* L.) leaves. I. Leaf area, dry weight and water content. *New Phytologist* **69**: 377-394.
- Trudgill DL, Honek A, Li D, Straalen NM. 2005.** Thermal time - concepts and utility. *Annals of Applied Biology* **146**: 1-14.
- Valdez-Hernández M, Andrade JL, Jackson PC, Rebolledo-Vieyra M. 2010.** Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of environmental and physiological factors. *Plant and Soil* **329**: 155-171.
- Van der Meulen JHE, Van Den Boom IB, Kok A, Schwartz C, Jacobs J. 1971.** *Mango growing in South Africa*. Nelspruit, South Africa : Leaflet N° 48, Citrus and Subtropical Fruit Research Institute.

- Vincenot D. 2004.** *Mangues de La Réunion – Origines, histoire, caractéristiques, usages culinaires*. Saint-Denis, La Réunion: Océan Éditions.
- Vincenot D, Normand F. 2009.** *Guide de production intégrée de mangues à La Réunion*. Saint-Pierre, Île de la Réunion.
- Way DA, Oren R. 2010.** Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data. *Tree Physiology* **30**: 669-688.
- Whiley AW. 1992.** Environmental effects on phenology and physiology of mango - A review. *Acta Horticulturae* **341**: 168-176.
- Whiley AW, Rasmussen T, Saranah JB, Wolstenholme BN. 1989.** Effect of temperature on growth, dry matter production and starch accumulation in ten mango (*Mangifera indica* L.) cultivars. *Journal of Horticultural Science* **64**: 753-765.
- Whiley AW, Rasmussen T, Wolstenholme B, Saranah J, Cull B. 1991.** Interpretation of growth responses of some mango cultivars grown under controlled temperatures. *Acta Horticulturae* **291**: 22-31.
- Willmore KE, Young NM, Richtsmeier JT. 2007.** Phenotypic variability: its components, measurement and underlying developmental processes. *Evolutionary Biology* **34**: 99-120.
- Wilson BF. 2000.** Apical control of branch growth and angle in woody plants. *American Journal of Botany* **87**: 601-607.
- Zimmermann MH. 1978.** Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Canadian Journal of Botany* **56**: 2286-2295.

Annexes

Annexes

1. Détermination de la position des feuilles le long de l'axe de l'UC

A. Objectif

L'unité de croissance (UC) du manguier est caractérisée par une hétérogénéité des surfaces foliaires le long de l'axe végétatif : les feuilles les plus proches de l'apex de l'UC sont souvent les plus petites et celles proches de la base sont les plus grandes. D'autre part, la surface foliaire totale d'une UC dépend de sa position, apicale ou latérale, par rapport à son UC mère (Normand *et al.*, 2009). La position de l'UC influence donc son nombre de feuilles et/ou leurs dimensions finales.

Pour mettre en place la « Base Température », nous avons voulu étudier la croissance et le développement de trois feuilles ayant des dimensions contrastées pour chaque UC. L'objectif de cette expérimentation était donc de déterminer la position exacte (en numéro de feuille depuis la base ou l'apex de l'UC) des feuilles à étudier pour les UCs apicales et latérales.

B. Matériels et méthodes

La première feuille en partant de l'apex étant le plus souvent la plus petite, elle a été étudiée pour toutes les UCs (première feuille distale). Il fallait ensuite déterminer la position de deux autres feuilles : une à la base (feuille proximale) de grande taille, et une autre proche de l'apex (feuille sub-distale) de taille moyenne.

Pour choisir les positions exactes de ces deux feuilles le long de l'UC, les longueurs des limbes foliaires portés par 40 UCs apicales et 40 UCs latérales ont été mesurées pour Cogshall et José (40 UCs par cultivar). Les UCs mesurées ont été choisies en périphérie de canopée afin qu'elles ne soient pas trop âgées, et dans le but de garantir une homogénéité des conditions de croissance.

Les longueurs moyennes des limbes foliaires ont été calculées à chaque position de feuille. Les positions des feuilles ont été comptées à partir de la base pour choisir la position de la feuille proximale (longueur moyenne de la 1^{ère} feuille en partant de la base de l'UC à la longueur moyenne de la $n^{\text{ième}}$ feuille en partant de la base de l'UC) et à partir de l'apex de

l'UC pour choisir la feuille sub-distale (longueur moyenne de la 1^{ère} feuille en partant de l'apex de l'UC à la longueur moyenne de la $n^{\text{ième}}$ feuille en partant de l'apex de l'UC).

La position de feuille qui montrait une moyenne et un intervalle de confiance faible a été choisie pour la feuille sub-distale (position comptée depuis l'apex des UCs). La position qui montrait une moyenne élevée et un intervalle de confiance faible a été choisie pour la feuille proximale (position comptée depuis la base des UCs).

C. Résultats

Le tableau A-1 montre les positions des trois feuilles qui ont été étudiées pour la mise en place de la « Base Température ». Ces positions sont en numéro de feuille depuis l'apex (feuilles distales) et depuis la base (feuille proximale) de l'UC. Les mêmes positions de feuilles ont été utilisées pour Cogshall et José.

Tableau A-1. Position des trois feuilles suivies par unité de croissance en fonction de la position, apicale ou latérale, de l'unité de croissance.

	UC Apicale	UC latérale
Première feuille distale	1 ^{ère} feuille à l'apex de l'UC	2 ^{ème} feuille
Feuille sub-distale	3 ^{ème} feuille depuis l'apex de l'UC	depuis l'apex de l'UC
Feuille proximale	3 ^{ème} feuille depuis la base de l'UC	2 ^{ème} feuille depuis la base de l'UC

D'autre part, ces données ont montré non seulement que les UCs apicales ont plus de feuilles que les UCs latérales mais aussi que celles-ci sont plus longues :

- Pour Cogshall : en moyenne 15 feuilles par UC d'une longueur moyenne de 15.98 cm pour les UCs apicales, contre en moyenne 12 feuilles par UC d'une longueur moyenne de 13.16 cm pour les UCs latérales
- Pour José : en moyenne 18 feuilles par UC d'une longueur moyenne de 18.12 cm pour les UCs apicales, contre en moyenne 14 feuilles par UC d'une longueur moyenne de 17.03 cm pour les UCs latérales.

2. Détermination des allométries foliaires

A. Objectif

L'objectif de cette expérimentation est de déterminer des relations allométriques reliant longueur et largeur maximale du limbe foliaire à la surface foliaire. Ces relations permettent de suivre l'évolution de la surface foliaire de façon non destructive pour la mise en place de la « Base Température ».

B. Matériels et méthodes

Trois facteurs ont été considérés afin d'établir les relations allométriques. Le premier est le facteur cultivar : Cogshall et José. Afin de considérer un possible effet site, nous avons fait cette étude sur deux vergers: un à l'ouest (situé à 65 m d'altitude) et un autre au sud-ouest de l'Île de la Réunion (situé à 150 m d'altitude). Le troisième facteur qui a été considéré est l'âge de la feuille : feuille en cours de croissance ou feuille mature.

Pour chaque cultivar, 30 feuilles ont été prélevées par site, dont 15 feuilles en cours de croissance et 15 feuilles matures. Chaque feuille a été prélevée sur un arbre différent afin de s'affranchir d'un possible effet arbre. En tout, 120 feuilles ont été étudiées.

Les longueurs et les largeurs maximales des limbes foliaires ont été mesurées sur les arbres. Puis afin de déterminer leurs surfaces foliaires, les feuilles ont été prélevées, transportées dans de l'eau (pour éviter qu'elles ne se déshydratent pendant le transport, surtout pour les feuilles en croissance), puis photocopiées. Les dimensions des feuilles ont été mesurées de nouveau sur les photocopies pour vérifier qu'elles correspondaient bien aux mesures obtenues sur les arbres. La surface des limbes des feuilles photocopiées a été mesurée à l'aide d'un planimètre.

La relation « surface foliaire $\sim$ longueur du limbe * largeur maximale du limbe » est déterminée grâce à un modèle de régression linéaire.

L'effet cultivar, site et âge de la feuille a été testé grâce à des analyses de covariance.

C. Résultats

Il y a un effet significatif du cultivar sur la relation d'allométrie. L'effet du site et de l'âge de la feuille n'est pas significatif.

Les relations d'allométrie suivantes ont été obtenues en fonction des cultivars :

- Surface foliaire = $0.740 * \text{longueur du limbe} * \text{largeur maximale du limbe}$, pour Cogshall ;
- Surface foliaire = $0.720 * \text{longueur du limbe} * \text{largeur maximale du limbe}$, pour José.

La jeune feuille de manguier est pliée au niveau de sa nervure centrale pendant les premiers jours de sa croissance, ce qui empêche une mesure de la largeur de son limbe foliaire. Des relations d'allométrie ont donc été calculées pour ces jeunes feuilles dont la longueur est inférieure à 6cm (plus grande longueur mesurée sur des feuilles pliées en cours de croissance) en utilisant uniquement la longueur du limbe foliaire.

Dans ce cas les effets du cultivar et du site n'étaient pas significatifs. La relation d'allométrie suivante a été obtenue :

- Surface foliaire = $0.164 * \text{longueur du limbe}^2$, pour les jeunes feuilles pliées de Cogshall et José.

3. Effet de la température sur la durée des stades de développement

A. Objectif

L'objectif est d'étudier l'effet de la température sur le développement des unités de croissance (axe végétatif + feuilles) et des inflorescences. Pour arriver à cet objectif, nous avons considéré l'effet de la température sur la durée des stades de développement des organes (Figs. III-5 & III-6).

B. Matériels et méthodes

Les données nécessaires à cette étude ont été obtenues grâce à la « Base Température ».

Des régressions linéaires ont été utilisées pour étudier l'effet de la température sur la durée des stades de développement.

C. Résultats

Les résultats montrent qu'il y a un effet négatif de la température sur la durée des stades de développement quel que soit l'organe ou le cultivar considéré (sauf pour le stade D2 des inflorescences de José, Figs. A-1 & A-2).

Pour les deux cultivars considérés, Cogshall et José, l'effet de la température (la pente de la relation) est plus important pour les derniers stades végétatifs et florifères (stade G des UCs et stade F des inflorescences, Figs. A-1 & A-2). Ces stades sont donc les plus sensibles à la température.

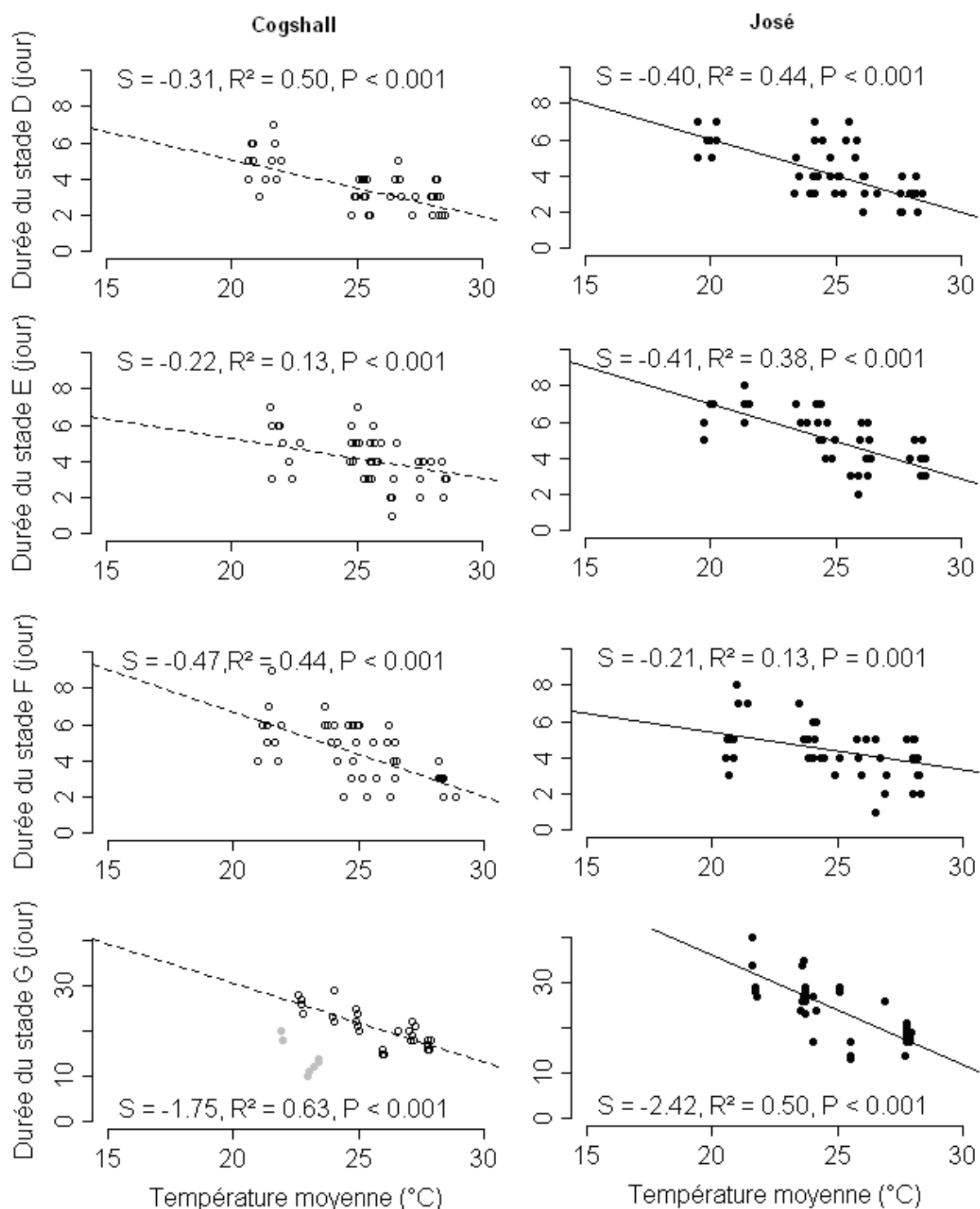


Figure A-1. Influence de la température sur la durée des stades de développement (D, E, F, G) des UCs pour deux cultivars de manguiers : Cogshall (colonne de gauche) et José (colonne de droite). Pour la durée du stade G de Cogshall, les points en gris, correspondant exclusivement à des UCs de Bassin Plat qui ont été suivis en septembre/octobre 2010, ont été ignorés pour tracer la régression. S : pente de la régression linéaire. R² : R² ajusté. P : P value de la régression.

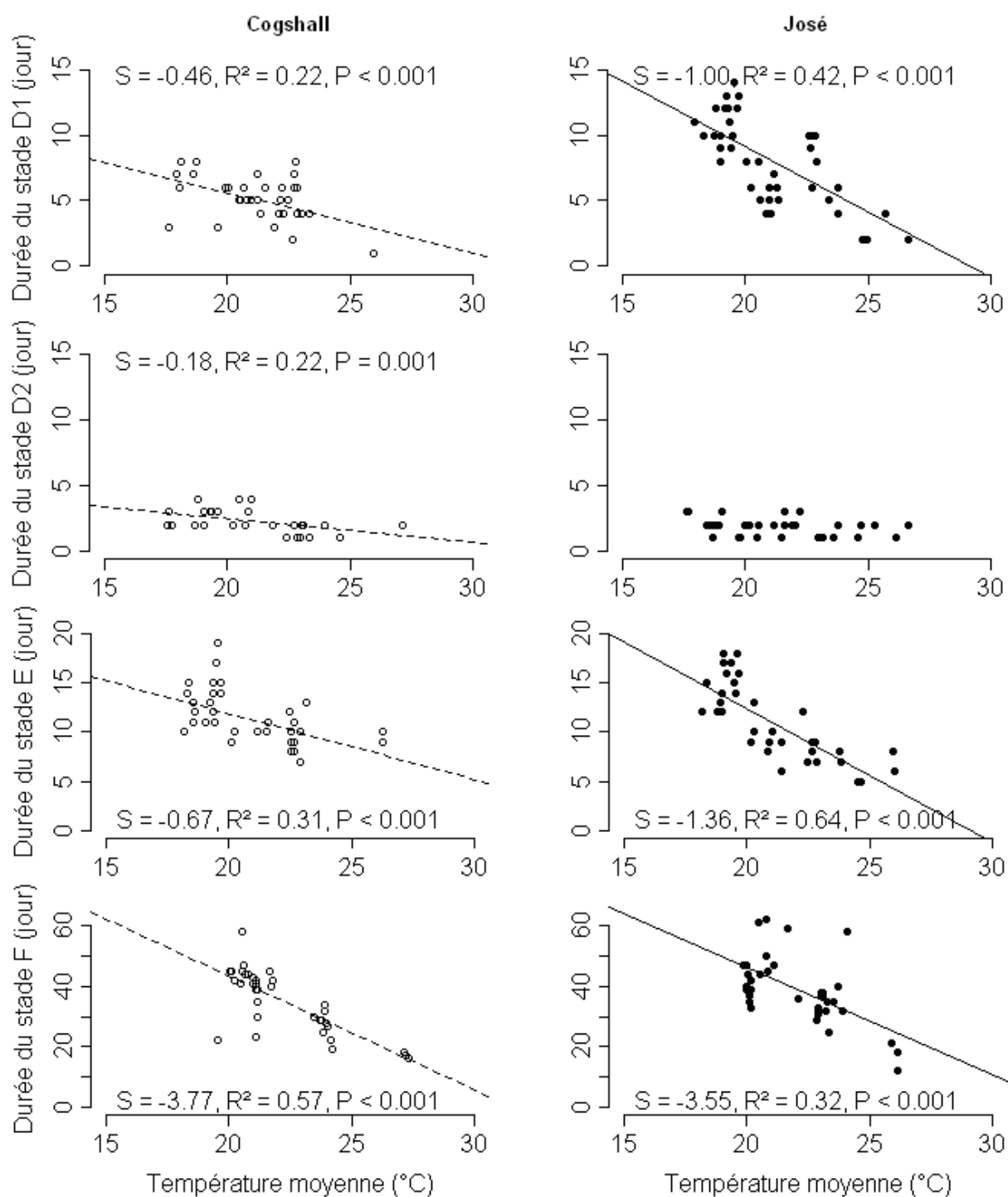


Figure A-2. Influence de la température sur la durée des stades de développement (D1, D2, E, F) des inflorescences pour deux cultivars de manguiers : Cogshall (colonne de gauche) et José (colonne de droite). S : pente de la régression linéaire. R² : R² ajusté. P : P value de la régression.

4. Détermination des températures de base

A. Objectif

L'un des objectifs de cette thèse est d'étudier la coordination qui existe entre les processus de croissance et de développement des organes (Chapitre V-2). Pour étudier cette coordination, nous nous sommes intéressés aux stades de développement des organes végétatif et florifère.

L'effet de la température sur la croissance et le développement des organes induit une variabilité de la durée de ces deux processus quand ils sont étudiés en temps calendaire. Afin d'intégrer l'effet de la température, nous avons utilisé des modèles de temps thermique. L'objectif de cette annexe est de présenter les méthodes utilisées pour le calcul des températures de base (θ) nécessaires à l'utilisation de l'échelle de temps thermique.

B. Matériels et méthodes

Les données utilisées pour le calcul des températures de base sont issues de la « Base Température ».

Les températures de base ont été calculées pour les unités de croissance (UCs) et pour les inflorescences, pour deux cultivars : Cogshall et José. Les températures de base ont été calculées sur la période du débourrement à la fin de la phase immature des organes (du stade B2 à la fin du stade G pour les UCs et F pour les inflorescences).

Quatre méthodes ont été utilisées afin d'estimer les températures de base :

- Le x -intercepte : θ est le x -intercepte de la régression entre les températures (x) et la vitesse de développement (y). θ est la température pour laquelle la vitesse de développement est nulle.
- L'écart type en jours : θ est la température qui minimise l'écart type des sommes de temps thermique (TTS) exprimées en jours.
- Le coefficient de variation : θ est la température qui minimise le coefficient de variation des TTS.
- Le coefficient de régression : θ est la température qui minimise le coefficient de régression entre T_{mi} et TTS. Avec un θ bien estimé, T_{mi} et TTS sont supposés indépendant.

Une moyenne de ces quatre méthodes donne une température de base statistique précise.

C. Résultats

Le tableau A-2 montre les températures de base obtenues par chaque méthode pour chaque cultivar, Cogshall et José, et pour les UCs et les inflorescences.

Tableau A-2. Températures de base (θ) en °C calculées en utilisant quatre méthodes.

	Cogshall		José	
	UC	Inflorescence	UC	Inflorescence
x-intercepte	14.02	13.53	13.56	15.04
Ecart type en jours	14.02	13.56	13.52	12.15
Coefficient de variation	13.99	13.45	13.38	11.67
Coefficient de régression	14.03	13.50	13.56	13.46
θ moyen $\pm$ s.d.	14.01 $\pm$ 0.02	13.51 $\pm$ 0.04	13.50 $\pm$ 0.07	13.08 $\pm$ 1.31

On remarque que les θ moyens sont plus élevés pour Cogshall comparé à José, et qu'ils sont plus élevés pour les UCs comparé aux inflorescences.

5. Étude de la variation spatiale intra-arbre de la température

A. Objectif

Le but de cette expérimentation complémentaire est d'étudier la variation spatiale de la température de l'air à l'intérieur d'un manguiier en fonction de la position des unités de croissance dans la canopée.

B. Matériels et méthodes

Cette expérimentation a eu lieu sur un arbre du cultivar Cogshall situé à l'intérieur du verger de Bassin Plat (150 m d'altitude).

Des enregistreurs de température (Testo 175) ont été attachés à des unités de croissance et ont enregistré les températures pendant une année. Les enregistreurs ont été placés à différentes positions dans l'arbre afin de mesurer :

- la température dans l'arbre au nord et en périphérie de la canopée,
- la température dans l'arbre au nord et à l'intérieur de la canopée,
- la température dans l'arbre au sud et en périphérie de la canopée,
- la température dans l'arbre au sud et à l'intérieur de la canopée.

La température météo a aussi été enregistrée sous le même type d'abri que ceux utilisés lors de l'expérimentation pour la mise en place de la « Base Température ».

C. Résultats

Cette expérimentation permet d'étudier la différence de la température de l'air dans l'environnement proche des UCs selon leur position dans l'arbre.

Nos résultats montrent que la température météo est toujours supérieure à la température observée dans l'arbre (au maximum de 1°C, Fig. A-3). Il n'y a pas beaucoup de différence de température en fonction de la position dans l'arbre.

On constate que presque tout au long de l'année, c'est la température au nord en périphérie qui est la plus élevée. A La Réunion, le soleil passe deux fois au zénith (intersection entre la verticale d'un lieu donné et le soleil) durant l'année : le 15 janvier et le 27 novembre. Pendant la période de fin novembre à mi-janvier, le soleil se situe au sud de La Réunion, ce qui

explique pourquoi les températures au sud en périphérie sont plus élevées durant cette période.

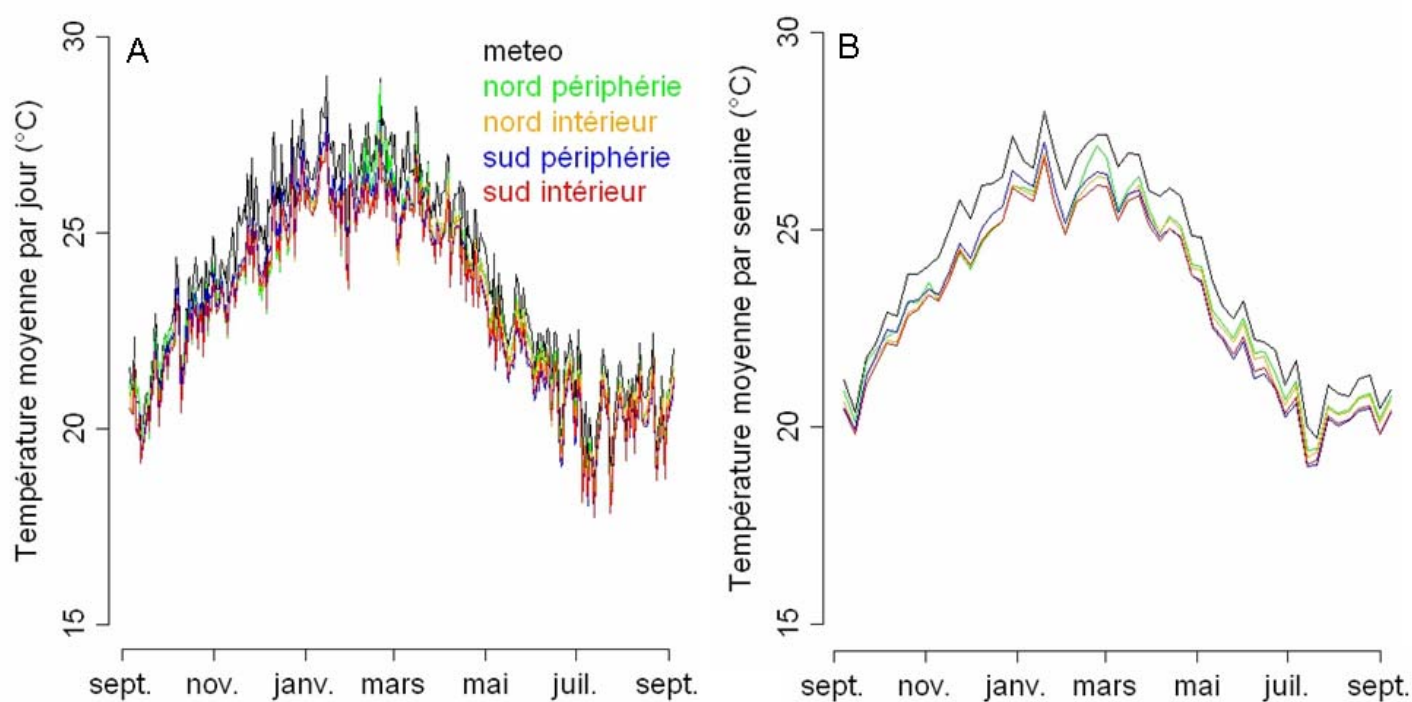


Figure A-3. Évolution des températures moyennes de l'air par jour (A) et par semaine (B) de septembre 2010 à septembre 2011 selon cinq positions : au nord et en périphérie de l'arbre, au nord et à l'intérieur de l'arbre, au sud et en périphérie de l'arbre, au sud et à l'intérieur de l'arbre et sous abri météo.

6. Visualisation du développement des manguiers

A. Objectif

Nos résultats (Chapitres V-3-B & V-3-C) ont permis de mettre en évidence une « mémoire de l'effet architectural ». Notre objectif est ici d'essayer de visualiser cet effet architectural sur des maquettes 3D de manguiers.

B. Matériels et méthodes

La base de données « Doralice » a été convertie à partir de son format Excel d'origine en « graphes arborescents multi-échelles » ou MTG (Multiscale Tree Graph). Le MTG a ensuite été importé sous la plateforme OpenAlea (Pradal *et al.*, 2008).

C. Résultats

a. Croissance végétative synchrone et floraison homogène

La visualisation du développement des arbres a permis de mettre en évidence des exemples de croissance synchrone des arbres. La figure A-4 montre un arbre du cultivar Irwin. Nous pouvons voir que toutes les UCs ont suivi les mêmes dates de croissance.

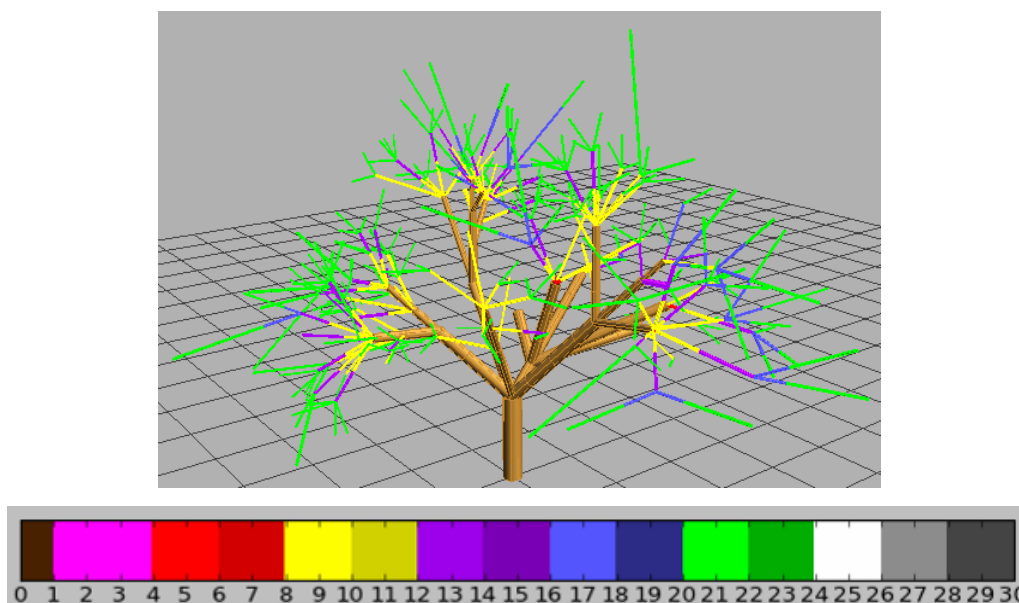


Figure A-4. Visualisation de la croissance des UCs d'un arbre du cultivar Irwin. Les couleurs représentent les dates d'apparition des UCs (mois) de mai 2003 (1) à octobre 2005 (30).

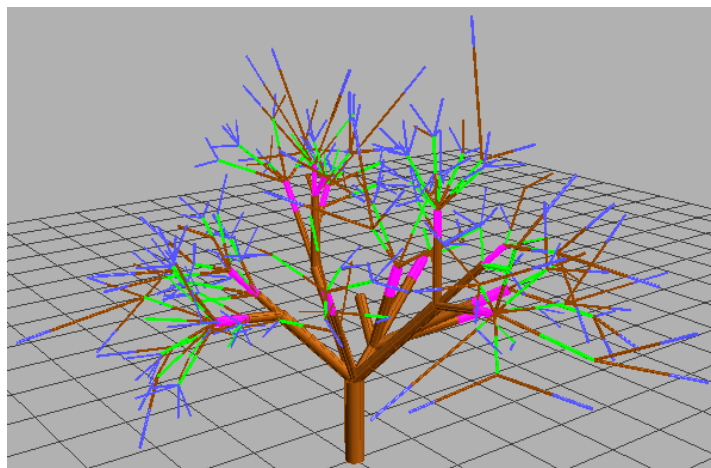


Figure A-5. Visualisation de la floraison d'un arbre du cultivar Irwin. Les couleurs représentent les UCs ayant fleuri (ayant porté au moins une inflorescence) lors des cycles de croissance de 2003 (rose), 2004 (vert) et 2005 (bleu).

La figure A-5 montre un arbre du cultivar Irwin. Nous pouvons voir sur cette figure un exemple de floraison homogène. A chaque cycle de croissance, il y a eu floraison sur toutes les UCs terminales.

b. Croissance végétative asynchrone et floraison non homogène

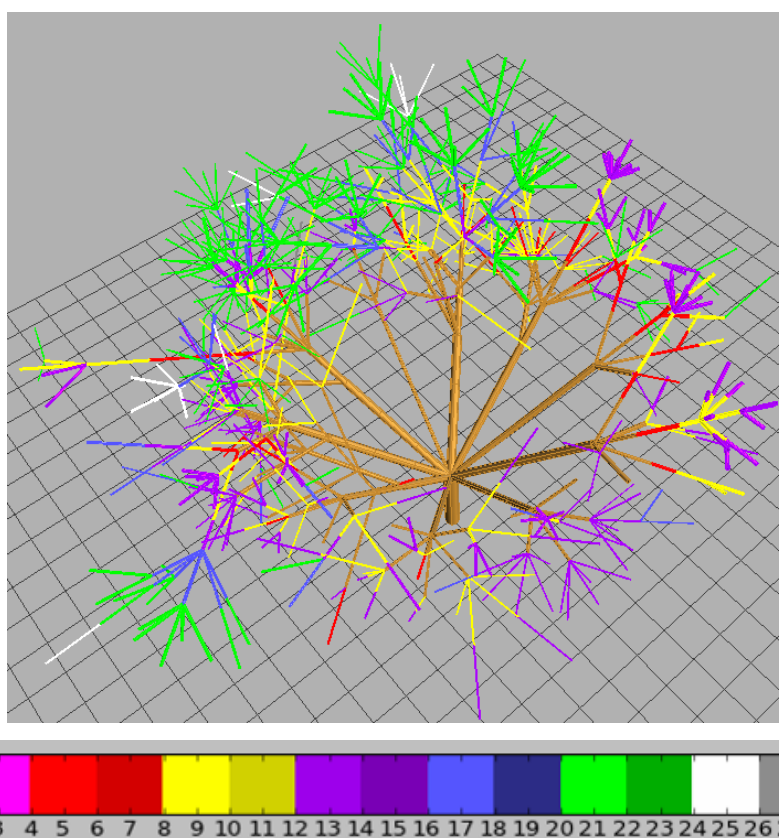


Figure A-6. Visualisation de la croissance des UCs d'un arbre du cultivar Kensington Pride. Les couleurs représentent les dates d'apparition des UCs (mois) de mai 2003 (1) à octobre 2005 (2).

Annexe 6

La figure A-6 montre un arbre du cultivar Kensington Pride. Nous pouvons voir qu'en fonction de la branche considérée la croissance végétative n'a pas eu lieu à la même date. Les UCs de la partie de la canopée située en bas à droite de l'image sont apparues de mai 2004 à août 2004 (mauve) alors que les UCs de la partie de la canopée située en haut de l'image sont apparues de janvier à avril 2005 (vert).

La figure A-7 montre le même arbre que la figure A-6 (cultivar Kensington Pride). Nous pouvons voir une variation du phénotype de floraison en fonction des UCs. Les UCs de la partie de la canopée située en haut de l'image ont fleuri lors du cycle de croissance de 2005 alors que cette floraison n'a presque pas lieu sur le reste de l'arbre. On peut remarquer que ces UCs qui fleurissent en 2005 sont celles qui sont apparues au début de l'année 2005. L'asynchronisme entre les UCs se conserve donc entre croissance végétative et floraison. Ces arbres ont été plantés en 2001, et ils étaient encore jeunes en 2005 mais montrent déjà des asynchronismes intra-arbres. Avec le temps, les branches de l'arbre vont sûrement devenir de plus en plus asynchrones et indépendantes les unes des autres.

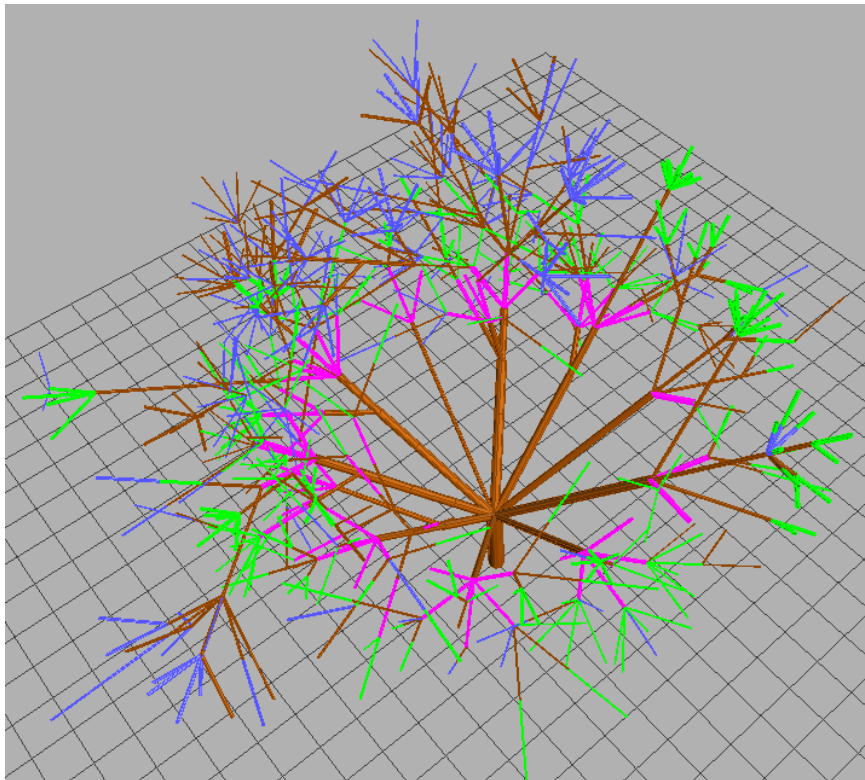


Figure A-7. Visualisation de la floraison d'un arbre du cultivar Kensington Pride. Les couleurs représentent les UCs ayant fleuri (ayant porté au moins une inflorescence) lors des cycles de croissance de 2003 (rose), 2004 (vert) et 2005 (bleu).

c. Alternance de la floraison

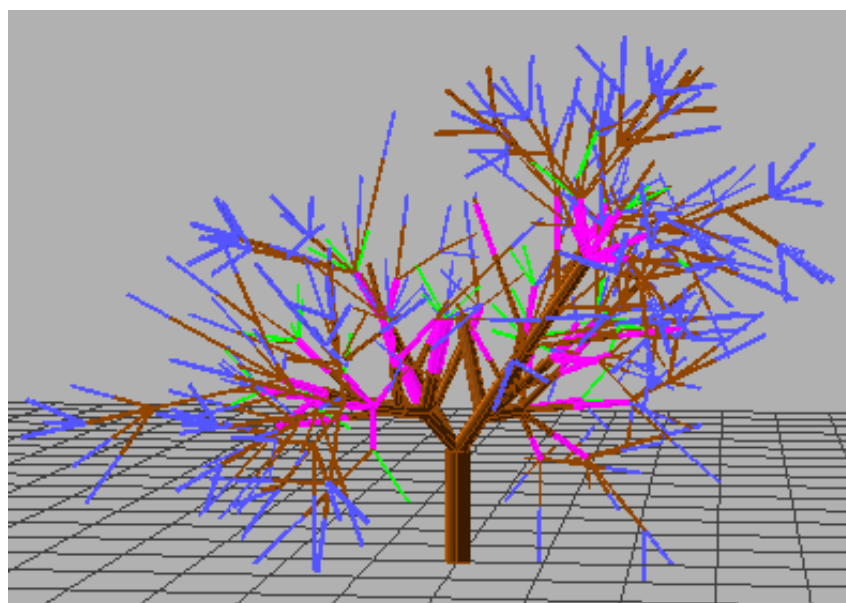


Figure A-8. Visualisation de la floraison d'un arbre du cultivar José. Les couleurs représentent les UCs ayant fleuri (ayant porté au moins une inflorescence) lors des cycles de croissance de 2003 (rose), 2004 (vert) et 2005 (bleu).

La figure A-8 montre un arbre de la variété José. Nous pouvons voir sur cette figure une alternance de la floraison. En effet, les UCs ont surtout fleuri en 2003 (rose) et en 2005 (bleu). On remarque que cette alternance est présente sur toutes les branches de l'arbre. Comme nous l'avons vu dans le chapitre V-3-B, José est un cultivar qui est sujet à l'alternance de la floraison et de la fructification. On constate donc que le pattern d'alternance est visible dès les premiers cycles de production des arbres du cultivar José (2003 étant le premier cycle de production).

7. Poster colloque FSPM 2010

Intrinsic determinants of mango tree growth and reproduction: Consequences on functional-structural modeling

Anaëlle Dambreville and Frédéric Normand

CIRAD, UPR HortSys,
Saint-Pierre, Réunion Island

Yann Guédon

CIRAD, UMR DAP and INRIA, Virtual Plants,
Montpellier, France

Pierre-Eric Lauri

INRA, UMR DAP, AFEF,
Montpellier, France

Mango trees are characterized by alternate bearing and phenological asynchronisms. We hypothesize that this behavior ensues from a complex interplay between reproductive and vegetative development. These interplays result from the action of some **intrinsic factors** and influence tree development in both a quantitative and temporal way. A functional-structural model of mango tree development and production must account for these factors and their effects.

The objective of this study was to identify the intrinsic factors that influence the vegetative and reproductive development of mango trees, with specific focus on architectural factors.

Materials and Methods

The development of mango tree was described at the **growth unit (GU)** level. Mango trees have rhythmic growth. A GU that developed during the previous growing season produces one to several GUs. These GUs can themselves grow and branch in this way during the growing season and produce successive growth levels (Fig. 1). Flowering appears at the apex of the GUs after a resting period. Only some inflorescences set fruits; the others die.

An exhaustive description of vegetative and reproductive growth was carried out in Reunion Island on five trees of four mango cultivars during two phenological cycles. Each year, the fruits of two trees per cultivar were thinned at fruit set in order to have trees with or without fruit load. Each new GU was characterized by its **position** (apical vs lateral), its **growth level** (1st, 2nd, etc.), its **date of burst**, and its **type** (vegetative, flowering or fruiting). For inflorescences, the date of burst, fruit setting and the number of fruits were recorded.

Vegetative (Fig. 2) and reproductive growths were broken down into elementary processes. An appropriate categorical or count distribution was selected for each process. **Generalized linear models** were used to test the effects of quantitative, qualitative or temporal factors related either to the parent GU or to the whole-tree on each elementary process.

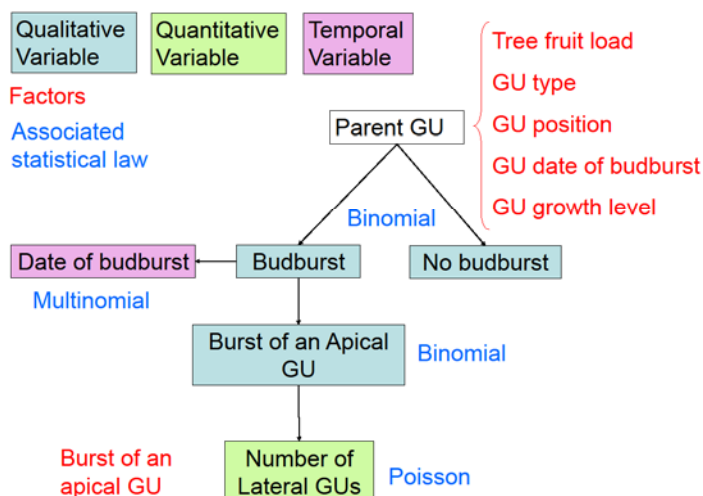


Fig. 2: Elementary processes of vegetative growth

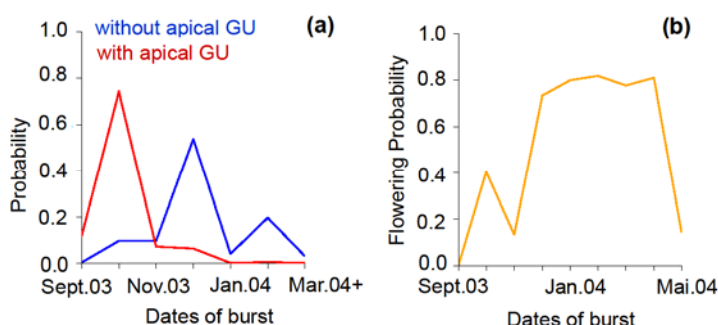


Fig. 3: a) The burst of an apical daughter GU affects the date of burst of the parent GU. b) Occurrence of flowering as a function of the GU date of burst. Cultivar "Cogshall", 2004

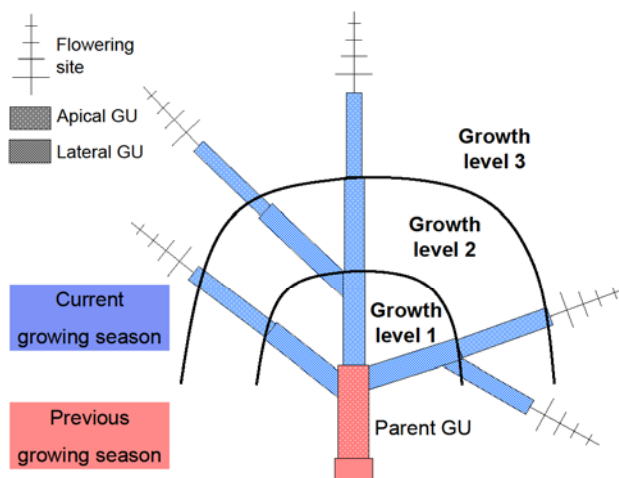


Fig. 1: Growth units produced by a parent GU during a growing season

Results and Discussion

Only some results are presented, highlighting three main trends:

- Architectural factors influence mango tree growth in a quantitative way. The position of the parent GU influenced the number of lateral GUs: an apical parent GU produced more lateral GUs than a lateral parent GU (Table 1).
- Architectural factors influence mango tree growth in a temporal way, i.e., tree phenology. Parent GUs that produced an apical daughter GU generally burst earlier than GUs without an apical daughter GU (Fig. 3a).
- There are complex qualitative, quantitative and temporal interplays between vegetative and reproductive development. Flowering probability depended on the date of burst of the parent GU (Fig. 3b). In contrast, the occurrence of budburst depended on the type of the parent GU and on the tree fruit load (Table 1).

Table 1: Significant factors related to the tree and the parent GU that affect vegetative and reproductive growth (set-up of the first growth level and reproduction, cultivar "Cogshall", 2004)

Process (Fig. 2)	Significant factors
Occurrence of budburst	GU type, GU position, Tree fruit load
Burst of an apical GU	GU type
Number of lateral GUs	GU position
Date of budburst	Burst of an apical GU (Fig. 3a), GU type
Occurrence of flowering	GU date of budburst (Fig. 3b), GU growth level, GU position, grand-parent GU position
Occurrence of fruiting	GU position, GU growth level

Conclusion

This statistical modeling approach enabled us to identify and characterize the intrinsic factors that must be integrated into a functional-structural model of mango tree development and phenology. This model will be used to predict yield or periods when mango trees are particularly sensitive to pests.