

CENTRE INTERNATIONAL D'ETUDES SUPERIEURES EN SCIENCES AGRONOMIQUES
MONTPELLIER SUPAGRO

ÉCOLE DOCTORALE 167
« Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosciences et
Environnement »

Thèse de doctorat
Spécialité : Biologie fonctionnelle des plantes

Présentée par **Damien Fumey**

APPROCHE ARCHITECTURALE DE LA REPONSE DU POMMIER A LA TAILLE : DE L'EXPERIMENTATION A L'ELABORATION D'UN MODELE REACTIF
--

UMR DAP

Thèse co-dirigée par
Evelyne Costes (UMR DAP, Architecture et fonctionnement des espèces fruitières) et
Christophe Godin (UMR DAP, Virtual plants)

Sommaire

1 Introduction	1
1.1 Contexte	1
1.2 Problématique et plan de travail.....	3
1.3 Plan du manuscrit.....	4
2 Synthèse bibliographique	5
2.1 Introduction.....	5
2.2 Morphogénèse de la plante et architecture végétale.....	7
2.2.1 Les méristèmes	7
2.2.2 La croissance du système aérien	7
2.2.3 La ramification et son contrôle.....	15
2.3 Concepts pour la description qualitative de l'architecture.....	17
2.3.1 Les modèles architecturaux	19
2.3.2 Évolution de l'architecture au cours de la vie de la plante.....	20
2.4 Le pommier.....	25
2.4.1 Origine du pommier domestique	25
2.4.2 Importance économique	26
2.4.3 Biologie et caractéristiques architecturales	26
2.4.4 Variabilité architecturale	34
2.5 La taille et la conduite du pommier	38
2.5.1 Bref historique.....	38
2.5.2 Évolution récente des modes de conduite	44
2.5.3 Effets physiologiques sur l'arbre.....	48
2.6 Modélisation des plantes	52
2.6.1 Les modèles écophysiologiques	55
2.6.2 Les modèles morphologiques.....	61
2.6.3 Les modèles structure-fonction	67
2.6.4 Modèles et manipulation de l'architecture d'une plante	72
2.7 Synthèse	73
3 Matériels et Méthodes	75
3.1 Introduction.....	75
3.2 Matériel végétal	76
3.2.1 Caractéristiques agronomiques des variétés étudiées.....	76
3.2.2 Plantation et conduite	80
3.3 Expérimentation	82
3.4 Description des différents niveaux d'organisation	84

3.5	Suivi de croissance.....	88
3.6	Comparaison des réactions aux interventions de taille	89
3.7	Modélisation.....	91
3.7.1	Choix d'un langage de programmation	91
3.7.2	Présentation du modèle et validation.....	91
4	Analyse comparative des réponses du pommier à la taille.....	93
4.1	Introduction.....	93
4.2	Analyse de la vitesse de croissance des axes en première année	95
4.2.1	Accroissement moyen	95
4.2.2	Ramification induite par la taille d'été	109
4.3	Comparaison des réponses aux différentes modalités de taille	116
4.3.1	Abstract	116
4.3.2	Introduction	117
4.3.3	Materiels and methods.....	121
4.3.4	Results	126
4.3.5	Discussion	137
5	Modélisation de la croissance du pommier	141
5.1	Abstract	142
5.2	Introduction.....	143
5.3	Methods: description of the model	144
5.3.1	Plant Architecture and Terminology	145
5.3.2	Demand allocation resource cost (DARC): a global allocation model	146
5.3.3	L-system and primary growth	148
5.3.4	A context function to set demands	149
5.3.5	Resource computation	151
5.3.6	Hierarchical processus.....	151
5.3.7	Overview of a Growth Cycle and Model Parameters.....	154
5.3.8	Examples	156
5.4	Applications to pruning reaction in apple trees.....	158
5.4.1	Internode growth function	158
5.4.2	Leaf growth function	160
5.4.3	Model Outputs.....	161
5.4.4	Sensitivity analysis	161
5.4.5	Parameter Optimisation.....	165
5.4.6	Virtual Pruning Experiments.....	165
5.5	Discussion	167
5.6	Conclusion	170
5.7	Acknowledgments	171

5.8	Funding information.....	171
6	Discussion générale et perspectives	173
6.1	De l'importance de l'expérimentation	173
6.1.1	Réactions locales versus distantes	173
6.1.2	Similarités et différences des réactions entre variétés	176
6.1.3	Limites expérimentales.....	177
6.2	La démarche de modélisation	179
6.2.1	Choix initiaux et conception du modèle.....	179
6.2.2	Adéquation du modèle aux données.....	181
6.2.3	Les limites du modèle et améliorations possibles	183
6.3	Perspectives : Application à des outils pédagogiques.....	185
6.3.1	Perspectives de recherche.....	185
6.3.2	Réalisation d'un simulateur pédagogique	186
6.3.3	Solutions techniques envisagées	188
7	Conclusion.....	189
8	Références bibliographiques	191
9	Annexes	211
9.1	Annexe A : Plan de parcelle	212
9.2	Annexe B : Exemple de fichier MTG	215
9.2.1	Entête du fichier MTG	215
9.2.2	Exemple de codage (arbre F101).....	216
9.3	Annexe C : Sorties graphiques du modèle réactif	217

1 Introduction

1.1 Contexte

Contrôler l'architecture des arbres a toujours été un enjeu en arboriculture fruitière. En effet, maîtriser la forme et le volume de l'arbre par des opérations et des modes de conduites culturales (densité de plantation, taille, palissage, arcure, etc.) permet d'améliorer la production en quantité, en qualité et en régularité. Les caractéristiques recherchées sont une précocité et une qualité des fruits (calibre, coloration, taux de sucre, goût, etc.) au travers d'une répartition et d'une régulation du nombre de sites de fructification dans l'arbre.

Les pratiques culturales en arboriculture fruitière sont donc des interventions essentielles dans la conduite d'un verger. Elles permettent d'obtenir une efficience de l'arbre vis-à-vis de l'interception lumineuse et un équilibre entre croissance végétative et croissance fructifère. Les techniques utilisées en arboriculture fruitière ont beaucoup évolué ces 20 dernières années. Les anciens paradigmes stipulant qu'un arbre devait être formé avant de fructifier avec la distinction entre taille de formation et taille de fructification, et les vergers à faible densité, ont cédé la place à une culture plus intensive basée sur de nouveaux modes de conduite. En outre, l'introduction de porte-greffe nanisant a permis une entrée en production plus rapide. Cependant, le maintien des arbres à très haute densité nécessite de nombreuses interventions humaines telles que la taille, l'éclaircissage ou encore l'arcure, ce qui dans le contexte socio-économique actuel est problématique. En effet, la filière arboricole doit faire face à une pénurie croissante de main-d'œuvre qualifiée ainsi qu'à des difficultés conjoncturelles récurrentes (Gousseau, 2006). Dans le même temps la recherche en arboriculture fruitière et notamment les recherches effectuées dans le domaine de l'architecture des arbres (Lauri & Lespinasse, 1999 ; Costes et al., 2006a) ont permis de faire évoluer les concepts et les techniques utilisés par les professionnels.

Dans ce contexte, les professionnels de l'arboriculture ont fait évoluer leurs pratiques vers des modes de conduite basés sur une meilleure connaissance du développement de l'arbre et visant une réduction des interventions manuelles. Toutefois, la mise en œuvre de modes de conduite plus sophistiqués et plus respectueux du développement de l'arbre demande à l'intervenant un diagnostic sur l'état de l'arbre (vigueur, densité de ramification, niveau de charge en fruit, état phyto-sanitaire). De nouveaux besoins de compétences sont donc apparus et les professionnels reconnaissent la nécessité de formation répondant à ces nouvelles exigences. Ce besoin est également accentué par le fait que la majorité de la main-d'œuvre

actuelle est saisonnière, souvent issue d'un milieu urbain, et doit répondre rapidement aux niveaux de qualification requis.

Le FAFSEA¹ et Eduter² ont déjà montré leur expérience dans la conception et la production de didacticiels comme le simulateur d'aide à l'apprentissage de la taille de la vigne, *SimulCep 3D*³, qui utilise « une vigne virtuelle » comme support d'apprentissage. Intéressés par la poursuite des travaux dans d'autres domaines agricoles, la réalisation de ce type de simulateur pour la conduite des arbres fruitiers a été étudiée. Une première étude d'opportunité en arboriculture pour la production de cet outil (Fumey & Caens-Martin, 2005) a démontré que le développement réaliste d'un pommier en 3D et ses réactions aux différentes actions humaines, nécessitaient un appui d'expertise pour la mise en place d'un moteur de croissance adapté. L'INRA⁴ (équipe AFEF⁵) et l'INRIA⁶ (équipe Virtual Plants⁷) se sont activement engagés dans cette démarche, avec notamment la production de modèles de croissance d'arbres fruitiers (Renton et al., 2006 ; Smith et al., 2007 ; Costes et al., 2008). Pour autant, les outils de recherche scientifique développés, n'étaient pas adaptés aux besoins d'un tel outil de formation. En effet, ces modèles intègrent de nombreux paramètres mais ne comprennent pas les réponses à la taille, ni aux diverses interventions humaines réalisées dans un verger de production. Aussi, un projet de recherche sous forme de thèse a été envisagé afin de concevoir une modélisation de la croissance du pommier capable de réagir aux opérations de taille. Cette modélisation a pour objectif de prendre en compte les règles de croissance du pommier afin d'obtenir un arbre virtuel présentant un comportement le plus réaliste possible, ainsi que les indicateurs didactiques permettant la création de certaines situations d'apprentissage. Enfin, ce travail de modélisation a pour but à plus long terme d'être valorisé par la création d'un moteur de croissance pertinent à des fins d'apprentissage dans le cadre de la production d'un simulateur pédagogique.

¹ Fonds national d'assurance formation des salariés des exploitations et entreprises agricoles (voir. <http://www.fafsea.com>).

² L'institut Eduter est un institut de recherche, de recherche-développement et d'appui au système éducatif faisant partie d'Agrosup Dijon (voir <http://www.eduter.fr>).

³ SimulCep 3D est un logiciel d'aide à l'apprentissage de la taille de la vigne, coproduit par le FAFSEA et Eduter, commercialisé par Educagri éditions (voir <http://www.editions.educagri.fr/>). Pour voir une démonstration du logiciel en ligne : http://www.fafsea.com/outils_tele/outil_telechargement.htm)

⁴ Institut national de la recherche agronomique

⁵ Voir http://umr-dap.cirad.fr/index.php/umr_dap/equipes/architecture_et_fonctionnement_des_especes_fruitieres_afef.

⁶ Institut national de recherche en informatique et automatique

⁷ Voir <http://www.inria.fr/recherche/equipes/virtualplants.fr.html>.

1.2 Problématique et plan de travail

La problématique de mon travail de thèse était de comprendre les modalités de réactions des différents bourgeons d'un arbre – le pommier – à des interventions de taille. Il s'agissait donc de quantifier les réactions à la taille en termes de nombre de sites de croissance et de croissance des rameaux restants, à l'aide d'outils statistiques. Le second objectif était d'intégrer ces résultats dans un modèle informatique capable de produire une plante virtuelle réactive à la taille.

Ce projet avait donc pour objet d'intégrer les pratiques de taille dans un modèle de croissance du pommier et plus particulièrement de modéliser les réactions de l'arbre, afin de produire un pommier virtuel réactif qui puisse être utilisé par la suite dans un simulateur d'apprentissage. Pour répondre à cet objectif, mon travail a été organisé en deux volets, l'un expérimental, l'autre de modélisation.

Pour comprendre et quantifier les réactions d'un arbre à la taille, j'ai mis en oeuvre une expérimentation et un travail d'observation approfondi suites à différentes modalités de taille. En effet, avant le début de ce travail, les connaissances concernant les réponses à la taille étaient principalement descriptives et certaines questions restaient totalement ouvertes : la taille entraîne-t-elle une modification de la croissance des axes restants ? Observe-t-on, sur des arbres taillés, l'apparition de nouvelles ramifications ? Or, la réponse à ces questions était un point important pour la conception d'un modèle réactif. En effet, il était nécessaire de connaître le devenir des bourgeons à la fois en termes de capacités de morphogénèse et en termes de compétition mutuelle. L'expérimentation qui a ainsi été conduite pour étudier la réaction à la taille a porté sur deux cultivars de pommiers : 'Braeburn' et 'Fuji'. Deux types de taille (coupe et suppression) ont été pratiquées sur différents axes (troncs, rameaux sylleptiques), de façon plus ou moins sévère et à différentes périodes de l'année (taille estivale et taille hivernale).

Le second volet de ma thèse a porté sur la modélisation qui est un domaine qui ouvre aujourd'hui plusieurs perspectives : 1) de recherche, notamment pour comprendre les phénomènes de croissance des plantes, leur architecture, la mise en place des organes, la corrélation entre expression génétique et organisation spatiale de la plante ; 2) industrielles, par l'intégration des modèles dans des applications d'aide à la décision, des simulateurs, etc.

Dans ce dernier volet, j'ai travaillé en étroite collaboration avec un ingénieur de l'équipe Virtual Plants pour développer un nouveau modèle réactif aux interventions de taille. Ce modèle a été basé sur la notion abstraite de « contexte » des méristèmes et sur une formalisation des échanges de ressources entre méristèmes, sans pour autant expliciter le réseau de transport de ces ressources. Afin de construire ce modèle, nous avons utilisé le formalisme des L-systèmes, introduit par Lindenmayer en 1968 et enrichi par les travaux de Prusinkiewicz (1990). Ce formalisme a permis de créer un modèle simulant le développement d'un pommier via des règles de réécriture. Ce modèle avait pour vocation d'être compatible avec les travaux de recherches menés par l'équipe "Virtual Plants" sur la représentation et l'analyse de l'architecture des arbres fruitiers à partir de graphes multi-échelles (Godin et Caraglio, 1998) et avec l'ensemble des outils logiciels et modèles disponibles dans la plateforme OpenAlea⁸.

La problématique de cette thèse est donc de quantifier les réponses du pommier à la taille à l'aide d'une expérimentation in situ et de concevoir une modélisation de la croissance du pommier capable de réagir aux opérations de taille et s'appuyant sur les résultats obtenus expérimentalement. Cette modélisation a permis la création d'un moteur de croissance qui ouvre la perspective d'apprentissages dans le cadre de la production d'un logiciel pédagogique. Ce travail se situe à l'échelle de la plante entière (partie aérienne) et en conditions de culture (i.e. croissance contrainte par des interventions humaines).

1.3 Plan du manuscrit

Ce manuscrit est articulé en cinq chapitres. Le premier chapitre présente une synthèse bibliographique des travaux effectués en architecture de l'arbre, en arboriculture fruitière (notamment sur les travaux précédents ayant décrit les réactions à la taille), et en modélisation « structure-fonction » des plantes. Les trois chapitres suivant présentent respectivement (i) les matériels & méthodes utilisés, (ii) les résultats de l'expérimentation menée et le traitement des données et (iii) la conception du modèle. Enfin, le dernier chapitre aborde la discussion générale et les différentes perspectives.

⁸ La plateforme OpenAlea est développée par l'équipe INRIA *Virtual Plants*. Elle est destinée à la mesure, l'analyse et la modélisation des plantes. Voir (<http://openalea.gforge.inria.fr/dokuwiki/doku.php>)

2 Synthèse bibliographique

2.1 Introduction

Ce premier chapitre présente les bases de la morphogenèse et de l'architecture des plantes afin d'aboutir à l'analyse qualitative puis quantitative de l'architecture. Seront rappelées ici les caractéristiques biologiques et agronomiques du pommier. Après quoi, les différentes méthodes de conduite des arbres fruitiers seront abordées et plus particulièrement la taille et ses effets connus. Enfin, la modélisation de l'architecture des plantes et notamment les modèles « structure-fonction » seront présentés.

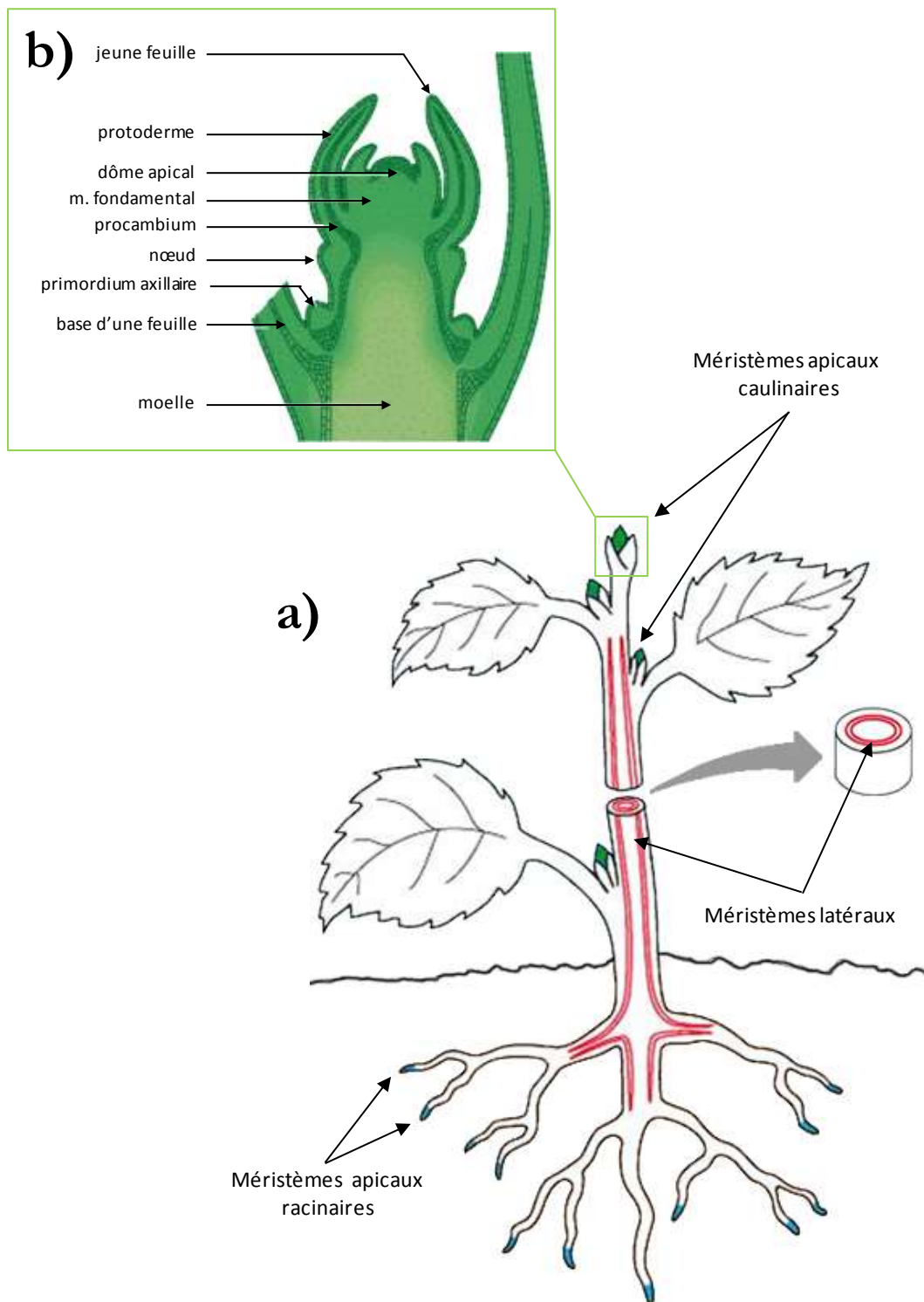


Fig. 2.1 : a) Les différents méristèmes au sein d'une plante (d'après Campbell & Reeves, 2004). b) Schéma présentant le grossissement du méristème apical caulinaire (crédits: Encyclopædia Britannica, Inc.).

2.2 Morphogénèse de la plante et architecture végétale

2.2.1 Les méristèmes

La croissance d'une plante résulte de l'activité de cellules indifférenciées regroupées au sein des méristèmes (Buvat, 1955 ; Lyndon, 1998 ; Nougarede, 2001). Ces méristèmes ont pour fonction de produire de nouvelles cellules (mère) qui resteront soit indifférenciées et permettront ainsi l'auto-maintien du méristème et la production d'autres méristèmes, soit se différencieront en tissu (histogénèse) et en organe (organogénèse) (Medford, 1992). Plusieurs types de méristèmes existent en différents lieux de la plante (Fig. 2.1a). Nous aborderons ci-après uniquement les méristèmes à l'origine de la partie aérienne de la plante : les méristèmes caulinaires.

Différents processus de croissance permettent à l'arbre d'augmenter en volume et en complexité : 1) la croissance primaire, résultant de l'activité des méristèmes situés à l'extrémité des axes, que l'on appelle méristèmes caulinaires apicaux, correspond à la mise en place des nouveaux éléments de l'axe ; 2) la croissance secondaire qui permet l'accroissement en diamètre des axes résulte de l'activité de méristèmes secondaires : cambium et phellogène ; 3) la ramification, correspondant à la production de nouveaux axes sur un axe déjà établi, résulte de l'activité des méristèmes axillaires.

2.2.2 La croissance du système aérien

2.2.2.a. La croissance primaire

La croissance primaire, correspond à l'accroissement en longueur de l'axe. Elle résulte de deux processus se déroulant au sein du méristème apical caulinaire : l'organogénèse et l'allongement (Champagnat et al., 1986 ; Crabbé, 1987). L'organogénèse, qui correspond à la mise en place des organes constituant le futur axe (feuilles, nœuds, entre-nœuds, inflorescences, etc.), s'illustre au niveau cellulaire par l'apparition de façon séquentielle et régulière d'amas de cellules (protubérances) au niveau de l'anneau initial appelés primordia foliaires (Fig. 2.1b). L'organisation spatiale de ces primordia foliaires autour de l'axe central du méristème apical caulinaire correspond à la phyllotaxie. Le fonctionnement du méristème apical est périodique. La période entre l'émission de deux primordia est appelée plastochrone. L'unité morphologique mise en place lors d'un plastochrone, qui englobe un nœud, la ou les feuille(s) présente(s) sur ce nœud, le ou les bourgeon(s) axillaire(s) situé(s) à son (leur) aisselle, ainsi que l'entre-nœud sous jacent, est appelée métamère (White, 1979 ; Bell, 2008) ou phytomère (Wilhelm and McMaster, 1995 ; Forster et al., 2007) (Fig. 2.2).

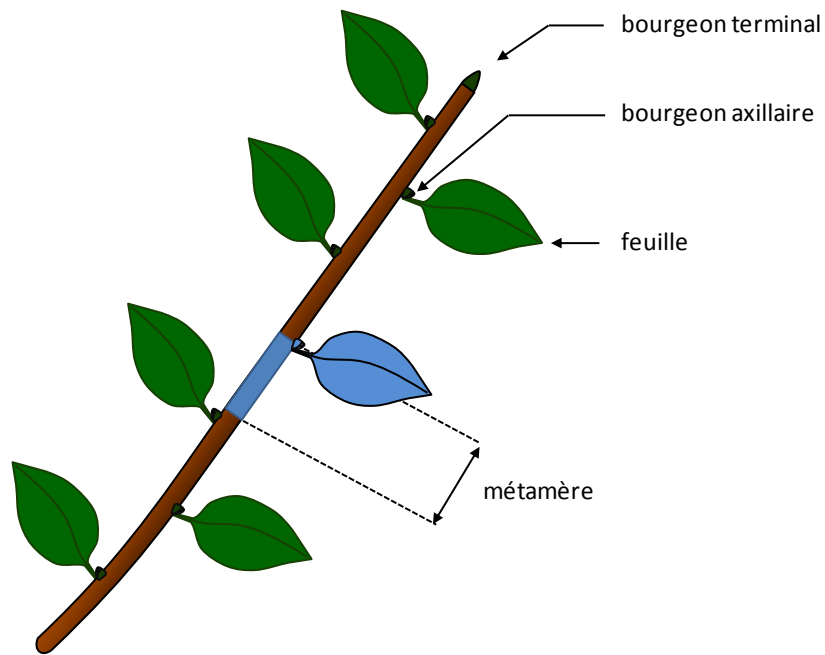


Fig. 2.2 : Schéma d'un axe feuillé et des différentes entités le constituant.

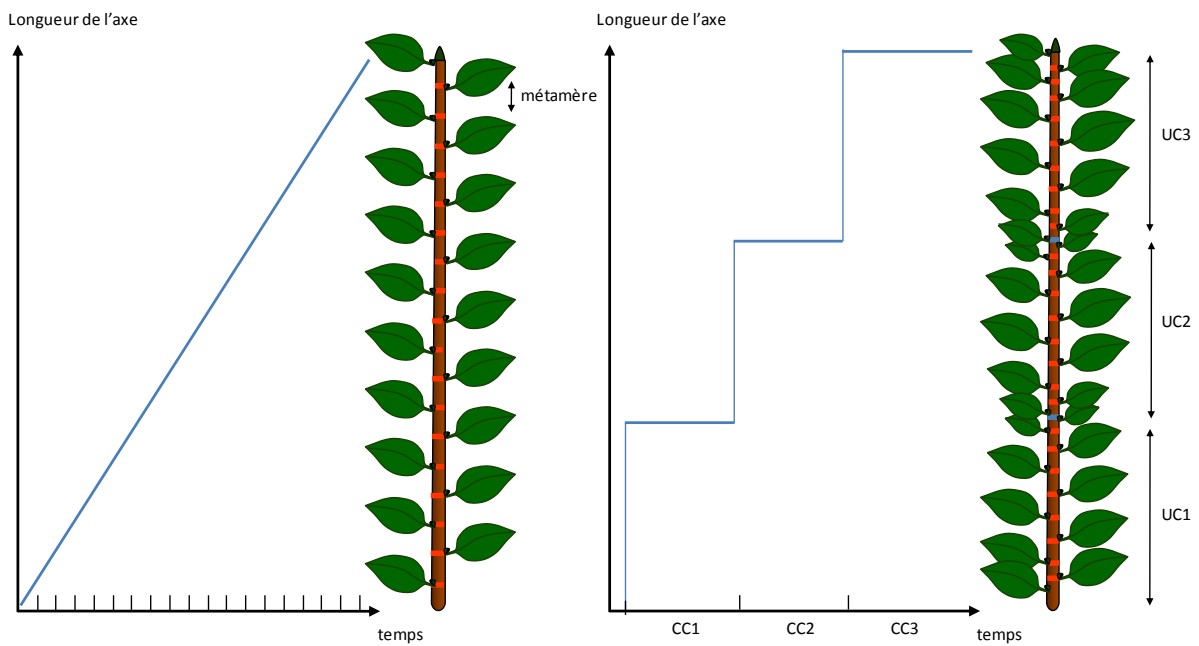


Fig. 2.3 : Croissance continue et croissance rythmique. UC : unité de croissance. CC : cycle de croissance (d'après Cournède, 2006).

L'allongement, quant à lui, est le résultat d'une élongation cellulaire (auxèse) qui prend naissance légèrement en arrière du dôme apical (Caraglio et Barthélémy, 1997). À l'aisselle des ébauches foliaires, se trouve un ensemble de cellules indifférenciées ou primordium gemmaire qui peut évoluer en méristème axillaire. Le processus d'histogénèse est quant à lui assuré par la différenciation du méristème apical en trois méristèmes primaires : le protoderme, le méristème fondamental ("ground meristem") et le procambium (Raven et al., 2003 ; Beck, 2005). Le protoderme donnera naissance aux tissus de l'épiderme. Quant au méristème fondamental, il est à l'origine de différents tissus : parenchyme, chlorenchyme et sclérenchyme. Enfin, le procambium est à l'origine des tissus vasculaires : protoxylème et protophloème, et au cambium (Bell, 2008).

2.2.2.b. Croissance définie ou indéfinie

La croissance définie correspond à la perte de la capacité du méristème apical à poursuivre son fonctionnement végétatif au cours du temps, suite par exemple à la transformation de ce dernier en inflorescence ou lorsqu'il meurt (Caraglio et Barthélémy, 1997 ; Bell, 2008), contrairement à la croissance indéfinie qui survient lorsque le méristème garde sa potentialité à fonctionner indéfiniment.

2.2.2.c. Croissance rythmique ou continue

Hallé et al. (1978) définissent la croissance continue comme celle où les axes ne présentent pas de périodicité d'allongement endogène marquée (Fig. 2.3). La croissance rythmique correspond, elle, à une alternance de phases d'activité et de repos du méristème apical (e.g. la croissance rythmique de l'hévéa ; Hallé & Martin, 1968). La portion d'axe mise en place lors d'une phase d'allongement ininterrompu est appelée unité de croissance (UC). La mise en place d'une unité de croissance est jalonnée par deux arrêts de croissance. Différents marqueurs morphologiques des arrêts de croissance peuvent se rencontrer lors de la croissance rythmique chez certaines plantes : différenciation foliaire (Hallé & Martin, 1968), petite taille des entre-nœuds, fluctuation du diamètre de la moelle (Edelin, 1993). Ainsi la croissance d'un axe par vagues successives peut se traduire par un syndrome de caractères qui permet, a posteriori, de rendre compte de la cinétique d'allongement. La rythmicité des phases de repos peut être endogène (e.g. chez l'hévéa, Hallé & Martin, 1968) ou peut être en partie imposée par des facteurs externes (Champagnat, 1986).

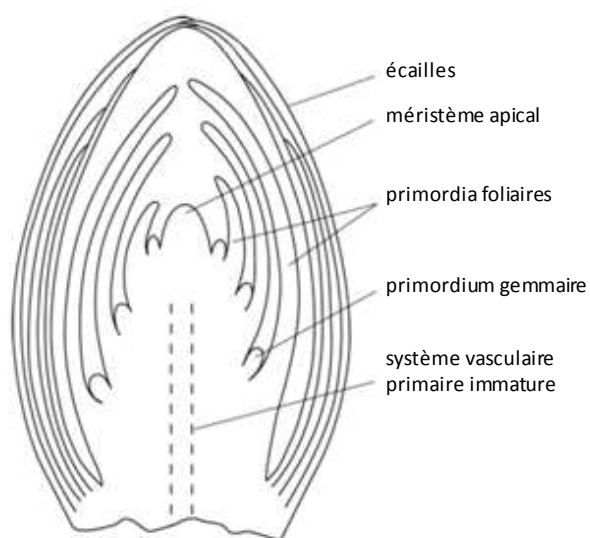


Fig. 2.4 : Schéma d'une coupe longitudinale de bourgeon (d'après Beck, 2005).

Chez les espèces tempérées, le développement végétatif est rythmé par une phase de repos qui s'achève avec la fin de la saison froide. Cette phase de repos correspond à la phase de dormance, principalement liée à la plante elle-même (endo- et paradormance) mais aussi à l'environnement (écodormance). Lorsqu'un méristème entre en dormance, les primordia foliaires évoluent en écailles, feuilles épaisses sans pétioles à rôle de protection contre la déshydratation. L'ensemble constitué par le méristème, les ébauches formant le futur axe feuillé et les écailles, forme le bourgeon (Fig. 2.4). La reprise de l'activité de croissance suite à la levée de dormance est appelée débourrement.

2.2.2.d. Préformation, néoformation et polycyclisme des axes

Chez les arbres fruitiers en milieu tempéré, les pousses formées durant un cycle végétatif présentent un polymorphisme en termes de longueur et de nombre de métamères mis en place lors de la croissance (Champagnat, 1965b ; Rivals, 1965, 1966, 1967). Ainsi, on distingue au sein de la partie caulinaires de l'arbre des pousses courtes ou brachyblastes présentant des entre-nœuds de petite taille et des pousses longues ou auxiblastes à entre-nœuds longs (Mehri et Crabbé, 2002). Le faible développement des pousses courtes est la conséquence d'une inhibition partielle de l'activité méristématique due à des conditions trophiques défavorables à l'allongement des entre-nœuds (Mehri et Crabbé, 2002) et à des contrôles hormonaux (Champagnat, 1965a). Il est également possible que l'accumulation de nouveaux organes (primordia foliaires, feuilles, entre-nœuds courts) ait une influence inhibitrice sur le développement du rameau (Barnola et al., 1990 ; Crabbé, 1993 ; Lauri & Térouanne, 1995). Par ailleurs, quel que soit le type de rameau, l'arrêt de croissance est précédé par une accumulation de feuilles à proximité de l'apex, qui se transforme en feuilles de transition puis en écailles au sommet de l'apex. Sous les écailles du bourgeon ainsi formé, l'activité organogénétique continue et aboutit à la production d'un nombre réduit d'ébauches foliaires et/ou florifères. Ces ébauches pourront constituer tout ou partie de la future pousse après la période de dormance. Elles correspondent à la partie préoformée du futur axe (Rivals, 1965 ; 1966 ; 1967 ; Hallé et al. 1978 ; Barthélémy & Caraglio, 2007). Ainsi, les pousses courtes ne sont constituées que de métamères préformés dont les entre-nœuds ne s'allongent pas après débourrement. Les autres types de pousses sont constitués soit uniquement de métamères préformés dont les entre-nœuds s'allongent (dans ce cas les pousses sont de longueur moyenne et sont appelées mésoblastes), soit de métamères préformés suivis de métamères néoformés résultant d'une croissance apicale donnant dans ce cas des rameaux longs, auxiblastes (Rivals, 1965 ; 1966 ; 1967).

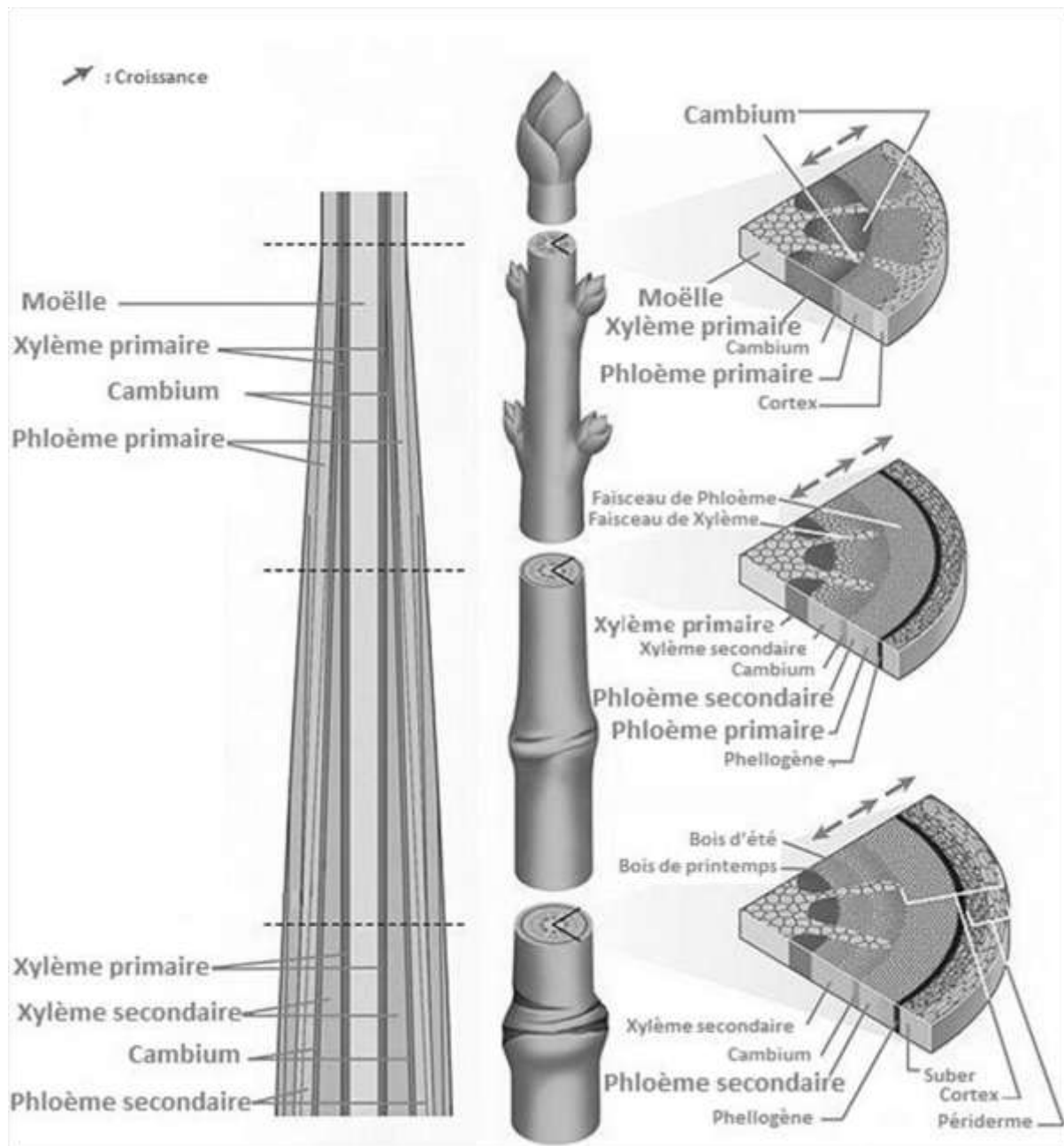


Fig. 2.5 : Organisation transversale des tissus issus de la croissance secondaire dans les axes du système caulinaire chez les plantes supérieures (source : www.wikipedia.com).

2.2.2.e. La croissance secondaire

La croissance secondaire correspond à la mise en place de structures secondaires au sein des axes et des organes. De ce fait, elle en permet l'épaississement. Chez les espèces ligneuses, cette croissance est primordiale pour le maintien de la structure aérienne. Elle résulte de l'activité histogénétique de méristèmes secondaires : le cambium et le phéllogène (Fig. 2.5). Ces derniers se présentent sous la forme de fines assises cellulaires indifférenciées. L'activité de ces méristèmes secondaires témoigne d'une rythmicité complexe (Lachaud, 1999) : ils produisent alternativement des couches de cellules vers le centre (respectivement, xylème secondaire et phelloderme) et vers la périphérie (phloème secondaire et suber). Le cambium est une assise libéro-ligneuse, génératrice des tissus de conduction, xylème secondaire ou bois (vaisseaux conducteurs de la sève brute) et phloème secondaire (sève élaborée). L'activité cambiale est également à l'origine de structures parenchymateuses assurant à la fois la fonction de réserve et de transfert radial (Gaudillère et al., 1992 ; Barnola & Crabbé, 1993). Le phellogène quant à lui, est l'assise subéro-phellodermique, génératrice des tissus de protection, suber et phelloderme constituant l'écorce.

Le xylème secondaire, ou bois, est ainsi constitué de vaisseaux conducteurs, de fibres, de parenchymes verticaux et horizontaux. Sa genèse, dans les climats tempérés, est un processus périodique : au printemps est formé le bois initial, constitué de vaisseaux de taille importante alors qu'en été se forme le bois terminal, plus dense, constitué de nombreux petits vaisseaux. Dès l'entrée en dormance de la plante, la croissance cambiale s'arrête jusqu'au printemps suivant. En coupe transversale, cette périodicité des bois de zones tempérées, est bien visible sous forme de cernes annuels d'accroissement (le bois terminal apparaît généralement de couleur plus sombre que le bois initial).

Le contrôle de l'activité cambiale serait la conséquence des relations hormonales induites par les méristèmes primaires (apex) en croissance (Wareing et al., 1964 ; Aloni, 1987 ; Lachaud, 1989, 1999) et du taux de sucres présent dans les cellules parenchymateuses du xylème secondaire (Lachaud, 1999). Néanmoins, Barnola & Crabbé (1993) ont montré que le cambium possédait un certain degré d'autonomie. En effet, les corrélations existantes entre croissance cambiale et ramification (Barnola & Crabbé, 1993), les variations de diamètres induites par des contraintes mécaniques (vent, etc.) et la fonction de réserve des parenchymes du bois se déroulent quel que soit le niveau de croissance de l'axe (i.e. chez les axes longs ou les axes moyens indépendamment de leur longueur). Enfin, le processus de mise en réserve, qui débute dès le débourrement, représente un processus actif concurrençant la croissance primaire (Gaudillère et al., 1992, Barnola & Crabbé, 1993).

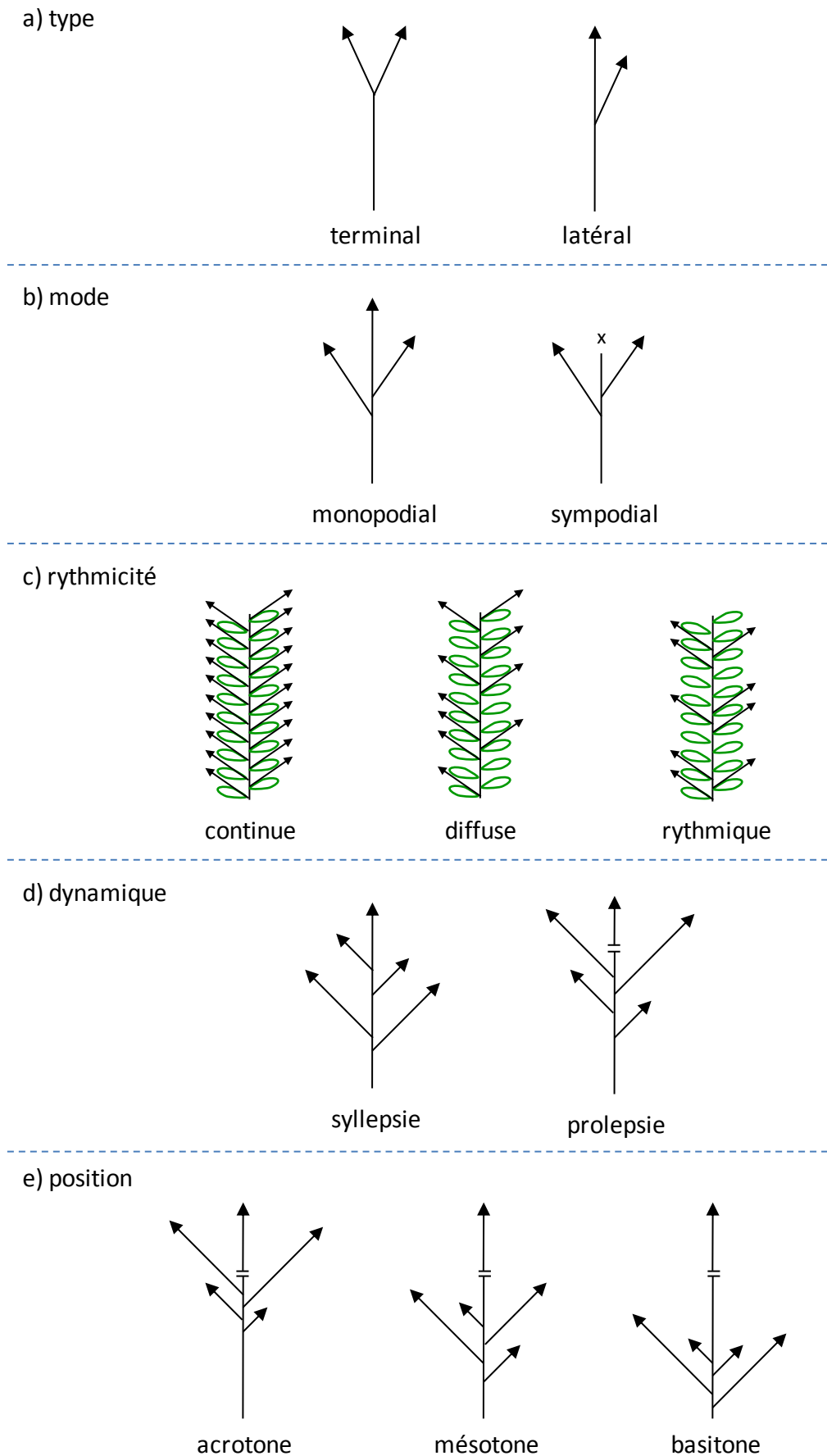


Fig. 2.6: Représentation schématique des caractéristiques de la ramification et de sa répartition le long d'un axe porteur (d'après Caraglio & Barthélémy, 1997).

Ainsi la croissance secondaire joue un rôle dans l'arrêt de croissance d'un axe de part la fonction de "puits" des zones de réserves mises en place (Barnola and Crabbé, 1993; Costes et al., 2000). Les compétitions et les priorités entre processus liés à la croissance primaire et la croissance secondaire sont dynamiques et influencées par les saisons (Lauri et al., 2010). Cependant, l'ordre de priorité entre les différents processus de croissance ainsi que l'évolution d'un stade végétatif à un stade floral sont encore discutés (Lacointe, 2000; Streck & Bongers, 2001; Lauri et al., 2010).

2.2.3 La ramification et son contrôle

La ramification est un mécanisme fondamental de la construction architecturale des végétaux vasculaires. La plupart des végétaux vasculaires présentent une partie aérienne complexe, ramifiée, composée de plusieurs axes reliés entre eux. La ramification correspond selon Bugnon (1980) « à la croissance d'une ou de plusieurs unités morphologiques nouvelles et semblables à l'unité génératrice ». La ramification peut être caractérisée en fonction du mode de division du méristème apical de l'axe porteur, de son mode de croissance (défini ou indéfini) et de la répartition des axes portés sur leur axe porteur (Caraglio et Barthélémy, 1997).

2.2.3.a. *Ramification terminale ou latérale*

Suivant le mode de division du méristème apicale, on distingue la ramification terminale. Le méristème se divise alors en deux au niveau du dôme méristématique (dichotomie) ou plusieurs (polytomie) parties égales ou inégales qui donneront naissance à deux ou plusieurs rameaux (Caraglio et Barthélémy, 1997). La ramification latérale correspond au développement d'un méristème latéral ou axillaire (Fig. 2.6a).

2.2.3.b. *Ramification monopodiale ou sympodiale*

La ramification monopodiale résulte du fonctionnement indéfini du méristème apical de l'axe porteur alors que la ramification sympodiale résulte du fonctionnement défini du méristème apical (Emberger, 1960). Lorsque la ramification est monopodiale, les rameaux latéraux se développent sans qu'il y ait un arrêt définitif du méristème apical de l'axe porteur tandis que dans le cadre de la ramification sympodiale, le méristème terminal de l'axe porteur meurt ou perd sa capacité à croître végétativement et la croissance est assurée par le fonctionnement d'un ou plusieurs méristèmes latéraux qui prendront le relais (Fig. 2.6b).

2.2.3.c. Ramification continue, diffuse ou rythmique

Ces termes ont été introduits par Hallé et Oldeman (1970) pour caractériser l'architecture de l'appareil caulinaire des arbres (Fig. 2.6c). Lorsque la ramification est continue, chaque nœud porte un rameau axillaire. Lorsqu'elle est rythmique les rameaux axillaires sont disposés par étages séparés par des zones où les nœuds ne portent pas de rameaux. Enfin la ramification est dite diffuse lorsque les nœuds ne portent pas tous un rameau latéral et que ces rameaux sont disposés irrégulièrement le long de l'axe porteur.

2.2.3.d. Ramification immédiate ou différée

La ramification immédiate correspond à la croissance du méristème axillaire directement après sa mise en place, alors que le méristème apical poursuit sa croissance (Fig. 2.6d). On parle dans ce cas de ramification sylleptique ou à développement immédiat (Caraglio et Barthélémy, 1997). Néanmoins, chez la plupart des arbres tempérés, la croissance des rameaux axillaires s'effectue après la phase de dormance correspondant au repos hivernal, au cours de la saison de végétation suivante. La ramification est alors qualifiée de ramification proleptique, ou à développement différé. Comme vu précédemment, lors de la croissance de l'axe porteur, l'activité des méristèmes axillaires est inhibée par le méristème apical. Ce phénomène est appelé dominance apicale, inhibition corrélatrice ou paradormance (Champagnat, 1965a ; Hillman, 1984 ; Lang et al., 1987 ; Cline, 1997). Bien que ce phénomène ait été largement étudié depuis de nombreuses années, e.g. les travaux de Charles Darwin sur la croissance des plantes (Darwin, 1880), les mécanismes sous-jacents ne sont pas encore totalement identifiés. Des expériences de décapitation d'apex ont montré le rôle prépondérant des phytohormones. Ainsi l'auxine, synthétisée dans le méristème apical et les jeunes feuilles, inhibe le développement des méristèmes axillaires, tandis que les cytokinines, synthétisées dans tous les tissus et de façon plus importante au niveau des apex racinaires, induiraient le développement de ces méristèmes axillaires (Crabbé et al., 1995 ; Shimizu-Sato, 2001). D'autres phytohormones interviendraient également dans la dominance apicale comme l'acide abscissique (Cline et al. 2006) ou dans l'inhibition de la ramification comme les strigolactones (Gomez-Roldan, 2008 ; Beveridge et al., 2009). Toutefois, les facteurs trophiques affectent l'activité méristématique (Cline et al., 2009) et viennent complexifier l'explication basée sur une simple balance hormonale auxine/cytokinines (Crabbé, 1987). En effet, la syllepsie se manifeste sur les axes dits vigoureux où la concentration d'auxine est élevée. Dans ce dernier cas, l'hypothèse est que ce n'est pas tant la quantité d'auxine produite au niveau de l'apex qui agirait mais davantage les flux d'auxine en relation avec la vitesse de

croissance (Champagnat, 1954, 1965 ; Génard et al. 1994 ; Puntieri et al., 1998 ; Sabatier et al., 1999 ; Barthélémy, 2007).

2.2.3.e. Acrotonie, mésotonie, basitonie

Chez les espèces pérennes, d'autres phénomènes entrent en jeu dans le contrôle de la ramification. En effet, suivant la zone où se développe la ramification sur l'axe porteur, la ramification peut être qualifiée d'acrotonie lorsqu'elle se situe en partie distale de l'axe porteur, mésotonie lorsqu'elle se développe préférentiellement dans la partie médiane et basitonie lorsque le développement s'effectue dans la partie basale. Ce mode de répartition des rameaux est généralement associé à un gradient de vigueur des axes (Bell, 2008). Ainsi, les rameaux les plus développés sont les plus distaux dans le cas de l'acrotonie alors que ce sont les rameaux proximaux dans le cas de la basitonie (Fig. 2.6d). Afin d'interpréter l'organisation acrotonie des rameaux proleptiques chez beaucoup d'espèces pérennes, les notions de contrôle apical et d'épinastie (i.e. tendance des rameaux distaux les plus développés à former des angles d'insertion avec l'axe porteur les plus aigus) ont été introduites (Brown et al., 1967 ; Wilson, 2000 ; Dejong, 2009). Comme pour la dominance apicale, il semblerait que des phytohormones comme l'auxine y exercent un rôle prépondérant (Wilson, 2000).

2.3 Concepts pour la description qualitative de l'architecture

Chez les plantes, la diversité de formes du système caulinaire résulte des différences de morphologie entre organes et des différences dans l'organisation et la construction des éléments constituant la plante (Bell, 2008). Cette organisation, que l'on appelle architecture, résulte de l'activité des méristèmes caulinaires et correspond à l'expression d'un équilibre entre des processus endogènes de croissance et des contraintes extérieures exercées par le milieu (Barthélémy, 1988). Décrire l'architecture d'une plante consiste ainsi à préciser les modalités de sa croissance et de la ramification, la différenciation morphologique des différents axes qui se développent à partir de l'évolution des méristèmes et la position de la sexualité (Hallé et al., 1978). Dans cette partie est abordée l'évolution de l'analyse de l'architecture d'une plante depuis la description qualitative jusqu'aux méthodes de quantification et d'analyse actuelles.

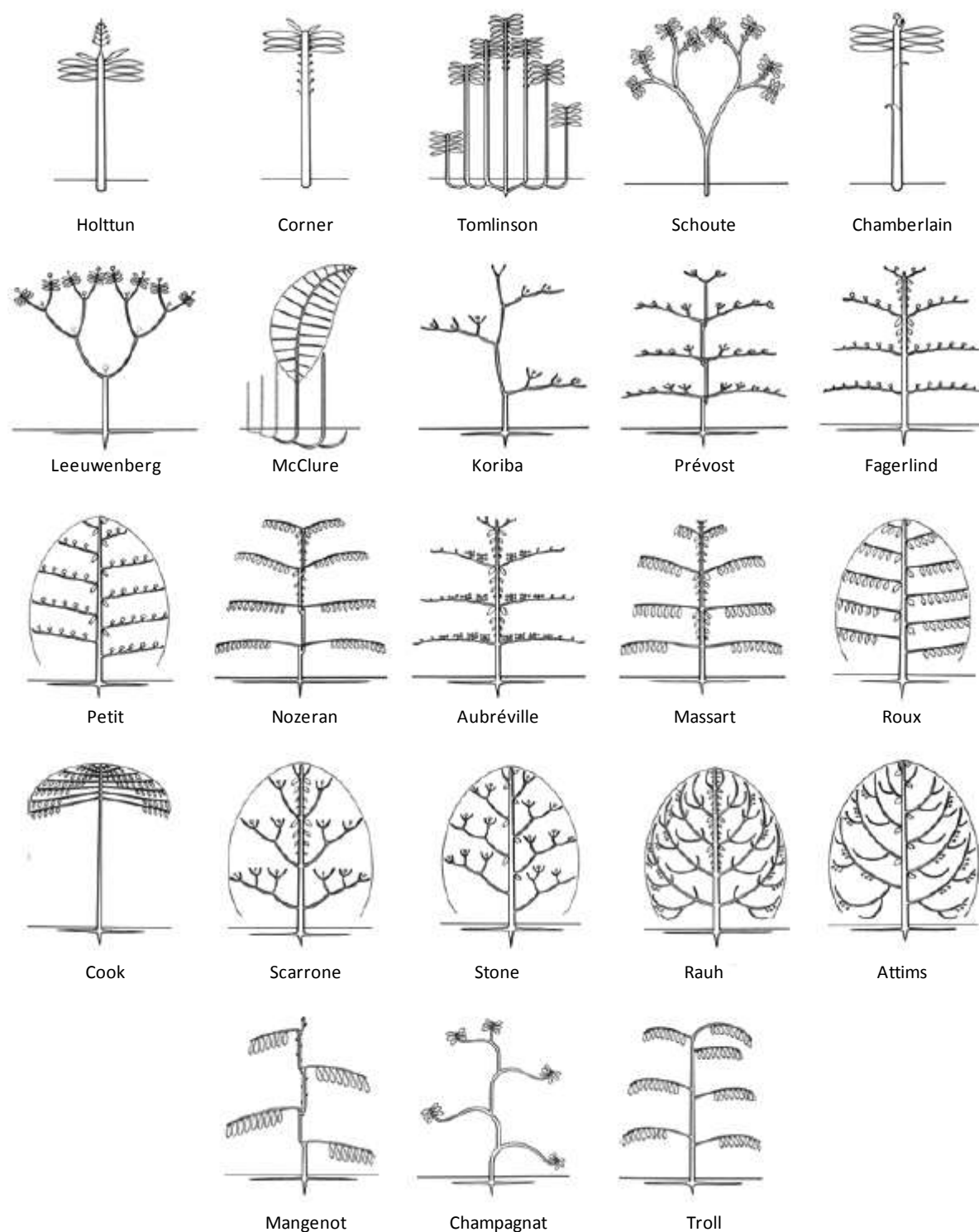


Fig. 2.7 : Représentation schématique des modèles architecturaux, définis par Hallé & Oldeman (1970) et Hallé et al (1978).

2.3.1 Les modèles architecturaux

Les travaux de Hallé et Oldeman (1970) ont mis en évidence l'existence d'un nombre restreint de stratégies d'occupation de l'espace par les plantes. Ces stratégies se caractérisent par des combinaisons particulières de quelques expressions liées au fonctionnement du méristème.

L'observation de l'activité du méristème apical a permis la classification des arbres suivant différents critères morphologiques permettant de différencier les axes du système aérien d'une plante (Hallé et al., 1978 ; Crabbé, 1987 ; Costes et al., 2006a ; Barthélémy & Caraglio, 2007). Ces critères morphologiques (voir précédemment) sont les suivants :

- le nombre d'axes (arbre monoaxial ou polyaxial),
- la direction de la croissance des axes associée à la phyllotaxie (orthotrope si l'axe se développe verticalement ou plagiotrope si le développement est horizontal ou oblique),
- le rythme de croissance (continu ou rythmique),
- le type de ramification (monopodiale ou sympodiale),
- la position de la ramification (acrotone lorsque celle-ci se situe préférentiellement dans la partie distale et basitone lorsqu'elle se situe en région proximale),
- la dynamique de ramification (immédiate ou sylleptique et différée ou proleptique),
- la différenciation sexuelle des méristèmes (méristèmes végétatifs ou florifères),
- le polymorphisme des axes selon leur longueur ou hétéroblastie : rameaux courts (brachyblastes), moyens (mesoblastes) ou longs (auxiblastes).

A partir de ces critères, Hallé et collaborateurs ont classé la plupart des plantes dans des catégories présentant des règles d'édification et des caractéristiques communes : les modèles architecturaux (Hallé et Oldeman, 1970 ; Hallé et al., 1978 ; Hallé, 2004). Cette classification comporte aujourd'hui 24 modèles nommés d'éminents botanistes (Fig. 2.7). La description morphologique, basée sur un nombre limité de caractères architecturaux à l'échelle des axes de la plante, a ainsi permis d'analyser la variabilité architecturale de plantes tropicales et a depuis été étendue à de nombreuses espèces tempérées forestières (Edelin, 1981 ; Caraglio et Edelin, 1990 ; Nicolini, 1997 ; Sabatier et Barthélémy, 1999), et fruitières (Lauri, 1992 ; Costes, 1993 ; Lauri et Térouanne, 1995 ; Costes et al., 2003 ; Solar et Stampar, 2003).

2.3.2 Évolution de l'architecture au cours de la vie de la plante

2.3.2.a. Unité architecturale

Les modèles architecturaux représentent les grandes stratégies de croissance des plantes. Néanmoins, les critères morphologiques utilisés pour la détermination de ces modèles sont trop généraux pour décrire de façon exhaustive l'architecture d'une plante (Barthélémy et Caraglio, 2007). En effet, deux espèces d'arbre appartenant au même modèle architectural peuvent avoir des ports différents si par exemple l'une des espèces développe des branches fines et souples entraînant un port retombant. Ainsi, pour une plante donnée, l'expression spécifique du modèle architectural est appelée « diagramme architectural » (Edelin, 1977) plus tard appelé « unité architecturale » (Barthélémy et al., 1989).

2.3.2.b. Gradient morphogénétique

L'analyse des arbres à des échelles plus détaillées que celle des axes et l'observation des processus répétitifs de construction des arbres ont montré que les caractéristiques morphologiques (taux de préformation/néoformation, polycyclisme, nombre d'entre-nœuds, longueur des entre-nœuds ou des unités de croissance, types de rameaux produits, quantité et répartition des entités portées, etc.) des entités élémentaires mises en place (métamère, unité de croissance, pousse annuelle, axe) évoluent au sein de la structure et au cours de l'ontogenèse de l'arbre. Ces modifications morphologiques s'effectuent de manière continue et graduelle ; elles traduisent l'existence de gradients morphogénétiques propres à l'organisation architecturale d'un végétal (Nozeran et al., 1971 ; Barthélémy & Caraglio, 2007). Afin d'expliquer ces gradients morphogénétiques, plusieurs concepts ont été proposés : programme morphogénétique ou corrélation interne (Nozeran, 1984), état de développement (Gatsuk et al., 1980), âge physiologique ou stade de différenciation des méristèmes (Grubb, 1977 ; Barthélémy et al., 1997). La structure d'une entité élémentaire étant le résultat du fonctionnement d'un méristème, elle exprime l'état de différenciation ou encore l'état physiologique de ce méristème au moment où elle s'est différenciée.

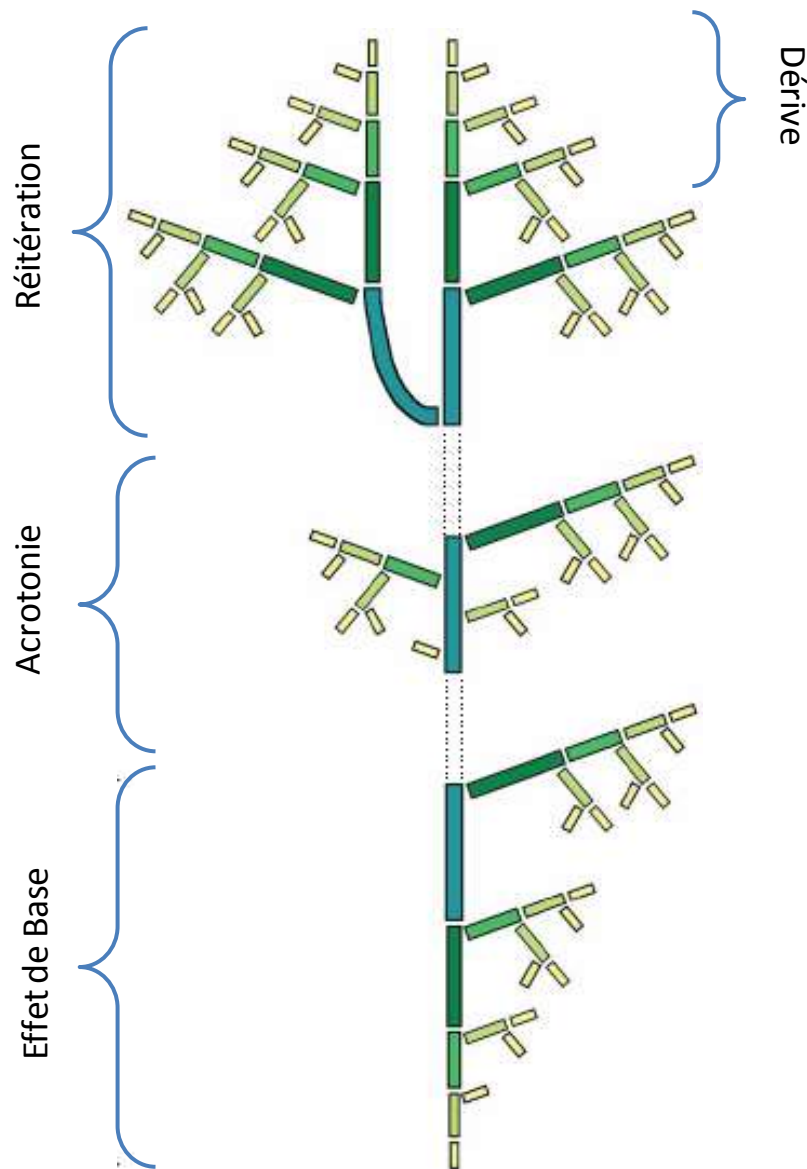


Fig. 2.8. Représentation théorique des gradients morphogénétiques chez les plantes : répartition des différentes entités botaniques d'une plante suivant les différents gradients morphologiques et leur « âge physiologique » (d'après Barthélémy et al., 1997). Chaque rectangle correspond à une entité. Les entités de la même couleur et de même taille possèdent des caractéristiques morphologiques équivalentes et un même âge physiologique.

Ainsi l'analyse d'un grand nombre d'espèces a permis de décrire l'expression de plusieurs gradients morphologiques en fonction du stade de développement de la plante et de l'endroit où ce gradient intervient (Fig. 2.8; De Reffye, 2008) :

- « l'effet de base » correspond à l'augmentation de la longueur des pousses et du développement des rameaux axillaires au cours des premières étapes de développement de la plante (Barczi et al., 1997 ; Barthélémy et al., 1997). L'effet de base peut aussi se caractériser par une augmentation de la taille des métamères (de Reffye et al., 1999).
- « l'ordre de ramification » est défini comme suit : dans un système ramifié, l'axe principal est qualifié d'axe d'ordre 1 et les axes latéraux portés par cet axe principal d'axes d'ordre 2 et ainsi de suite. L'effet de l'ordre de ramification se traduit le plus souvent par une diminution de la croissance des pousses constitutives entre le tronc et les axes d'ordre de ramification plus élevé (De Reffye et al., 1991; Costes et al., 1995 ; Barthélémy et al., 1997).
- « la répartition des rameaux » sur l'axe porteur avec par exemple un développement plus important des axes en position distale dans le cas de l'acrotonie, ainsi que la répartition des axes suivant l'orientation de l'axe porteur (Barthélémy et al., 1997).
- « la dérive » correspond à la diminution progressive de la longueur des pousses et du nombre de ramifications axillaires (Caraglio & Edelin, 1990 ; De Reffye et al., 1991 ; Costes et al., 1995 ; Nicolini, 1998).

Au cours de la ramification, les rameaux axillaires sont soumis à ces gradients morphogénétiques et sont moins développés que leur axe porteur. Cependant, il arrive parfois qu'un méristème axillaire produise un rameau de vigueur comparable ou plus importante que celle de l'axe porteur. On parle alors de réitération.

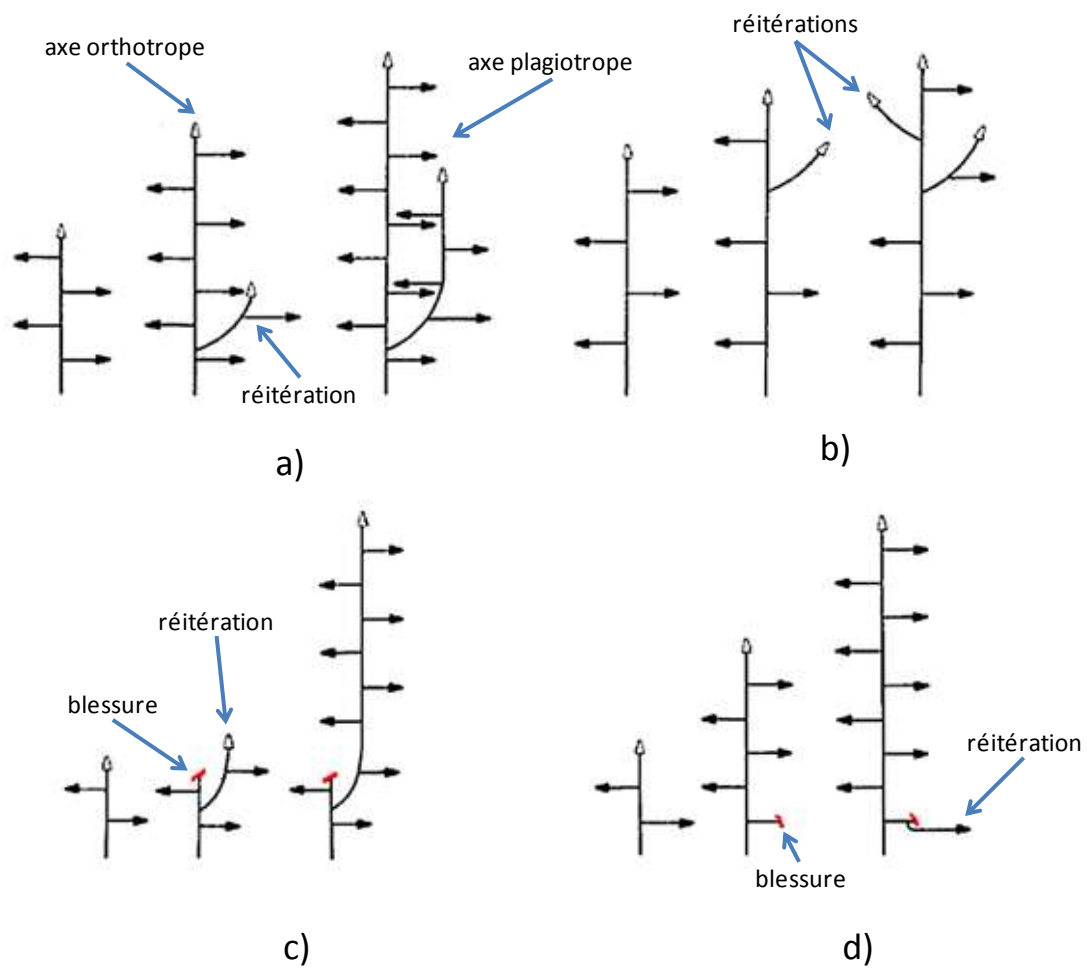


Fig. 2.9 : Représentation schématique des différents types de réitérations : réitération adaptative à partir a) d'un bourgeon latent (réitération proleptique) b) de la dédifférentiation d'un axe existant ; c) réitération traumatique ; d) réitération partielle (d'après Bell, 2008).

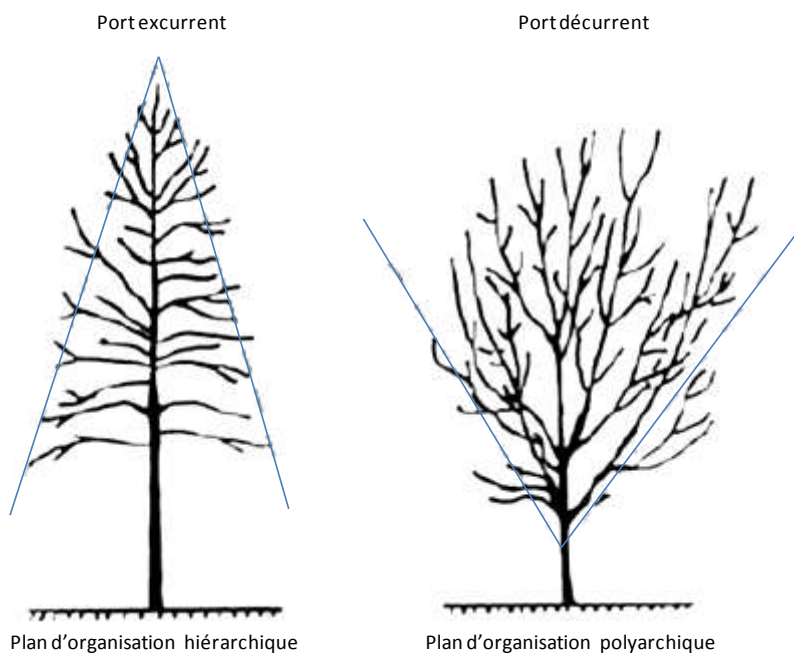


Fig. 2.10 : Schéma des deux principaux plans d'organisation traduisant deux ports de l'arbre différents (d'après Crabbé, 2000).

2.3.2.c. Réitération

Le concept de réitération a été établi par Oldeman (1974), pour décrire le processus d'apparition de complexes ramifiés, en des localisations impossibles à envisager à partir de la seule connaissance du modèle architectural (Fig. 2.9).

Ce mode de ramification conduit à la duplication de l'unité architecturale (réitération totale) ou d'une partie de cette unité (réitération partielle). Ce processus peut être : 1) adaptatif lorsqu'il correspond au développement « normal » de l'arbre, et intervient à partir d'un certain seuil de différenciation (Edelin, 1977). Il détermine la mise en place de la cime des arbres ; 2) traumatique lorsqu'il survient suite à la suppression accidentelle ou volontaire (taille) du méristème apical ou de la partie distale de l'axe. Les nouveaux axes ramifiés mis en place résultent alors du développement de bourgeons latents. Comme la ramification, le processus de réitération peut être immédiat ou différé suite à une période de dormance du bourgeon.

2.3.2.d. Organisation hiérarchique des axes - plan d'organisation

Le concept de « plan d'organisation » a été proposé pour rendre compte de la hiérarchisation entre les axes principaux et leurs rameaux latéraux. Cette hiérarchisation peut évoluer au cours de la vie de la plante (Edelin, 1991). On distingue ainsi les structures hiérarchiques des structures polyarchiques caractérisées par une absence de hiérarchie dans le système ramifié.

Les notions d'excurrence et de décurrence ont été introduites chez les arbres forestiers pour intégrer le phénomène de contrôle apical dans l'organisation spatiale de l'arbre (Brown et al., 1967). L'excurrence caractérise des arbres dont l'axe principal est bien différencié des rameaux latéraux qu'il porte, alors que la décurrence décrit des arbres dont l'axe principal a produit des branches latérales relativement vigoureuses si bien qu'il n'est quasiment plus identifiable (Fig. 2.10).

2.4 Le pommier

2.4.1 Origine du pommier domestique

Le pommier appartient à l'ordre des Rosales, famille des Rosacées, sous-famille des Maloideae et au genre *Malus*. La délimitation du nombre d'espèces au sein du genre *Malus* est problématique. Entre 8 et 78 principales espèces sont reconnues, selon les approches taxonomiques (Robinson et al., 2001 ; Luby, 2003). Ces espèces sont groupées en sections (*Malus*, *Sorbomalus*, *Eriobolus*, *Docyniopsis*, et *Chloromeles*) et séries comme *Malus* et *Baccata* qui composent la section *Malus* (Luby, 2003).

La domestication du pommier s'est effectuée il y a plusieurs millénaires. Des preuves archéologiques datant du Néolithique montrant la collecte des pommes sauvages ont été trouvées dans plusieurs régions d'Europe ainsi que des preuves de culture en Israël sur des sites datant de plus de 3 000 ans (Juniper et al., 1999, Juniper & Mabberley, 2006). Le pommier cultivé est un complexe hybride interspécifique, que l'on dénomme *Malus x domestica* Borkh. (Korban et Skirvin, 1984) ou *Malus pumila* Mill. (Mabberley et al., 2001). *Malus x domestica* Borkh. a été décrite par Borkhausen en 1803 comme un hybride dérivé de *Malus sylvestris* Mill., *Malus dasyphyllus* Borkh., et *Malus praecox* Borkh. (Korban et Skirvin, 1984). Selon Vavilov (1930), le pommier cultivé serait originaire du Caucase et d'Asie Mineure. Récemment, des études génétiques par marquage moléculaire (Harris et al., 2002) ont montré que *Malus siversii* (Ledeb.) M. Roem. était une espèce clé dans l'origine du pommier cultivé (Luby, 2003). En effet, l'analyse des ADN chloroplastiques et ribosomiques a permis de constituer un arbre phylogénétique montrant que le pommier cultivé est très proche des variétés sauvages de *Malus siversii* endémiques de la région du Tian Shan, à la frontière sud-est du Kazakhstan avec la Chine et le Kirghizistan (Juniper et al., 1999 ; Dzhangaliev, 2002 ; Juniper & Mabberley, 2006 ; Peix, 2010).

Selon les paléobotanistes, les ancêtres du pommier ont migré d'Amérique du Nord jusqu'en Asie entre la fin du Crétacé et l'Ere Tertiaire, il y a plus de 50 millions d'années (Juniper, 2006). Ces arbres présentant de petits fruits ont ensuite été disséminés depuis la Chine vers le Tian Shan vraisemblablement grâce aux oiseaux. C'est dans cette région montagneuse relativement isolée que des herbivores, comme l'ours du Tian Shan, ont réalisé une sélection des pommiers présentant les fruits les plus gros et les plus sucrés. Ainsi, lorsque cette région fut occupée par l'homme au Néolithique, l'évolution précoce du pommier sauvage était probablement déjà accomplie (Juniper & Mabberley, 2006). L'homme a petit à petit propagé ces variétés sauvages grâce aux échanges commerciaux, le Tian Shan faisant partie des régions traversées par les routes de la soie. La propagation de variétés de pommier

présentant le plus d'intérêts a été favorisée par la découverte de techniques de multiplication végétative comme le greffage, il y a plus de 4000 ans (Morgan, 2002 ; Mudge, 2009). On dénombrait aujourd'hui plus de 7000 cultivars de pommier (Way et al., 1990). Ragan (1905) en dénombrait déjà plusieurs milliers dans sa nomenclature. Par ailleurs, une douzaine de cultivars est largement représentée dans la production mondiale (Janick et al., 1996).

2.4.2 Importance économique

Le pommier est une espèce fruitière cultivée dans le Monde entier, la pomme étant l'une des quatre plus grandes cultures fruitières avec la banane, le raisin et les agrumes (FAO 2008). La production mondiale est de plus de 69,5 millions de tonnes, dont 29,8 millions de tonnes en Chine, premier producteur mondial, qui a multiplié par 2 sa production en 10 ans (FAO 2008). En Europe, la production est de 12,3 millions de tonnes en 2008 avec pour principaux pays producteurs : la Pologne (2,8 millions de tonnes), l'Italie (2,2 millions de tonnes) et la France (1,9 millions de tonnes ; FAO, 2008). En France, la pomme représente la deuxième production fruitière après la vigne, avec 52 200 ha cultivés, les zones de production étant principalement le bassin Rhône Méditerranée, le bassin Val de Loire et le Bassin Grand Sud-Ouest (Trillot et al., 2002). 'Golden Delicious' (>40 %), 'Gala' (10 %) et 'Granny Smith' (10 %) sont les variétés les plus répandues en France (Trillot, 2002). Dans le Monde, les variétés cultivées dominantes sont les variétés unicolores jaune, rouge et verte de type 'Golden Delicious', 'Delicious Rouges', 'Granny Smith', mais les variétés bicolores de type 'Gala', 'Fuji', 'Braeburn', 'Jonagold' et 'Cripps Pink' sont de plus en plus appréciées (O'Rourke, 2003).

2.4.3 Biologie et caractéristiques architecturales

Le pommier est une plante pérenne à feuilles caduques dont le cycle annuel de croissance se caractérise par une période active de croissance qui s'étale du débourrement jusqu'à la chute des feuilles et le repos hivernal. La durée de la période de croissance varie en fonction des conditions environnementales et des cultivars (Hauagge et Cummins, 1991a ; 1991b ; Labushagné et al., 2002). Le pommier est caractérisé par une rythmicité de croissance intra-annuelle avec un ou plusieurs cycles de croissance continue formant à chaque cycle une unité de croissance (Costes & Lauri, 1995).

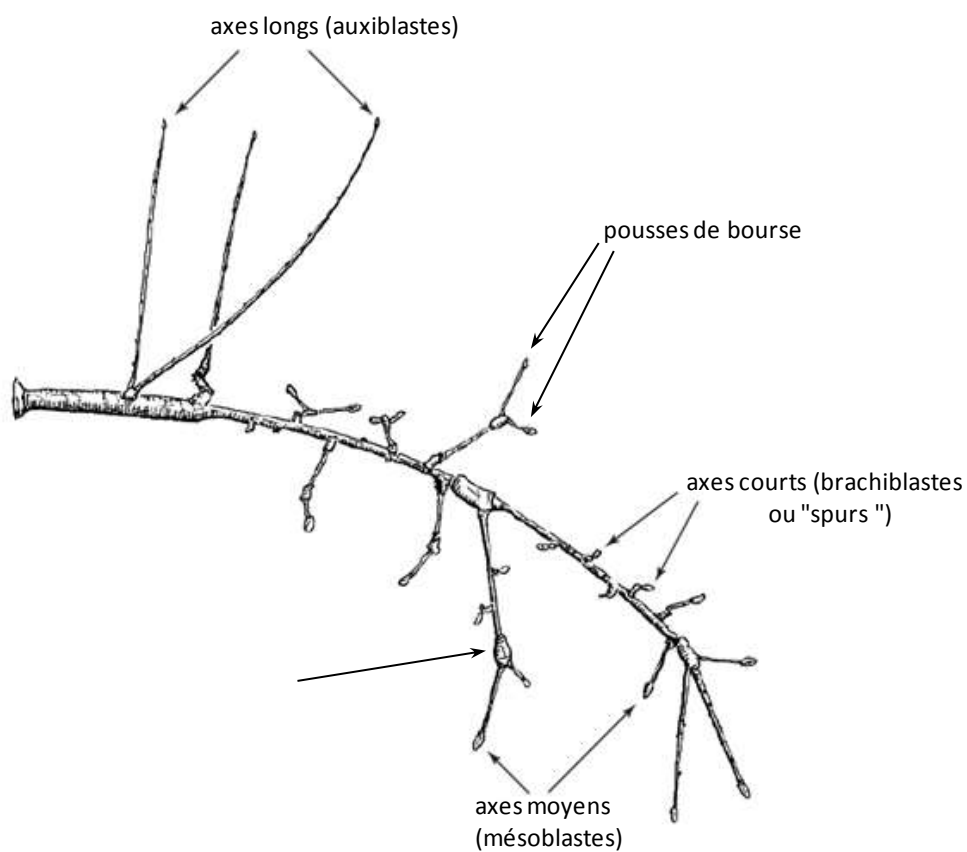


Fig. 2.11 : Dessin d'une branche fruitière illustrant l'hétéroblastie des axes chez le pommier (d'après Lespinasse 1977).

La croissance du pommier, lorsqu'il est issu de semis, comporte plusieurs phases successives (Crabbé, 1987). 1) La phase juvénile est assez longue (de 4 à 8 ans) et se caractérise par un développement exclusivement végétatif (Crabbé, 1987 ; Pratt, 1990). Le nombre de méristèmes caulinaires actifs est faible et le développement racinaire est important. Cette phase juvénile marquée par l'absence de floraison se caractérise par différentes caractéristiques morphologiques : présence d'épines et de broussins, forte vigueur du développement végétatif, et absence de floraison. La durée de cette phase est variable suivant les génotypes et les conditions culturales. Sa durée est fortement raccourcie par le greffage, le délai de première mise à fruits n'excédant alors pas 2 ou 3 ans (Lockard et Schneider, 1981 ; Janick et al., 1996). 2) La phase adulte ou mature correspond à la période où la floraison apparaît. Le nombre de sites de croissance s'accroît ainsi que la capacité d'assimilation du carbone (Crabbé, 1987). 3) Enfin, la phase de sénescence correspond au vieillissement de l'arbre. Cette phase est rarement observée en vergers de production.

2.4.3.a. Caractéristiques du système végétatif

Les méristèmes caulinaires apicaux émettent des feuilles selon une phyllotaxie alterne spiralée, d'angle variant de $3/8$ à $4/5$ (Abbott, 1984 ; Pratt, 1990). La feuille du pommier est caduque, simple, entière, et dentée sur les bords. Deux stipules sont présentes à la base du pétiole. Le pommier présente une hétéroblastie au sein de la structure caulinare (Fig. 2.11). Trois catégories de pousses peuvent être décrites : 1) les pousses courtes ou brachyblastes appelées également "spurs" composées uniquement de métamères préformés, 2) les pousses moyennes ou "brindilles" et 3) les pousses longues, composées d'une partie préformée généralement suivie d'une partie néoformée. Le nombre de métamères préformés au sein d'un bourgeon s'élevant à environ 10 selon Rivals (1965), peut varier selon la position du bourgeon le long d'un axe ou au sein de la structure caulinare (Costes et al., 2003). Sur plusieurs cycle de végétation qu'ils soient intra ou interannuels, la succession de ces différentes pousses constitue également un polymorphisme des axes puisque l'on peut distinguer au sein de la structure caulinare des axes courts composés uniquement d'unités de croissance courtes et dont la taille est inférieure à 5 cm, des axes moyens dont la taille est comprise entre 6 et 20 cm et des axes longs dont une au moins des unités de croissance a une longueur supérieure à 20 cm (Lauri & Térouanne, 1995 ; Costes et al., 2006a). Tous les axes de la structure caulinare sont orthotropes. La croissance de ces axes est monopodiale lors de la phase juvénile de l'arbre (Crabbé, 1987). La ramification peut être sylleptique ou proleptique.

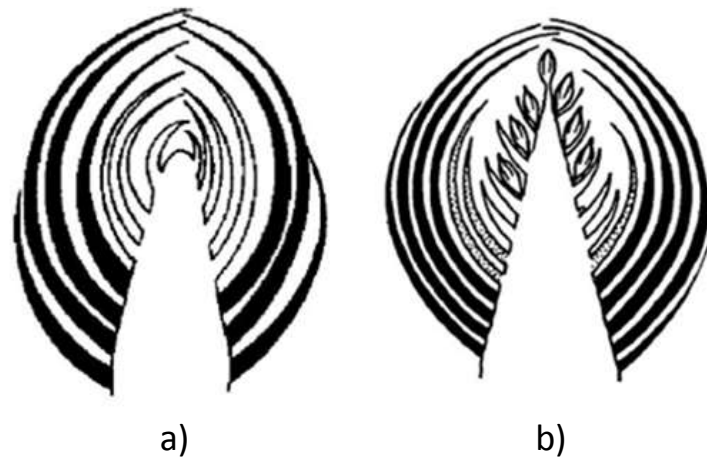


Fig. 2.12 : Schéma d'une coupe transversale de bourgeon de pommier : a) végétatif et b) inflorescentiel (d'après Abbott, 1984).

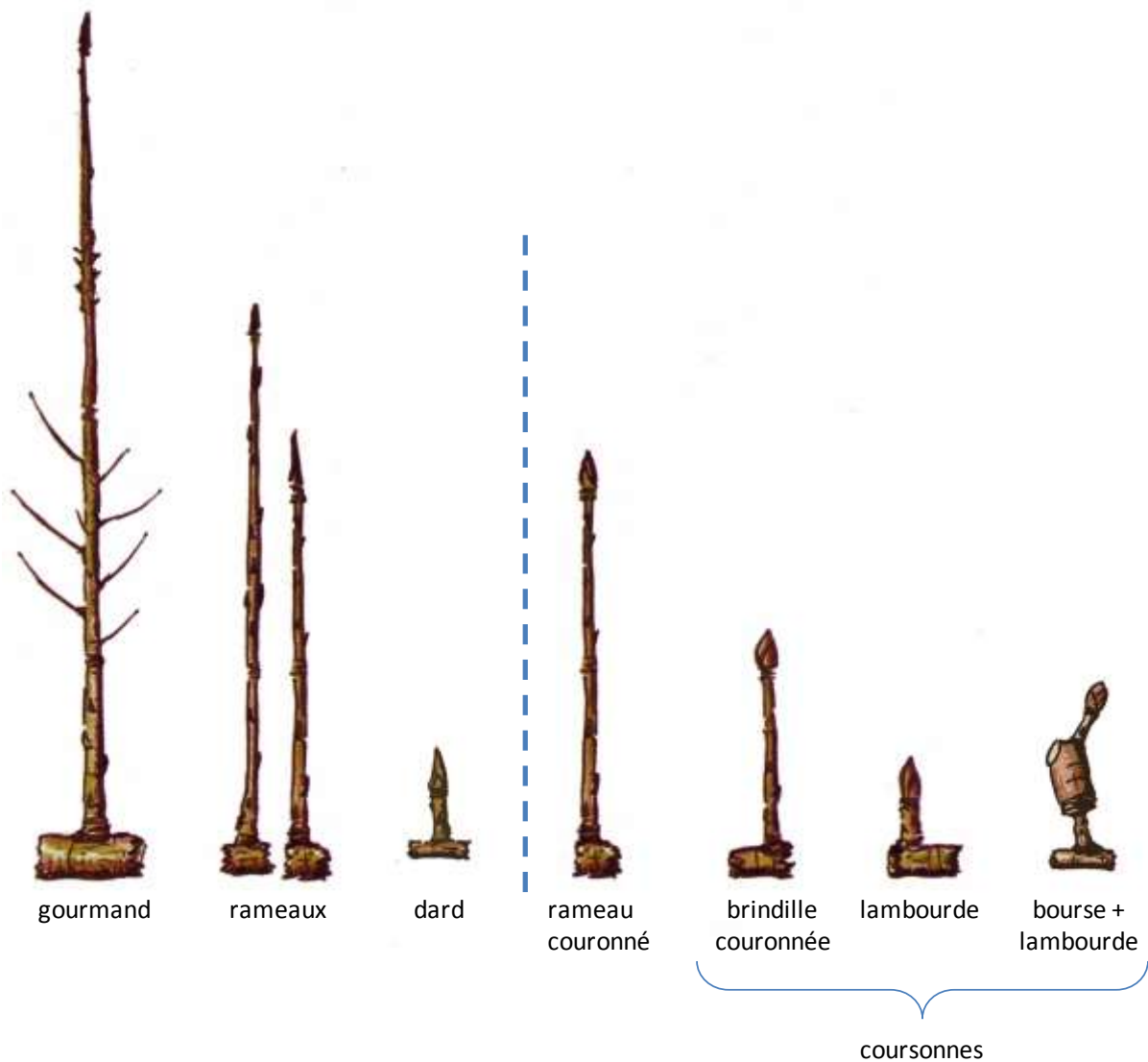


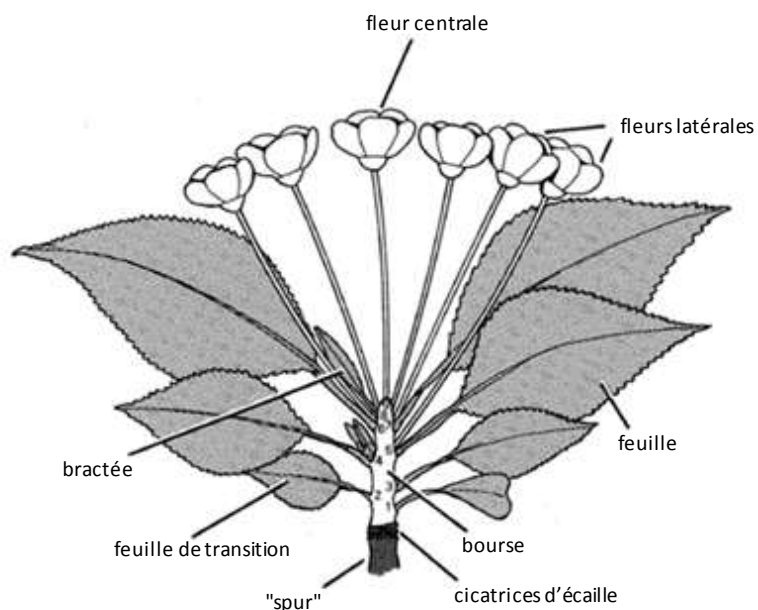
Fig. 2.13 : Typologie des rameaux de pommier selon la terminologie horticole, en fonction du caractère végétatif (partie gauche) ou inflorescentiel (partie droite) du bourgeon terminal (d'après Lauri et al., 2005 ; dessins de JM Lespinnasse).

La syllepsie caractérise les premiers stades de développement au cours desquels la croissance est la plus importante (Costes et al., 2003) et se manifeste plutôt de façon mésotone. Tandis que la ramification proleptique, qui a lieu tout au long du développement de l'arbre, est principalement acrotone (Champagnat, 1983 ; Crabbé, 1987 ; Cook et al., 1998).

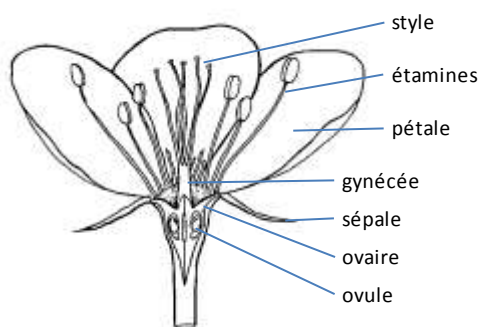
2.4.3.b. Caractéristiques florales

La floraison résulte d'une différenciation des méristèmes apicaux au sein des bourgeons en méristèmes inflorescentiels (Crabbé, 1987). L'induction florale se produit généralement lorsqu'un nombre minimum de nœuds sont mis en place au sein du bourgeon (Luckwill, 1970). Ainsi deux types de bourgeons se distinguent dans la structure caulinare : les bourgeons inflorescentiels ou bourgeons floraux et les bourgeons végétatifs (Fig. 2.12). Les bourgeons inflorescentiels débourent en général un peu plus tôt que les bourgeons végétatifs et produisent une inflorescence qui peut ultérieurement porter des fruits. À partir du caractère végétatif ou inflorescentiel du bourgeon terminal, différents types d'axes sont définis chez le pommier (Fig. 2.13) En effet on distingue les structures purements végétatives (latents, dards, brindilles, gourmands) des structures florifères (lambourde, brindille couronnée, bourse, coursonne). Parmi, les structures florifères, la coursonne, qui est caractérisée par une ou plusieurs pousses courtes présentant des caractéristiques florifères (e.g. bourse, ou présentant un bourgeon terminal inflorescentiel, voir Lauri et al., 2005), représente la structure primordiale de la fructification et ses caractéristiques de retour à fruit sont recherchées.

L'inflorescence est composée de deux parties : une partie proximale végétative suivie par une partie florale (Fig. 2.14a)). La zone proximale qui présente à sa base plusieurs cicatrices dues aux écailles du bourgeon floral, est composée de deux à trois feuilles à longues stipules, dites « feuilles de transition », suivies de deux à huit feuilles à limbe développé et de quelques bractées (Abbott 1960, 1970 ; Fulford 1966a, 1966b ; Pratt, 1988). Cette partie végétative, qui forme l'axe de l'inflorescence, est également appelée bourse. Des méristèmes axillaires, végétatifs, peuvent être présents à l'aisselle des feuilles proximales. Les fleurs constituent un corymbe à floraison centrifuge (Pratt, 1988) et sont généralement au nombre de 6 (Abbott, 1984). Une grande variabilité de taille, du nombre et de couleur des pétales (blanc à rose foncé) a également été observée (Morgan, 2002). La fleur du pommier est composée de 5 sépales, 5 pétales, 20 étamines, et un gynécée comportant 5 styles soudés à leur base (Fig. 2.14b). L'ovaire comprend 5 carpelles infères soudés renfermant chacun 2 ovules (Pratt, 1988).



a)



b)

Fig. 2.14 : Structures florales du pommier : a) schéma d'une inflorescence de la variété 'Cox' (d'après Abbott, 1984) ; b) coupe transversale d'une fleur (d'après Pratt, 1988).

La pollinisation est entomophile avec comme principal pollinisateur l'abeille domestique (Trillot, 2002). Après fécondation, l'ovaire et les tissus soudés qui l'entourent (base des anthères, pétales et sépales) forment le fruit composite charnu.

Le développement d'un fruit après fécondation est appelée nouaison. La floraison marque l'arrêt du fonctionnement du méristème inflorescentiel. Néanmoins, les méristèmes axillaires situés à l'aisselle de certaines feuilles proximales des bourses, peuvent se développer immédiatement après l'épanouissement de l'inflorescence pour former un axe feuillé sympodial, appelé « pousse de bourse » (Crabbé et Escobedo-Alvarez, 1991). Ces pousses de bourses présentent une partie préformée au sein du bourgeon floral (Pratt, 1988 ; Lauri et Térouanne, 1995 ; Mehri et Crabbé, 2002). Certaines inflorescences ne développent aucune pousse de bourse et perdent ainsi leur capacité à se développer : ce phénomène, appelé extinction, a été bien décrit chez le pommier (Lauri et al., 1995, 1997). Ainsi, la floraison entraîne une sympodisation de la croissance du système caulinaire, la pousse de bourse correspondant au relais sympodial de l'axe présentant une inflorescence terminale.

La succession d'une phase juvénile puis d'une phase marquée par la présence de la sexualité confère au pommier une architecture évoluant d'un modèle initial de Rauh vers un modèle de Scarrone puisque l'axe principal peut lui aussi porter une inflorescence en position terminale (Lauri et Térouanne, 1995 ; Lauri, 1999). D'autres modifications de l'architecture du pommier sont également observées au cours de la transition juvénile-adulte : i) L'organisation de la ramification, hiérarchique durant la phase juvénile, devient polyarchique au cours de la phase adulte (Lauri et al., 1995 ; Costes et al., 2006a). Cette évolution résulte notamment de phénomènes comme la sympodisation mais aussi de réactions gravimorphiques ainsi que du développement de complexes réitérés. Les réactions gravimorphiques correspondent au développement de rameaux vigoureux, appelés "gourmands", au sommet des courbures des axes longs ayant ployés sous le poids des fruits (Lakhoua et Crabbé, 1975 ; Crabbé et Lakhoua, 1978). ii) La ramification sylleptique tend à disparaître au cours de la phase adulte. iii) La croissance diminue de façon exponentielle au cours du développement du pommier. Cette diminution concerne à la fois le nombre de feuilles émises par les bourgeons et la longueur finale des pousses (Costes et al., 2003, Lauri et al., 2006). iv) la densité de ramification diminue, i.e. disparition progressive des rameaux latéraux situés en position médiane sur leur unité de croissance porteuse (Renton et al., 2006).

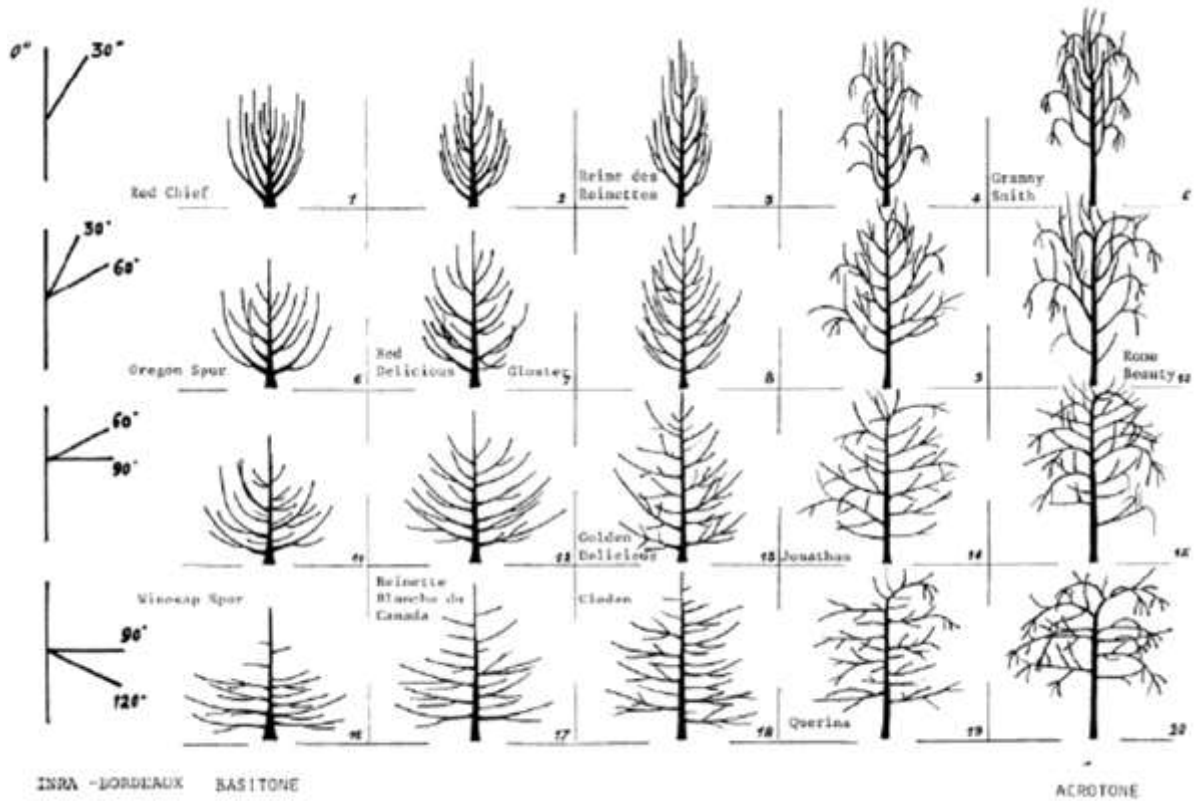


Fig. 2.15 : Classification des variétés de pommier en fonction de l'angle d'ouverture des branches de leur position le long du tronc (d'après Lespinnasse & Delort, 1986).

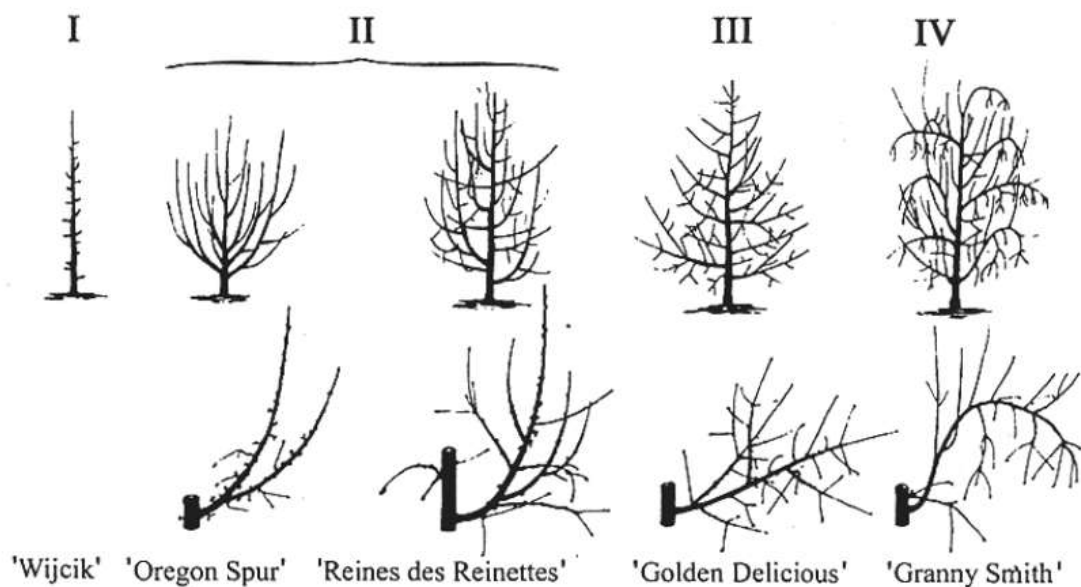


Fig. 2.16 : Typologie simplifiée des cultivars de pommier en 4 classes (d'après Lespinnasse & Delort, 1986).

2.4.4 Variabilité architecturale

Les différentes caractéristiques architecturales du pommier évoquées ci-avant présentent néanmoins une variabilité en fonction du cultivar considéré mais également en fonction des pratiques culturales utilisées, comme le greffage, la taille, l'apport d'engrais ou l'irrigation.

2.4.4.a. Variabilité entre cultivars

Les nombreux cultivars de pommier présentent des caractéristiques architecturales spécifiques dont l'hétérogénéité est importante au sein de l'espèce *Malus x domestica*. Aussi, plusieurs classifications ont été proposées afin de regrouper ces cultivars en types architecturaux sur la base de critères qualitatifs. Historiquement, la première classification de cultivars de pommier a été proposée en France par Bernhard (1961) sur les critères de port de l'arbre et de position de la ramification. 4 types de fructification (type I à IV) ont été définis : du type I portant des fruits sur des « spurs » sur vieux bois uniquement au type IV où la fructification n'apparaît que sur les brindilles couronnées, le port de l'arbre variant du port dressé au port retombant. Lespinasse et collaborateurs (Lespinasse 1977 ; Lespinasse et Delort, 1986) ont par la suite intégré d'autres critères à cette classification : l'organisation de la ramification le long du tronc et l'angle d'insertion des branches. Ainsi, les variétés de type I présentent une organisation basitane alors que celles du type IV une organisation acrotone (Fig. 2.15).

Par la suite Lespinasse (1992) proposa d'inclure les cultivars de type "spur" dans le type II afin de restreindre le type I aux seuls cultivars présentant un port dit "colonnaire" (produit principalement par les programmes de sélection anglo-saxons ; Tobbut, 1985). Ainsi les différents idéotypes sont (Fig. 2.16) : 1) Le type I ou 'colonnaire' décrit les cultivars colonnaires constitués d'un axe unique dépourvu de ramifications longues et où les fruits sont portés par des axes courts (exemples de cultivars : 'Wijcik', 'Telamon'). 2) Le type II ou 'spur' caractérise des variétés à port érigé, basitane, dont les branches charpentières ont des angles d'insertion relativement fermés, et qui présentent une fructification proche du tronc localisée sur des rameaux courts latéraux portés par du vieux bois (cultivars : 'Oregon Spur Delicious', 'Reine des Reinettes'). 3) Le type III définit les variétés qui présentent un port ouvert, une ramification nombreuse avec des angles d'insertion de 60 à 90° et une mise à fruit qui s'éloigne progressivement du centre de l'arbre. La fructification est située en position terminale et latérale sur des axes longs âgés de 1 à 3 ans et non sur des branches charpentières (cultivars : 'Braeburn', 'Ariane', 'Golden Delicious', 'Jonagold', 'Melrose').

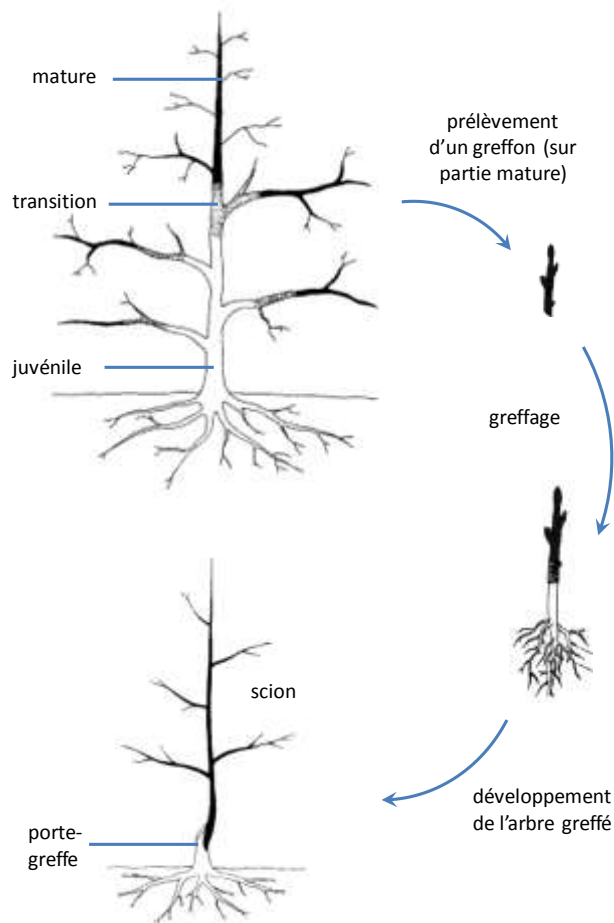


Fig. 2.17 : Illustration de la pratique du greffage (d'après Webster & Wertheim, 2003 ; Mudge et al. 2009)

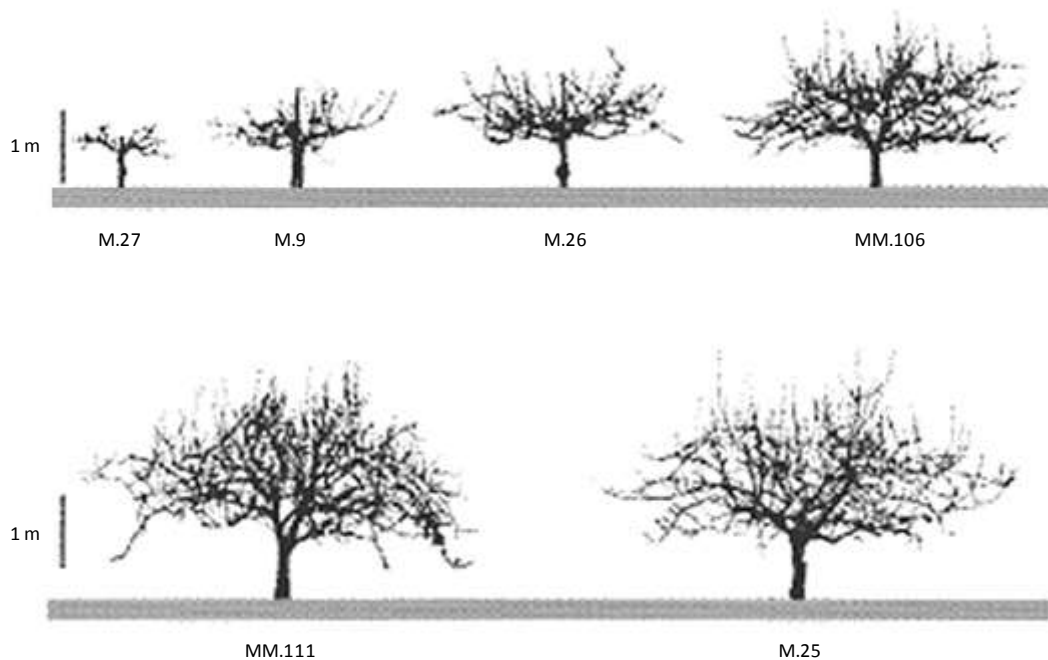


Fig. 2.18: Effet du porte-greffe sur le volume de l'arbre. Silhouettes de pommier de la variété 'Cox's Orange Pippin' greffé sur une gamme de porte-greffes séries "Malling" et "Malling-merton" montrant l'effet de ces derniers sur le développement du scion au bout de plusieurs années (d'après Webster & Wertheim, 2003).

4) Enfin, les variétés du type IV sont caractérisées par un port retombant et une ramification acrotone. La fructification est majoritairement située en position terminale sur des axes de 1 an, ce qui a pour conséquence une arcure naturelle (cultivars : 'Fuji', 'Granny Smith', 'Red Winter'). D'autres critères caractérisant la fructification comme la régularité de production, l'alternance, et l'extinction ont été également reliés à cette classification : les types I et II présentent une forte alternance alors que les types III et IV sont plutôt réguliers (Lauri et al., 1995). Néanmoins, des exceptions existent comme 'Fuji' qui appartient au type IV mais qui est une variété fortement alternante (Lauri et al., 1995, 1997).

2.4.4.b. Effets des pratiques culturales

Le greffage est une pratique qui consiste en l'assemblage d'un porte-greffe et d'un greffon prélevé sur un pied « mère » mature (Fig. 17). Cette technique de propagation végétative, originaire vraisemblablement de Mésopotamie il y a plusieurs milliers d'années (Juniper & Mabberley, 2006), permet d'associer les caractères d'un porte-greffe, comme la rusticité et la résistance aux maladies telluriques, avec les avantages agronomiques d'un greffon comme la qualité des fruits (Crabbé, 1984 ; Mudge, 2009). Les pommiers cultivés sont aujourd'hui tous greffés. Les porte-greffes nanisants issus des recherches effectuées à la station de recherche East Malling en Angleterre (porte-greffes "Malling series") sont aujourd'hui parmi les plus utilisés (M.9 ou "Pommier Paradis Jaune de Metz" et M.7). Le volume des arbres, ainsi que leur longévité, dépendent à la fois du génotype du greffon et de celui du porte-greffe (Pratt, 1990, voir Fig. 18). Les porte-greffes dits « nanisants » agissent sur le volume de l'arbre et la durée de la période juvénile (Lockard & Schneider, 1981 ; Weswood, 1993) avec un délai de première mise à fruits plus rapide, généralement de 2 ou 3 ans. La durée de production d'un pommier cultivé en verger intensif, greffé sur porte-greffe semi-nanifiant, est de l'ordre de 20 à 25 ans. Outre le greffage qui induit une variabilité intra-spécifique au niveau des caractères exprimés par le greffon, d'autres pratiques culturales comme la taille, l'apport d'engrais ou l'irrigation limitent ou exacerbent l'expression des caractéristiques des cultivars. La plasticité qui en résulte est alors liée à la capacité d'adaptation de chaque cultivar aux conditions environnementales. Je ne m'intéresserai par la suite qu'aux seules pratiques culturales liées à la taille, qui représentent mon axe principal de travail.

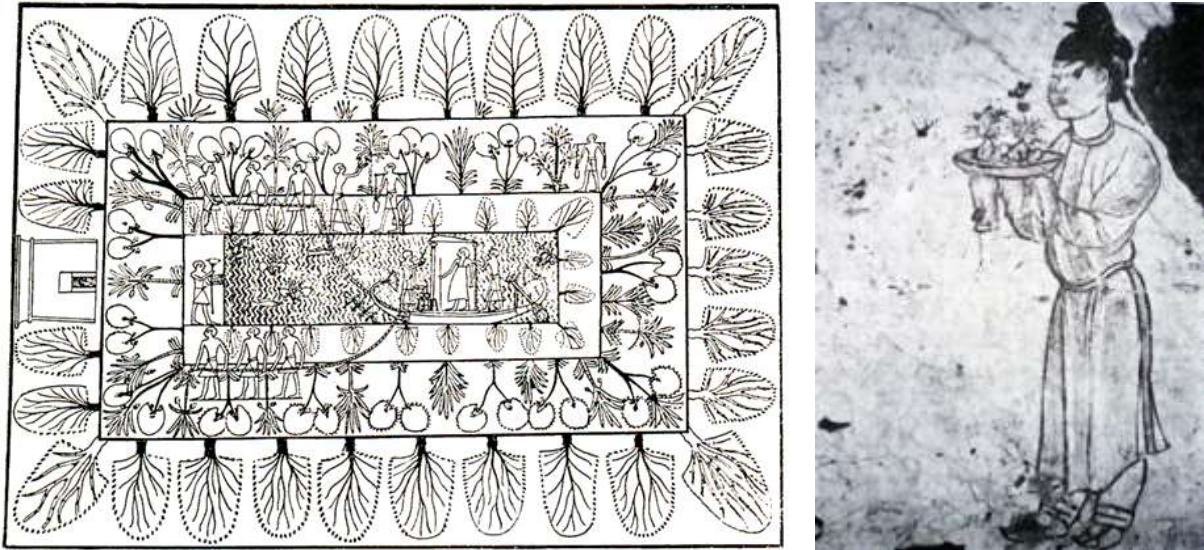


Fig. 2.19: À gauche : Représentation graphique d'une fresque égyptienne présentant la structuration d'un jardin autour d'un bassin d'eau. Origine : tombe de Rekhmire à Thèbes (ca. 1450 av.J.C.) (d'après Singer et al., 1954). À droite : Peinture murale présentant un jeune homme portant une poterie avec des arbres fruitiers miniatures taillés de façon « penjing ». Origine : tombe du Zhang Huai tomb, Dynastie Tang (706 ap. J.C.); source: www.wikipédia.com



Fig. 2.20 : À gauche, illustration du « *Ruralium commodorum opus* » présentant l'élague d'un arbre fruitier (source : <http://gallica.bnf.fr/>). À droite, peinture présentant un jardin fruitier (source : De Crescens, 1965).

2.5 La taille et la conduite du pommier

La taille est une opération culturale qui consiste à enlever une partie du système aérien ou du système racinaire d'une plante. En arboriculture fruitière, la taille est cruciale pour contraindre l'arbre dans un espace restreint et maintenir l'équilibre entre la croissance végétative et la croissance fructifère. La taille, dès lors qu'elle permet de contraindre la croissance de l'arbre dans l'espace est un élément clé du mode de conduite. Dans de nombreux ouvrages, la taille englobe non seulement des opérations de coupe et/ou de suppression d'une partie de l'arbre, tiges ou racines, mais également les opérations d'arcure (opération qui consiste à courber les branches afin de pénaliser la croissance végétative et de favoriser la fructification), d'incision (opération qui consiste à entailler l'écorce et le liber afin de limiter l'apport de sève à certains bourgeons ou à provoquer le grossissement du tronc), de cassures... Nous préférons ici le terme « conduite » qui regroupe l'ensemble de ces techniques mais également les opérations de préparation du terrain, de palissage, d'irrigation... De même, les types de taille, largement décrits dans la littérature horticole, se réfèrent à des modes de conduite particuliers (ex. : taille « Guyot » et taille en « Cordon de Royat » en viticulture).

2.5.1 Bref historique

La taille des arbres fruitiers est vraisemblablement apparue dès la plus haute antiquité (Janick 2002, 2003, 2007a) suite à leur domestication, au même titre que des techniques permettant la multiplication végétative ou la greffe (Mudge, 2009). Les bases de l'horticulture ont été inventées au Néolithique et les avancées techniques ont été florissantes dans la région du « croissant fertile » comme en témoignent des fresques mésopotamiennes (Janick, 2002) et égyptienne (Fig. 19). Certains ouvrages, e.g. l'Ancien Testament, font également référence à la taille pour certaines cultures fruitières comme la viticulture (Janick, 2007b). La culture du pommier et les techniques utilisées sont également mentionnées dans l'Odyssée d'Homère (Morgan, 2002). De même, des techniques de taille assez poussées étaient pratiquées pour réduire la taille des arbres, appelés "penjing", (les premières illustrations datent de la Dynastie des Tang (618 – 907 ap.J.C.), voir Fig. 19) afin de pouvoir les cultiver en pot. Cette technique est à l'origine de la culture du Bonzaï au Japon (Faust, 1989).

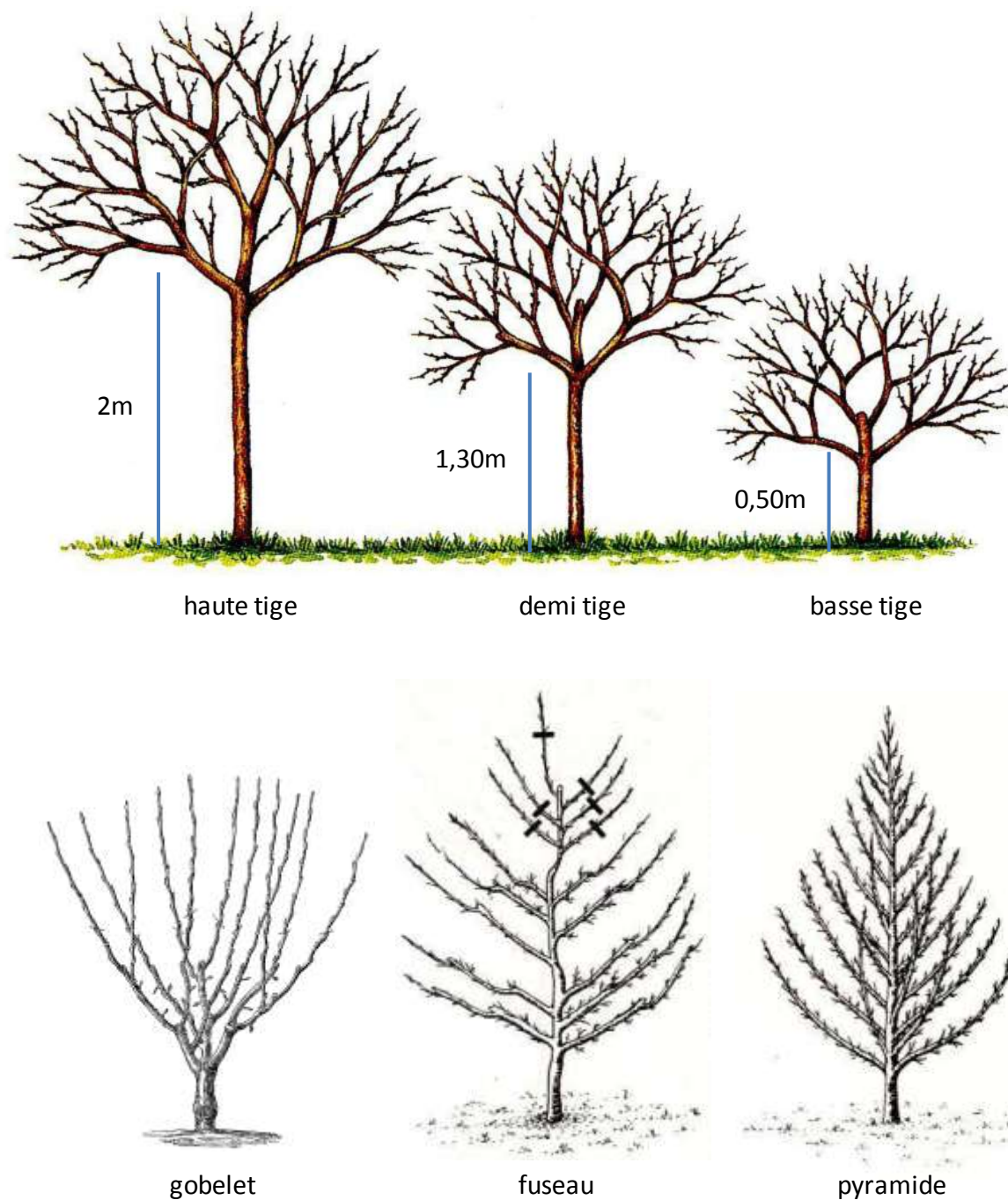


Fig. 2.21 : Exemples de formes non palissées (en haut, d'après Prat, 2003 ; dessins de J Bordier ; en bas à gauche : d'après Hardy, 1884 ; au centre et à droite : d'après Guingois, 1982).

Les techniques furent ensuite propagées dans le monde Grec suite aux conquêtes moyenne-orientales d'Alexandre le Grand et à l'intérêt grandissant des scientifiques pour la botanique comme en témoignent les travaux d'Aristote (384 - 322 av. J.-C.) ou de Théophraste (372 - 287 av. J.C.). Par la suite, ces travaux furent complétés par les scientifiques romains épris de botanique et d'agriculture comme Caton (234 – 149 av. J.C.), Varron (116 – 27 av. J.C.), Pline (23 – 79 ap. J.C.) et Columelle (1^{er} Siècle) (pour une revue sur l'histoire de l'horticulture, voir Janick, 2010). En France, la culture des arbres fruitiers s'est propagée suivant deux types de verger (Beccaletto, 2010) : 1) la conduite « plein vent » avec le pré-verger, associant une prairie et une plantation extensive, à large espacement, d'arbres fruitiers conduits en « haute-tige », et le verger agreste où les arbres fruitiers délimitaient les parcelles de culture ou de pâturage ; 2) Le jardin fruitier. La culture en jardin a été propagée par les communautés ecclésiastiques dès le début du Moyen âge. Une liste de variétés potagères et fruitières fut même édictée sous Charlemagne et répertoriée dans le « Capitulaire de Villis ». Les arbres étaient alors conduits de façon libre, i.e. sans vraiment d'interventions de taille en dehors d'un nettoyage des branches mortes, ou encore d'un élagage permettant le passage de « l'air pur » dans le jardin. Certains traités d'agriculture de cette époque comme le « *Ruralium commodorum opus* » de Pietro de Crescenzi, qui réunissent les connaissances agronomiques de l'époque l'illustrent très bien (Fig. 20; De Crescens, 2005). Par la suite, les arbres fruitiers étaient conduits selon des hauteurs (basse tige, demi-tige et haute tige) et des formes (gobelet, vase, fuseau ou pyramide) variables (Fig. 21). D'autres méthodes de conduites, plus complexes, sont apparues par la suite comme la taille en espalier, où l'arbre est contraint à se développer accolé un mur ou une palissade (Fig. 22). A partir du Grand Siècle (XVII^e Siècle), les techniques s'améliorent, l'arbre est intégré petit à petit dans l'espace. La technique des espaliers est améliorée par l'utilisation d'un palissage (Legendre, 1651) ou de « châssis de bois » (Bonnefond, 1651). L'évolution des techniques de taille est détaillée dans l'ouvrage « *Des fruits et des hommes* » de l'historien Florent Quellier (2003). La taille répondait alors à des objectifs esthétiques et architecturaux, l'arbre devant être « beau ». Ainsi La Quintinie (1690), jardinier en Chef de Louis XIV, dans son ouvrage « *Instruction pour les jardins fruitiers et potagers* » définit les objectifs de la taille ainsi :

« On taille pour deux raisons ; la première pour disposer les arbres à donner de plus beaux fruits ; et la seconde pour les rendre en tout temps plus agréables à la vue qu'ils ne seraient s'ils n'étaient pas taillés. [...] Tailler est ôter sagement à un arbre avec la serpe ou la scie les branches qui lui nuisent, ou lui sont inutiles, et raccourcir sagement celles qu'on y laisse, pour faire un arbre qui soit beau et qui fasse de beaux et bons fruit ». La Quintinie (1690)

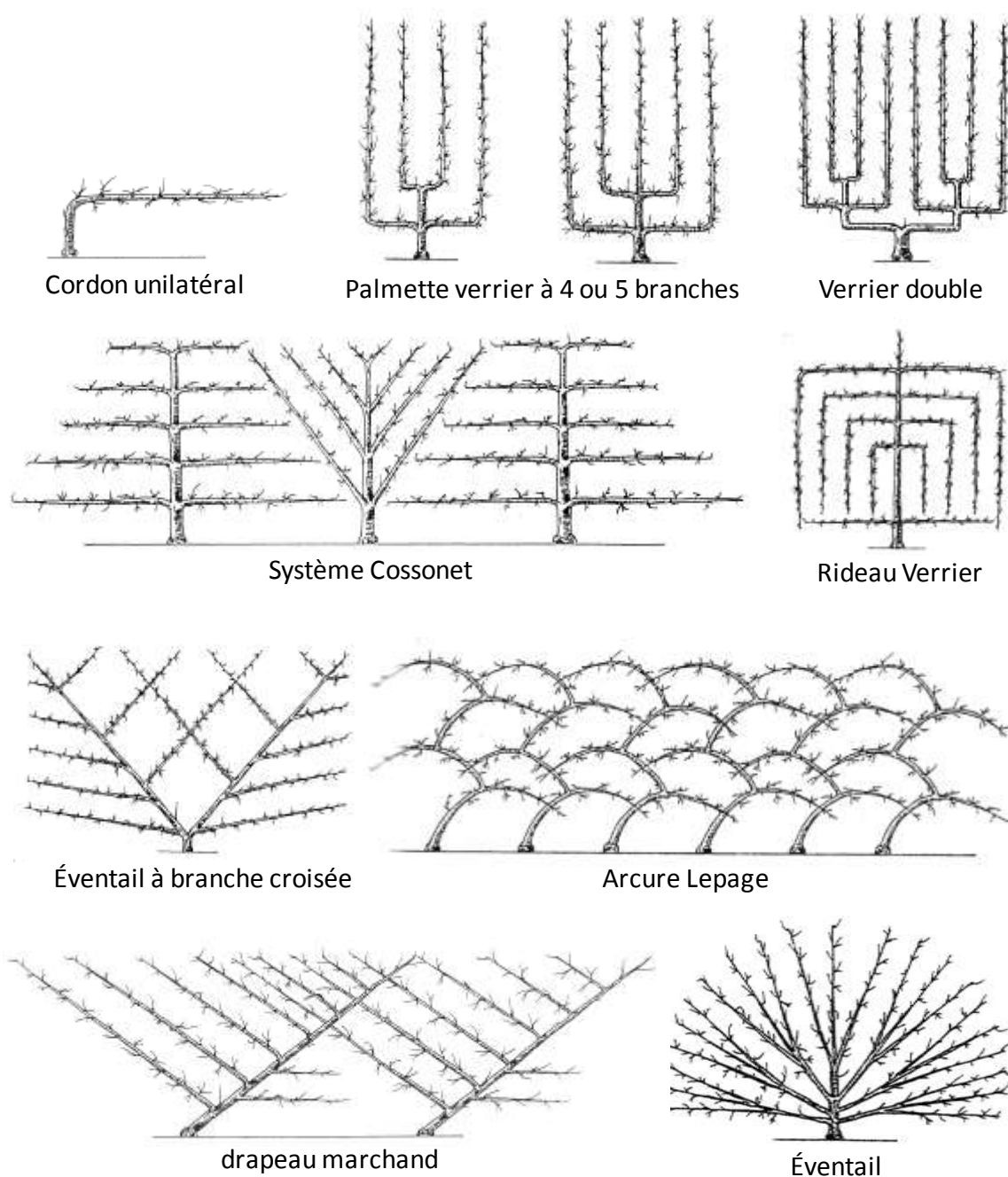


Fig. 2.22 : Exemples de formes fruitières palissées (d'après Beccalotto, 2010).

Les arbres fruitiers sont alors conduits sous de nouvelles formes comme « l'éventail » ou « la palmette oblique », toujours présentes au Potager du Roi, verger du Château de Versailles, créé à cette époque. Plus tard, avec l'invention de la tréfilerie, au cours de la révolution industrielle du XVIIIe siècle, le palissage se complexifiera et de nouvelles formes fruitières seront inventées comme les palmettes obliques, palmettes Verrier et drapeaux marchands. On en dénombre aujourd'hui plusieurs centaines (Beccaletto, 2010, voir Fig. 2.22). De nombreuses connaissances scientifiques et techniques sont développées à partir du XVIIe Siècle sur l'arbre fruitier (e.g. gestion du microclimat par la présence d'un mur ; circulation de la sève et détermination des périodes de taille), débouchant notamment sur la prise en compte des étapes de croissance de l'arbre pour une meilleure répartition des périodes et des types de taille. Ainsi, deux types de taille sont envisagés dans la conduite de l'arbre : la taille de formation et la taille de fructification (Quellier, 2000). La *taille de formation* correspond à la mise en place de l'architecture de l'arbre contraint dans un mode de conduite particulier. Elle est appliquée pendant plusieurs années jusqu'à l'obtention de la structure voulue (certaines formes fruitières demandent plus d'une dizaine d'années de formation). L'objectif de la taille de formation est de favoriser la croissance végétative de l'arbre tout en limitant la production fructifère afin de ne pas pénaliser la création de la forme fruitière désirée. Dès lors que la charpente de l'arbre est solide, que les branches charpentières sont bien constituées et bien organisées dans l'espace, la taille de formation est remplacée par une *taille de fructification* qui vise à favoriser le développement de structures fructifères (lambourdes, et coursonnes) tout en limitant la croissance végétative de l'arbre. La taille fructifère sera par la suite appelée taille « trigemme » (bien qu'une taille « polygemme » existe également mais moins utilisée) et sera privilégiée dans la grande majorité des modes de conduite Champagnat (1954). Le système taille de formation / taille de fructification perdurera jusqu'à la deuxième moitié du XXe Siècle.

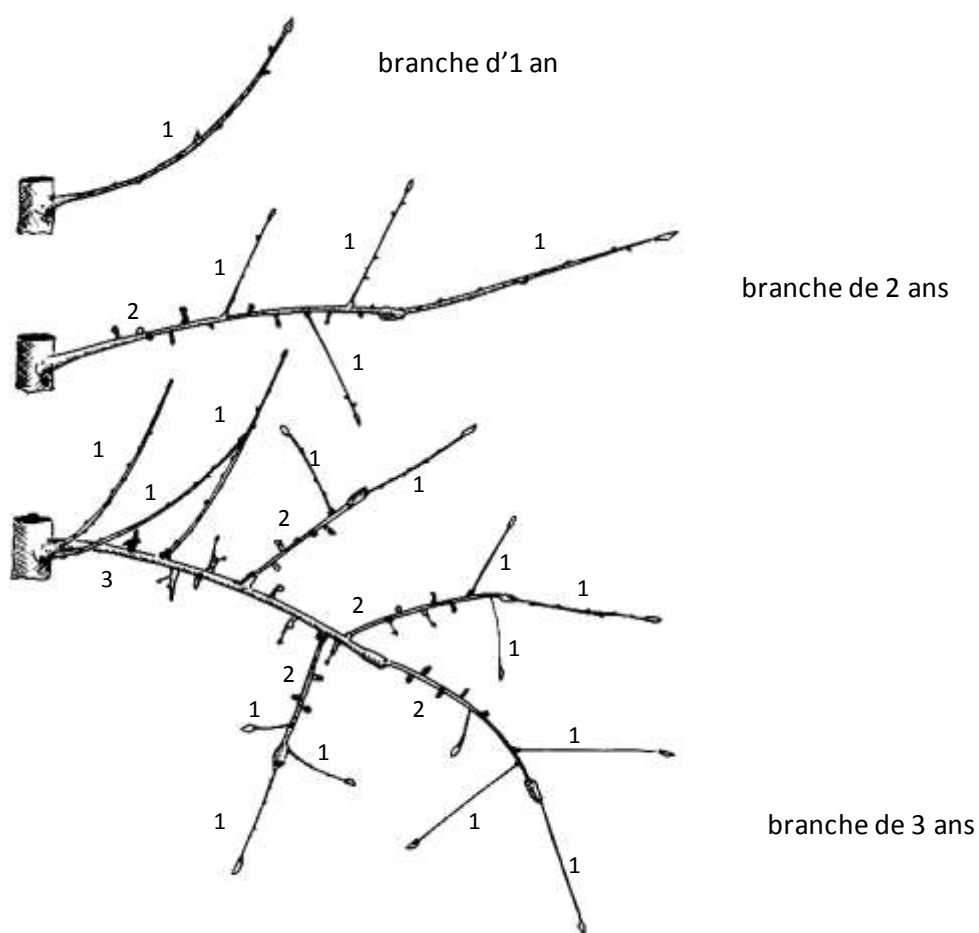


Fig. 2.23 : Évolution d'une branche de pommier. Les chiffres présents à côtés des axes renseignent l'âge des pousses annuelles (d'après Lespinasse, 1980).

2.5.2 Évolution récente des modes de conduite

La dernière phase de l'évolution des modes de conduite commence avec un point de rupture opéré au lendemain de la seconde guerre mondiale (Lauri, 2011). Le besoin d'augmentation des rendements a poussé à l'intensification des vergers passant de densités de 70 à 100 arbres par hectare à des densités de 1000 à 6000 arbres par hectare (Robinson, 2003). Cette intensification a été possible grâce à l'utilisation de porte-greffes nanisants ou semi-nanisants (e.g. porte-greffes « série Malling ») et de systèmes de palissage palliant à la faible robustesse des arbres. Un des objectifs visés a été d'accélérer l'entrée en fructification qui arrive aujourd'hui dès la 2^{ème} ou 3^{ème} année après la plantation. Toutefois, l'intensification des vergers, en réduisant la hauteur des arbres par l'usage des porte-greffes nanisants ou par la taille induit un vieillissement rapide des branches fruitières (Lepinasse et Delort, 1986). En parallèle, de nombreux travaux de recherche ont été menés sur l'organisation architecturale de l'arbre, avec ses lois propres de croissance, ramification et fructification (Lauri, 2002). A partir de travaux expérimentaux émanant de recherches effectuées à l'INRA, de nouveaux modes de conduite basés sur des formes fruitières exploitant les potentialités naturelles de l'arbre (au contraire de formes fruitières de type gobelet, vase ou espalier) ont vu le jour. L'accent est mis sur la compréhension plus fine du fonctionnement biologique de l'arbre et de ses réactions aux manipulations. Un travail fondamental d'adéquation entre les caractéristiques physiologiques de l'espèce et du cultivar et les méthodes de conduite a ainsi été réalisé (Lauri, 2011). Les méthodes de taille de formation et de fructification ont alors été remises en cause, du fait que le schéma formation/fructification exige des coûts importants de main-d'œuvre, retarde grandement la mise à fruit, et ne résout pas les problèmes d'alternance de production (Bernhard, 1961). Dans les années 1970, les travaux de Lepinasse et collaborateurs (Lepinasse, 1970; 1977), basés sur les travaux décrivant la variabilité architecturale des variétés de pommier (Bernhard, 1961), ont montré l'intérêt agronomique de suivre le développement naturel de l'arbre en évitant de lui imposer une forme trop contraignante. Le mode de conduite préconisé alors était l'axe vertical, qui consiste à former un arbre avec un tronc vertical sur lequel partent des branches charpentières horizontales dans sa partie basale. Ces différentes charpentières (tronc et branches) portent les branches fruitières. Alors que dans les modes de conduite antérieurs, les organes fructifères étaient maintenus par la taille de fructification (taille courte sur des rameaux vieillissant), Lepinasse préconisa la taille de renouvellement. A son origine se trouve l'observation de trois zones d'équilibre entre fructification et croissance végétative (Fig. 2.23), où la branche change d'orientation suite au fléchissement naturel dû aux fructifications successives.

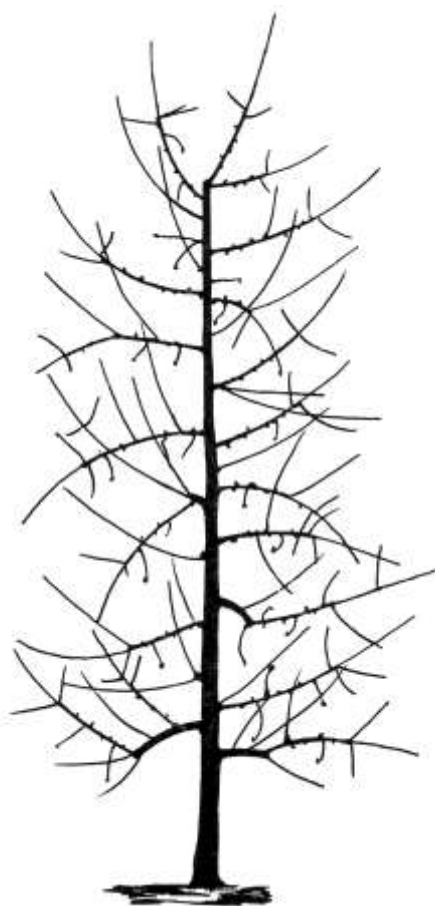


Fig. 2.24 : Dessin présentant l'axe vertical (source : Lespinasse, 1980).

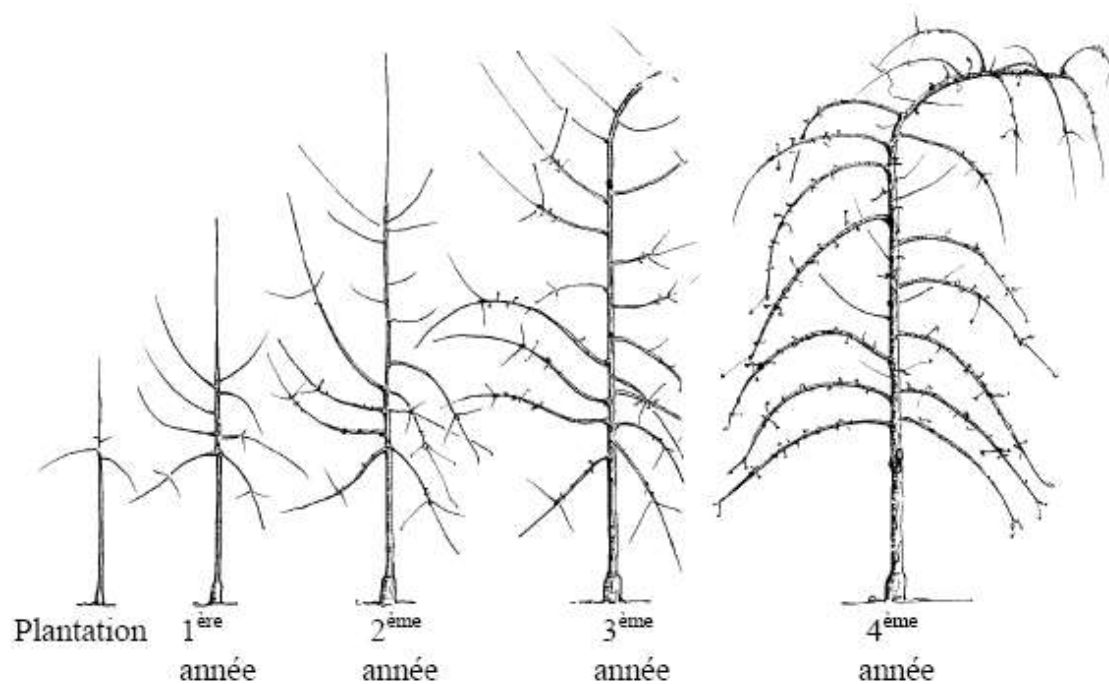


Fig. 2.25 : Mise en place du mode de conduite en Solaxe (Lauri et Lespinasse, 2000)

La taille de renouvellement consiste à supprimer les branches lorsqu'elles se sont affaïssées, un axe vigoureux est alors conservé au niveau de l'arcure et lorsqu'il fructifie, la partie affaïssée est supprimée (Lespinasse 1980). L'axe vertical s'inspire de certains types d'arbres, tels que 'Reine des Reinettes' et 'Golden Delicious', où la branche est naturellement renouvelée par un complexe réitéré situé dans sa partie proximale. L'axe vertical qui tend vers la forme naturelle de l'arbre facilite la taille et augmente le rendement (Lespinasse, 1980). Il a remplacé palmette et drapeau marchand dans le Val de Loire et gobelet et plein vents dans le Sud de la France (Lavoisier et al., 1995 ; Bouzigues et al., 1995 ; Hugbourg et al., 1995). Le renouvellement des branches fruitières s'effectue dès qu'elles commencent à vieillir et devenir retombantes (Lespinasse, 1977; 1980). Néanmoins, la vigueur de l'axe principal et le renouvellement systématique des branches fruitières peuvent avoir des effets négatifs sur la régularité et la qualité de la fructification (Lauri et Lespinasse, 2000). D'autres modes de conduite comme le solen ont été expérimentés dans les années 1980. Le solen, expérimenté par Lespinasse et collaborateurs (Lespinasse, 1989), est une forme palissée avec un tronc d'1 à 1,5 mètre sur lequel prennent naissance deux charpentières horizontales palissées d'où partent des branches fruitières qui ploient sous le poids des fruits. Ce mode de conduite bien adapté aux vergers dits piétons n'a, malgré une entrée en production assez rapide, pas été très utilisé par les professionnels à cause du faible rendement induit par des arbres de très faible volume. Toutefois, en améliorant la conduite de la branche fruitière, par l'arcure notamment, le solen a permis l'amélioration de l'axe vertical en solaxe (Fig. 2.25). Ce mode de conduite mis au point à partir de 1990 par Lespinasse et collaborateurs, consiste en un axe vertical où les charpentières sont conduites en arcures ainsi que l'extrémité de l'axe principal. Le renouvellement de la branche fruitière est remplacé par la branche fruitière libre (soit une branche fruitière qui se développe librement d'année en année sans être raccourcie). Les branches fruitières érigées sont arquées si l'arcure n'a pas lieu naturellement suite à la mise à fruit des bourgeons terminaux (Lespinasse, 1996; Lauri et Lespinasse, 2000). Ainsi, le mode de conduite solaxe tente de reproduire le comportement naturel des cultivars à port retombant (type IV) comme 'Granny Smith' et déporte la fructification dans la partie distale des axes, en périphérie de l'arbre. Pour autant, cette évolution vers la notion de branche fruitière libre n'a pas résolu le problème d'alternance de production chez certaines variétés. D'autres travaux de recherche et d'expérimentations spécifiques à ce problème ont été menés depuis 1995 par un collectif rassemblant des chercheurs et des techniciens, travaillant avec les producteurs, le groupe MAFCOT (Maîtrise de la fructification – Concepts et Technique).



Fig. 2.26 : Schéma du principe de la conduite centrifuge : les axes présents au centre de l'arbre sont supprimés afin de créer un puits de lumière et les coursonnes mal positionnées également (d'après Lauri et al., 2005 ; dessin de JM Lespinasse).

Dès la fin des années 1990, la conduite centrifuge a été proposée. Cette dernière vise le contrôle des points de fructification (idéalement à la périphérie de l'arbre, sur les bourgeons terminaux des rameaux fructifères) tout en favorisant la pénétration de la lumière dans l'arbre. Ainsi, la conduite centrifuge consiste à laisser l'arbre en croissance libre pendant les premières années qui suivent la plantation, avec suppression des branches basses au-dessous d'un mètre. Les branches fruitières ne sont ni raccourcies ni simplifiées. Pour limiter les inflorescences en surnombre sur ces rameaux (en général au-dessus de 6 fruits/cm² de section de branche libre), les bourgeons floraux, situés sur les parties basales, sont éliminés manuellement. Cette technique, appelée extinction artificielle (MAFCOT, 2000), est aussi réalisée sur les coursonnes mal positionnées le long du tronc afin de créer un « puits de lumière » au centre de l'arbre. Ceci assure une meilleure pénétration de la lumière à l'intérieur du système caulinaire de l'arbre (Fig. 2.26; Lauri et al., 2004 ; Willaume et al., 2004).

2.5.3 Effets physiologiques sur l'arbre

La taille peut être vue comme un ensemble d'opérations (coupes, suppressions, pincement, élagage, incisions,...) commençant dès la plantation et s'étalant durant toute la vie de l'arbre. Nous ne considérerons pas ici les opérations consistant à inciser l'écorce de l'arbre ni les opérations de taille effectuées sur le système racinaire.

2.5.3.a. Effets sur la croissance du système caulinaire

Pour considérer l'effet de la taille sur la croissance végétative du système caulinaire, il est nécessaire de considérer la période où la taille est réalisée. En effet, la taille d'hiver est généralement considérée comme vigorisante, c.-à-d. qu'elle stimule la croissance annuelle alors que la taille d'été affaiblit la croissance. Néanmoins, malgré de nombreuses expérimentations, l'effet de la taille d'été est plus mitigé (Li, 2001).

- Effets de la taille en vert

La taille en vert chez le pommier est utilisée pour contrôler la taille des arbres et augmenter la qualité des fruits. La taille entraîne en premier lieu un processus nanisant de l'arbre. En effet, la suppression d'une partie de la structure caulinaire réduit les réserves de matière carbonée (glucides) et de matière azotée présents au sein de la structure. Elle réduit également la surface foliaire et donc le potentiel de photosynthèse de la plante, ainsi que le nombre de sites de croissance (suppression de méristèmes apicaux, axillaires ou cambiaux. Plusieurs auteurs considèrent que la croissance du système caulinaire se fait en équilibre avec la

croissance du système racinaire (e.g. Kazarjan, 1969) et que si un compartiment (racinaire ou caulinaire) est pénalisé par la taille, l'autre compartiment verra sa croissance ralentie jusqu'à ce qu'un nouvel équilibre ne soit atteint (Taylor et Ferree, 1981 ; Geisler et Ferree, 1984). En effet, la perte de surface foliaire entraîne une diminution de sève élaborée à destination des racines et vice-versa si les racines sont taillées, la croissance du système caulinaire sera réduite car la croissance des axes dépend de l'absorption de l'eau et des minéraux effectuée au niveau du système racinaire. Le déséquilibre est également fonctionnel car la croissance du système racinaire ou du système caulinaire dépend de phytohormones produites dans les régions méristématiques des jeunes feuilles, de l'apex des branches et de l'apex des racines (Richards et Rowe, 1977 ; Mika, 1986 ; Saure, 1986). La taille entraîne une augmentation des concentrations en cytokinines dans les branches (Grochowska et al., 1984) à cause vraisemblablement d'une augmentation du transfert depuis le système racinaire. Ces effets résulteraient probablement de la diminution du taux d'auxine dans la partie taillée (Faust, 1989). Le rajeunissement qui en découle est le résultat d'une mobilisation et d'une redistribution des ressources et des phytohormones, entraînant le débourrement de bourgeons axillaires, l'inhibition de l'induction florale, repoussant ainsi la production de fruits, et une entrée en dormance plus tardive. L'expression de la réponse à la taille dépend de la vigueur de l'arbre, de la période de taille et de sa sévérité. Li (2001) synthétise différents effets de la taille en vert décrits dans la littérature. Ainsi, la taille induit une diminution de la croissance du système caulinaire (Ferree et Stang, 1980 ; Saure, 1987), du système racinaire, et une diminution du diamètre basal du tronc (Lord et al., 1979 ; Mika et al., 1983 ; Taylor et Ferree, 1981).

- Effets de la taille d'hiver

Chez le pommier, la plupart des opérations de taille est effectuée pendant la dormance hivernale. Quand un axe vertical reprend sa croissance au printemps, la pousse terminale est la plus longue et l'on voit apparaître de nouveaux axes axillaires dans la partie la plus distale de l'axe suivant un gradient acrotonie (les plus hauts étant les plus longs). Quand un axe est coupé pendant la période de dormance hivernale, la hiérarchie reste la même : les axes latéraux les plus longs étant ceux au niveau du point de coupe puis les longueurs décroissent en s'éloignant vers la base de l'axe coupé. La différence est que la coupe entraîne le développement de méristèmes qui seraient restés à l'état latent (Wertheim, 2005). Autrement dit, la coupe d'un axe en hiver dans sa partie proximale induit un développement important de plusieurs bourgeons axillaires (Faust, 1989). Koopmann (1896) est l'un des premiers à résumer les effets de la taille d'hiver par des règles simples, dont certaines furent testées

expérimentalement et confirmées par Jonkers (1982) : 1) plus la taille est sévère, plus la longueur du nouvel axe est grande (avec néanmoins un maximum lorsque 70% de l'axe porteur a été coupé) ; 2) la longueur totale de l'axe porteur et de sa pousse annuelle est supérieure lorsque l'axe n'est pas taillé ou très faiblement ; 3) la longueur totale incluant les rameaux latéraux est plus grande pour un axe non taillé ou après une taille sévère (plus de 50% de l'axe porteur enlevé) ; 4) plus un axe est raccourci, moins il y a de rameaux courts qui se développent sur le nouveau système ramifié.

2.5.3.b. Effets sur la floraison et la fructification

Une autre conséquence de la taille est qu'elle retarde souvent l'entrée en floraison, diminue la fructification chez des jeunes arbres ainsi que la fructification chez des arbres matures (Ferree et Schupp, 2003). Forshey et al. (1992) avancent plusieurs raisons à cela : i) la diminution du nombre de sites de floraison ; ii) la stimulation de la croissance végétative de méristèmes axillaires qui seraient potentiellement devenus floraux, et iii) la compétition trophique entre les nouveaux axes en croissance et les méristèmes floraux diminuant la nouaison de ces inflorescences. Plus la taille est sévère, plus la diminution de la fructification est importante (Mika, 1975 ; Elfing & Forshey, 1976 ; Elfing, 1990). La diminution du nombre de sites de floraison a pour conséquence l'augmentation de la grosseur des fruits du fait de l'augmentation du niveau de ressources disponible pour les sites de floraison restants et de meilleures conditions d'ensoleillement des rameaux courts (Rom et Ferree, 1986). Ce résultat représente la première raison justifiant la taille annuelle des fruitiers (Ferree et Schupp, 2003).

2.5.3.c. Effets de la coupe ou de la suppression

Les opérations de taille peuvent se résumer à deux types d'intervention : la coupe, lorsque l'on raccourcit un axe plus ou moins sévèrement, ou la suppression, lorsqu'un axe est enlevé en entier depuis sa base (Fig.2.27 ; Barrit, 1992 ; Ferree et Schupp, 2003 ; Wertheim, 2005). La taille (coupe ou suppression) peut être réalisée pendant la période de végétation à différents moments (au printemps ou en été ; on parle alors de taille d'été ou taille en vert), ou pendant la période de dormance hivernale (taille d'hiver). Suivant la période et le type de taille, les résultats diffèrent.

La coupe d'un axe lève la dominance apicale, et par là même supprime l'inhibition corrélative des méristèmes axillaires (Mika, 1986). Ainsi, la coupe d'un axe stimule localement le développement d'axes axillaires. La longueur de ces nouveaux axes axillaires

varie en fonction de l'âge de l'axe coupé : plus grande pour les axes les plus jeunes. La coupe induit une forte croissance végétative des axes potentiellement fructifère ce qui entraîne une pénalité importante de la floraison. La suppression d'un axe est principalement utilisée pour alléger la structure caulinare d'axes mal positionnés (e.g. axes perpendiculaires au rang), non fructifères (e.g. gourmands) ou cassés. Elle permet ainsi en évitant des entassements de végétation, d'améliorer l'environnement lumineux et la pénétration de la lumière au sein du système caulinare (voir la conduite centrifuge, chapitre 2.5.2). Ferree & Schupp (2003) rappellent les différents effets de ces deux types de taille (voir tableau 2.1 ci-dessous).

Chaque type de taille joue un rôle important dans la gestion du développement équilibré de l'arbre (entre croissance végétative et fructifère). La coupe est très utilisée lors de la formation de l'architecture des jeunes arbres, pour forcer le développement de branches charpentières sur un jeune tronc ou une ramification secondaire sur des branches charpentières (e.g. taille en gobelet). La suppression est, quant à elle, nécessaire pour obtenir un nombre de branches bien positionnées (pattern de ramification) sans pénaliser la fructification et pour favoriser l'éclairage au sein de la structure caulinare (puits de lumière). Enfin, chez des arbres âgés, la coupe est nécessaire lorsque que la croissance est trop faible pour favoriser le développement de nouveaux axes et pour augmenter la taille des fruits (Ferree & Schupp, 2003).

Tableau 2.1 : Principaux effets de la coupe et de la suppression (d'après Ferre & Schupp, 2003).

Influence	Coupe	Suppression
Dominance apicale	Levée de la dominance apicale, débourrement de bourgeons axillaires	Peu d'effet
Croissance des axes	Augmentation du nombre d'axes et de leur longueur	Peu d'axes végétatifs
Formation d'axes courts (spurs)	diminuée	stimulée
Forme de l'arbre	Compacte et dressée	Naturellement longiligne
Fertilité	Diminution significative	Peu d'effets
Réserves de glucides	Réduction importante	Peu d'effets
Eléments nutritifs	Diminution du Calcium, magnésium, augmentation de l'azote	Peu d'effets
Stimuli locaux	Développement de nombreux axes	Peu de nouveaux axes

2.6 Modélisation des plantes

Un modèle peut être défini comme une représentation simplifiée d'une partie de la réalité (ou d'un système). Il permet de décrire la dynamique de phénomènes naturels à un niveau d'approximation donné (pour une typologie voir Varenne, 2007).

En ce qui concerne la modélisation des plantes, différents domaines de recherche comme la biologie, l'agronomie ou l'infographie, s'y sont intéressés (pour un historique de la modélisation des plantes, voir Varenne, 2007 ; De Reffye, 2009). En agronomie, Tardieu (2010) rappelle que les premiers travaux en modélisation des plantes ont été publiés dans les années 1950s par De Wit (1959) sur la modélisation de la photosynthèse. Ces travaux furent par la suite améliorés avec l'introduction de modèles de transfert d'eau au sein de l'ensemble sol-plante-atmosphère dans les années 60 et 70 (Gardner, 1960, Sinclair et al., 1976) et le développement des modèles de cultures dans les années 80 (Hammer et al., 1987). La modélisation de la production végétale en agronomie a pour but de prédire les récoltes d'un point de vue quantitatif. Elle s'appuie sur des paramètres climatiques (lumière, eau, température) et des paramètres biologiques propres à la plante comme l'indice foliaire pour mettre en équation la photosynthèse dont le résultat est une production de matière sèche.jour.m⁻². En infographie, l'un des premiers travaux dans la modélisation des plantes correspond à la simulation en 2D de différentes arborescences créées à partir d'une méthode procédurale (Cohen, 1967).

Les buts et objectifs de la modélisation ne sont pas les mêmes pour chaque domaine : pour la biologie, et plus particulièrement la physiologie et l'écophysiologie, il s'agit de comprendre les mécanismes qui sous-tendent la croissance ; pour l'agronomie, il s'agit de proposer des modèles prédictifs qui puissent donner des estimations de rendement ; enfin pour l'infographie, le but est d'obtenir des « plantes virtuelles » les plus ressemblantes à la réalité pour la génération d'images virtuelles et/ou d'animations (Room et al., 1994 ; Prusinkiewicz, 2004).

À partir de l'analyse quantitative de l'architecture des plantes, le recours aux modèles mathématiques a été nécessaire afin d'analyser cette architecture. Deux grands types de modèles mathématiques sont utilisés : les modèles mécanistes et les modèles empiriques.

Un modèle mécaniste ou modèle à base de processus (PBM), est construit à partir des connaissances des processus physico-chimiques et/ou biologiques qui sous-tendent les phénomènes étudiés, à la différence d'un modèle empirique (dénommé également modèle de corrélation ou modèle statistique) qui décrit les relations entre variables sans prendre en compte les processus sous-jacents (France & Thornley, 1984).

Les modèles empiriques sont souvent plus simples à développer comparativement aux modèles mécanistes, car leur développement ne nécessite pas de s'intéresser aux mécanismes qui expliquent le phénomène. Les modèles empiriques n'impliquent pas de relations de causalité. Les relations entre variables sont déduites des données par des procédures d'ajustement aux fonctions mathématiques courantes (exemple : utilisation d'une régression linéaire). Les modèles mécanistes, quant à eux, sont plus difficiles à développer car ils requièrent des connaissances sur les processus sous-jacents qui déterminent comment les différentes variables sont corrélées entre elles. Afin d'estimer ce type de modèles, des quantités considérables de données sont nécessaires. Les modèles empiriques sont spécifiques à l'environnement du phénomène étudié car attachés aux données, alors que les modèles mécanistes peuvent être plus robustes car pouvant prendre en compte la variabilité d'un paramètre par rapport à d'autres facteurs.

Kurth (1994) classe les modèles de croissance de plantes en trois catégories (cf. Fig.2.27) : les modèles agrégés (sommet du triangle) et les modèles au niveau de l'individu (base du triangle), soit les modèles à base de processus et les modèles morphologiques. Les modèles agrégés, utilisés principalement dans la gestion forestière, sont caractérisés par une échelle de modélisation au niveau d'une population de plantes vue dans son ensemble et sont basés sur des relations statistiques entre différentes variables liées à la population (comme par exemple la moyenne de la biomasse produite). Les systèmes d'aide à la décision pour le management forestier s'appuient généralement sur des modèles agrégés (Nikinmaa, 1992).

Les modèles à base de processus ou modèles physiologiques ou encore modèles mécanistes (France & Thornley, 1984) mettent l'accent sur la gestion des ressources et les relations fonctionnelles entre les parties essentielles d'un végétal. Ils reposent en effet sur la spécification des processus physiologiques qui sous-tendent la croissance d'une plante comme la photosynthèse ou l'allocation de ressources (matière carbonée, azote, eau, minéraux) entre les différents compartiments de la plante. Les modèles à base de processus sont utilisés dans des applications d'aide à la décision et prévision de rendement en agriculture.

Les modèles morphologiques, appelés également modèles architecturaux ou encore modèles géométriques (Sievänen et al., 2000 ; Cournède, 2006), se réfèrent à l'architecture de la plante (i.e. à son organisation). Celle-ci résulte d'une description topologique de la plante et de règles géométriques utilisées par des algorithmes de croissance. Les organes n'ont ici pas de rôle fonctionnel dans la simulation. Néanmoins, les simulations produites à l'aide de ces modèles donnent de très bons résultats graphiques (Prusinkiewicz et Lindenmayer, 1990 ; Deussen et Lintermann, 2005).

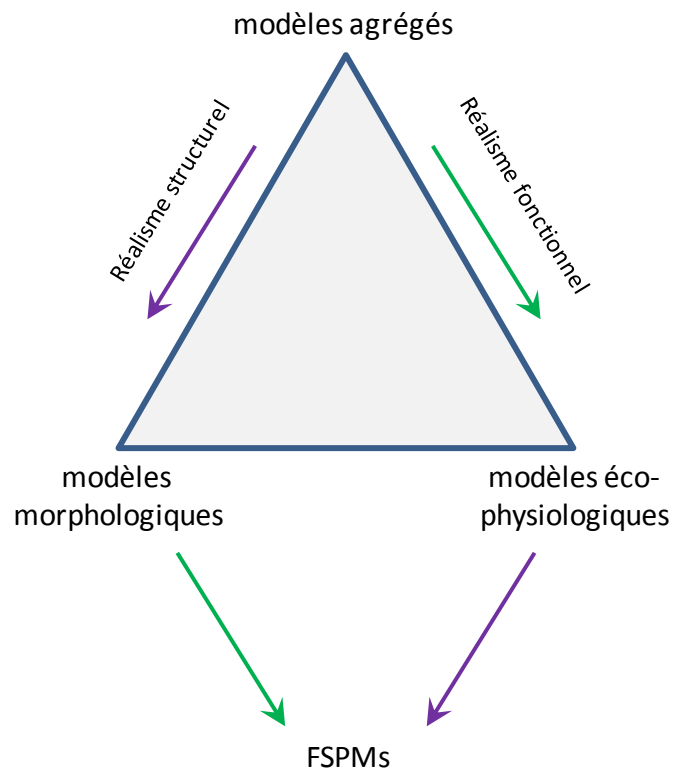


Fig. 2.27 : Triangle de la modélisation des plantes (d'après Kurth, 1994).

Ces modèles sont utilisés en infographie pour la génération d'images de synthèse ou d'objets 3D (utilisés en architecture, dans le cinéma ou le jeu vidéo).

Récemment, une nouvelle catégorie de modèles a émergé, mixant les deux types de modèles individuels, soit l'approche physiologique avec l'approche morphologique : les modèles « structure-fonction » ou FSPMs (functional-structural plant models). Ces modèles couplent les processus physiologiques liés à la croissance au sein d'une description architecturale (pour une revue, voir Sievänen et al., 2000 ; Prusinkiewicz, 2004) et apparaissent comme le procédé le plus abouti en modélisation des plantes. Pour autant, en dehors de la recherche et de l'enseignement, les modèles structure-fonction ne sont pas ou peu utilisés, demandant notamment un haut niveau de description des processus physiologiques.

Ce chapitre présente une introduction générale de la modélisation des plantes. Nous nous intéresserons ainsi, dans un premier temps, aux modèles physiologiques et aux principaux processus physiologiques retenus pour la modélisation. Nous aborderons ensuite les modèles morphologiques avant de s'intéresser aux modèles structure-fonction. Enfin, nous terminerons ce chapitre par une présentation des modèles qui permettent de prendre en compte la manipulation et/ou la modification de l'architecture de la plante simulée.

2.6.1 Les modèles écophysiologiques

2.6.1.a. Définition

Les modèles écophysiologiques ou PBMs (process based models) ont pour fondement la modélisation des processus physiologiques au sein d'une plante en lien avec son environnement. Ils dépendent de la modélisation des processus biologiques qui sous-tendent les phénomènes de croissance.

Dans les modèles écophysiologiques, la plante est divisée en différents compartiments tels que le feuillage, le tronc, les branches, le système racinaire, les fruits... Son développement est alors déduit des processus se déroulant à l'intérieur et entre ces compartiments ainsi que des interactions avec l'environnement (Mäkelä et al., 2000). Bénéficiant des avancées du domaine de la physiologie végétale, ces modèles demandent une définition fine des processus liés à la croissance (par la définition d'équations différentielles par exemple). Au début des années 70, les premiers modèles physiologiques comprenaient uniquement un compartiment pour les feuilles et un autre pour les racines (Thornley, 1972a, b). Ce type de modèles s'est depuis étendu et enrichi, avec notamment l'ajout de nouveaux compartiments tels que le

tronc (Deleuze & Houllier, 1997) ou la prise en compte d'autres flux de substances comme l'azote, l'eau (Sperry et al., 1998) ou les hormones. Ces modèles permettent de prédire les productions de certaines cultures en prenant en compte des paramètres environnementaux (température, lumière, CO₂, eau, nutriments) et sont largement utilisés en agriculture. Les processus généralement utilisés dans les PBMs sont la photosynthèse, l'allocation des assimilats (matière carbonée), les échanges gazeux au sein du feuillage... Ces modèles, en sus de nombreuses connaissances intrinsèques nécessaires à leur développement, sont limités. En effet, ils ne prennent pas en compte la morphologie de la plante. Or, l'organisation spatiale influence fortement les processus écophysologiques décrits comme la photosynthèse, par exemple, qui est fonction de l'interception lumineuse (Sievänen et al. 2000 ; Vos et al., 2007), ou encore la qualité du bois, grandement influencée par les contraintes biomécaniques appliquées au tronc et qui dépendent de la forme de l'arbre et du nombre de branches (Fourcaud et al., 2003).

2.6.1.b. Les principaux processus physiologiques retenus

Quatre processus clés sont identifiables en matière d'utilisation du carbone au sein d'une plante (Le Roux et al., 2000) :

- L'assimilation : la photosynthèse permet d'accumuler du carbone en fonction des paramètres climatiques et l'état physiologique des feuilles. Le gain est ensuite mis à disposition pour être utilisé dans les autres processus.
- La respiration : La croissance et la maintenance sont les deux principales composantes de la perte en carbone. D'une part, la plante respire pour maintenir sa biomasse en vie et d'autre part, de la matière carbonée est utilisée lors de la synthèse de sa nouvelle biomasse.
- La croissance : Le problème central des modèles physiologiques réside dans l'allocation du carbone, les mécanismes contrôlant ce processus chez les plantes naturelles étant peu connus (Cannell & Dewar, 1994). Différentes conceptions, définies ci-après, ont été proposées.
- Le stockage : Le stockage de matière carbonée est un processus physiologique primordial dans la vie des plantes pérennes. En effet, il permet à la plante dans les régions climatiques défavorables de rester en vie durant les périodes où la photosynthèse n'est pas réalisée et d'apporter les ressources nécessaires au développement de la végétation, lors du cycle végétatif suivant. Ce processus est peu pris en compte dans les modèles physiologiques actuels.

2.6.1.c. L'allocation des ressources

Quatre approches principales de modélisation pour la répartition du carbone au sein des organes d'une plante ont été proposées (Lacointe, 2000) : 1) l'approche empirique, où le calcul des masses allouées se fait à l'aide de coefficients d'allocation ; 2) l'utilisation de règles de croissance, pilotées par des équilibres fonctionnels ou des principes téléonomiques ; 3) l'analogie électrique avec des résistances ; 4) des règles de répartition basées sur les « forces » relatives des différents puits (modèles hiérarchiques et modèles proportionnels).

- Allocation empirique

L'allocation empirique repose uniquement sur des règles issues de mesures expérimentales, aucun processus sous-jacent n'étant alors explicité. Les travaux de Brouwer (1962) furent précurseurs de cette modélisation. En effet, Brouwer (1962) démontra que, sous des conditions environnementales constantes, la répartition des assimilats entre les différentes parties d'une plante peut être décrite au travers de coefficients d'allocation constants. Ce type de modélisation est principalement utilisé pour modéliser des flux de biomasse. Le modèle ECOPHYS (Rauscher et al., 1990) est un exemple de modèle empirique. Ce dernier utilise en effet différents coefficients d'allocation permettant de calculer la proportion de ressources allouée à chaque compartiment de la plante. Les coefficients d'allocation peuvent être déduits soit directement de mesures sur les flux d'assimilats par marquage radioactif du carbone (Rauscher et al., 1990 ; Zhang et al., 1994), soit indirectement au travers des taux de croissance en biomasse des organes (Makela et Hari, 1986).

L'influence des conditions environnementales joue un rôle important dans l'allocation de biomasse entre les organes. De plus, l'allocation entre organes varie au cours du développement de la plante. Aussi, afin de rendre compte de ces phénomènes, les modèles empiriques se sont enrichis en intégrant une variation des coefficients d'allocation en fonction des conditions environnementales (Makela et Hari, 1986 ; Zhang et al., 1994 ; Jeuffroy et al., 2002) ou des stades de développement de la plante (Promnitz, 1975 ; Marcelis, 1993a). Dans des conditions environnementales déterminées, ces modèles permettent donc de simuler la quantité de biomasse allouée à chaque type d'organe. Pour autant, si ces coefficients d'allocation sont de bons outils de prédiction lorsqu'ils s'appuient sur une large base de données expérimentales, ils sont moins pertinents comme outils de simulation dans des conditions environnementales contrastées pour lesquelles les résultats expérimentaux ne sont pas disponibles. Cette méthode peut donc s'avérer assez précise mais elle est limitée au pool de données nécessaires à la définition de tels coefficients.

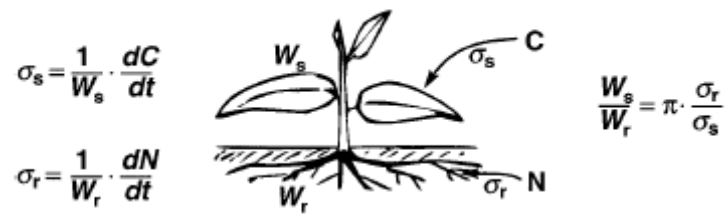


Fig. 2.28 : Schéma de la balance fonctionnelle entre système racinaire et système aérien. W_s , W_r correspond au poids de matière sèche de chaque compartiment, impliqué activement dans l'acquisition de carbone © et d'azote (N) (d'après Lacoïnte, 2000).

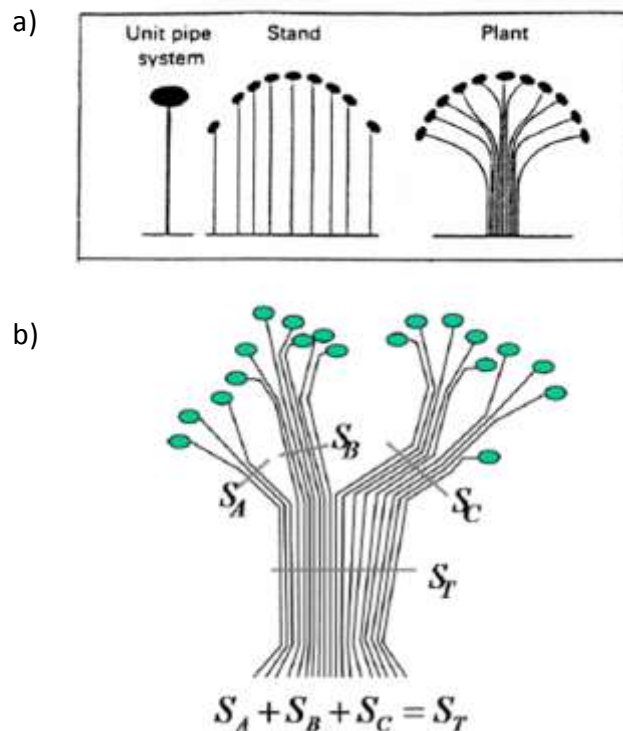


Fig. 2.29 : Description modulaire d'une plante selon la théorie du « pipe model ». a) représentation d'une plante comme un ensemble de tuyau (Shinozaki et al., 1964). b) le flux est conservé selon la loi de Kirchhoff à chaque point de l'ensemble ramifié. (d'après Godin, 2000).

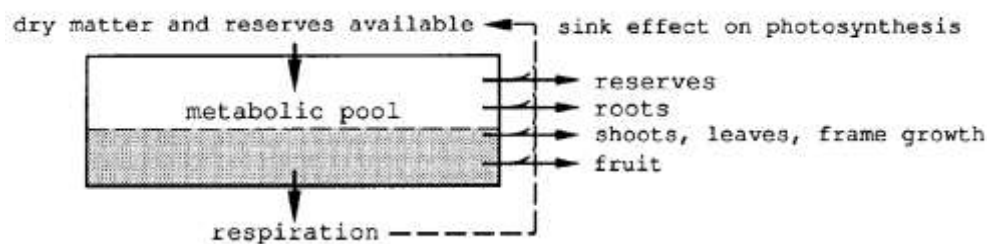


Fig. 2.30 : Principe d'allocation hiérarchique (source : Baumgärtner et al., 1990).

- Allocation allométrique

L'allocation allométrique se fonde sur le fait que la plante optimise son développement et maintient au sein de sa structure des relations allométriques, i.e. des relations implicites entre ses différentes parties. L'allocation des ressources est donc ici basée sur un certain nombre de règles qui décrivent les dynamiques de croissance entre différents éléments (e.g. longueur des axes par rapport à la surface foliaire, etc.) observées chez les plantes naturelles. Le flux de carbone est ainsi considéré comme une conséquence plutôt qu'un facteur déterminant de la croissance (Lacointe, 2000). L'allocation allométrique est également considérée comme une approche téléonomique (Thornley, 1998)

Le principe d'équilibre fonctionnel (functional balance, voir Fig. 2.28) décrit l'allocation des ressources entre les parties aérienne et souterraine. Il indique qu'à long terme l'assimilation du carbone par le feuillage et celle de substances nutritives par les racines se trouvent en équilibre avec leur utilisation respective pour le développement de la plante. Une baisse de lumière provoque une croissance augmentée de feuilles afin de compenser la défaillance de photosynthèse. De même, une faible présence de minéraux dans le sol conduit à une croissance augmentée de racines (Davidson, 1969 ; Brouwer, 1983). Le principe peut être décrit mathématiquement par l'équation suivante :

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

Où σ_s correspond au taux d'assimilation de carbone (par les feuilles) et σ_r au taux d'assimilation de minéraux (par le système racinaire) ; W_s et W_r correspondent respectivement à la biomasse de la partie aérienne et de la partie racinaire et π est une constante.

Une autre méthode d'allocation allométrique correspond à l'utilisation du « pipe model ». Dans la théorie du "pipe model" introduit dans les années 60 par Shinozaki (Shinozaki et al., 1964), la plante est considérée comme un "ensemble de tuyaux unitaires" (Fig. 2.29a), chaque tuyau portant une unité de surface foliaire (Valentine, 1985 ; Nikinmaa, 1992). Des structures ramifiées complexes peuvent ainsi être représentées en connectant ces tuyaux modélisant des composants de la plante (Fig. 2.29b). La structure résultante définit ainsi un réseau hydraulique où à chaque composant du réseau est associée une conductance hydraulique. Le flux d'eau à travers un composant est supposé proportionnel à la différence d'état hydrique à ses bornes (loi d'Ohm). Comme pour les réseaux électriques, la loi de Kirchhoff est satisfaite pour chaque composant, i.e. le flux d'eau entrant dans un composant est égal à la somme des flux sortants ((Chen, 1976 ; Perttunen et al., 1996). Plusieurs modèles de flux hydrauliques

dans les plantes ont été construits sur une analogie avec les réseaux électriques (Früh, 1997, Dauzat et al., 2001).

- Allocation par transport/résistance

Étant donné que la diffusion des ressources s'apparente à long terme à un équilibrage de concentrations entre les compartiments d'une plante, John Thornley a proposé d'estimer le transport des substances assimilées, carbone et azote (Thornley, 1972). La formulation originelle comprend deux compartiments, aérien et souterrain. Chacun d'eux contient trois variables : la biomasse, la réserve de carbone et celle d'azote. Les ressources assimilées par photosynthèse et par absorption racinaire sont déposées dans les réserves appropriées. Le transport d'une substance, noté T , dépend du gradient de concentration ΔP et d'une résistance au flux R qui assure la maintenance de ce gradient :

$$T = \frac{\Delta P}{R}$$

Dewar (1993) a étendu cette approche en intégrant le transport d'eau et d'azote des racines aux feuilles. Néanmoins, les prédictions du modèle étendu sont restées équivalentes à celles obtenues par l'approche initiale (Thornley, 1998). Minchin et al. (1993) ont montré que le modèle peut rendre compte de nombreuses relations « source-puits » mesurées expérimentalement. Toutefois, malgré son intérêt conceptuel, cette dernière reste peu utilisée, la principale difficulté consistant à estimer des jeux de paramètres adéquats (Lacointe, 2000).

- Allocation pilotée par les relations sources-puits

Cette approche considère la partition des ressources comme le résultat d'une interaction entre différents compartiments en compétition. Les substances se déplacent des compartiments producteurs, définis comme « sources », tels que les feuilles ou les racines, vers des compartiments consommateurs, définis comme « puits », tels que les bourgeons apicaux ou les fruits. Si les demandes en ressources des puits ne sont pas entièrement satisfaites, une méthode d'allocation est indispensable afin de décider quelle quantité de substances sera répartie à chaque compartiment. Il existe deux principales méthodes (Le Roux et al., 2000) :

i) L'approche proportionnelle répartit les ressources de manière relative à l'importance des différentes demandes des compartiments qui se trouvent en compétition (Warren-Wilson, 1967). Il est à noter ici que la quantité maximale demandée ne peut être dépassée. Aussi

considérant une quantité des ressources R à partager, la partie de ressource R_j attribuée à un puits j avec une demande A_j se calcule donc par la manière suivante :

$$R_j = \min(R \frac{A_j}{\sum_k A_k}, A_j)$$

À partir de cette variante élémentaire, de nombreuses extensions ont été développées. Par exemple, le modèle SIMWAL (Balandier et al., 2000) intègre au sein de la répartition, l'effet de la distance entre sources et puits.

ii) L'approche hiérarchique, elle, répartit les ressources en premier lieu au compartiment ayant le plus haut niveau de priorité, puis dans un second temps, les composants avec des priorités inférieures (Fig. 2.30). Dans le modèle PEACH (Grossman & De Jong, 1994), la priorité d'un puits relève de sa proximité aux sources.

2.6.2 Les modèles morphologiques

Différentes approches ont été employées pour représenter la structure de la plante comme :

- la méthode procédurale : Le botaniste Dan Cohen (1967) implémente la première méthode procédurale pour modéliser des structures branchées comme la partie aérienne d'un arbre. Des règles simples sont appliquées telles que : la croissance ne s'effectue qu'au sommet des axes ou le niveau de croissance dépend des angles de branchement.
- Honda & Fisher (1977) proposèrent la première simulation géométrique d'un arbre à partir de données mesurées, le terminalia, basé sur un ensemble de règles géométriques dont les paramètres sont calés sur les valeurs moyennes mesurées.
- Les systèmes de fonctions itératives (IFS, iterated function systems ; Barnsley, 1988),
- les systèmes de Lindenmayer (Lindenmayer, 1975; Prusinkiewicz & Lindenmayer, 1990),
- l'approche AMAP (De Reffye, 1979; Jaeger & De Reffye, 1992),

Nous nous intéresserons ci-après qu'aux seules méthodes L-système et AMAP (pour une revue complète sur les différentes méthodes de représentation topologique des plantes, voir Kurth, 1994 ; Siëvanen, 2000 ; Varenne, 2003, 2007 ; Godin et al. 2005 ; Deussen et Lintermann, 2005).

2.6.2.a. Les L-systèmes

Les systèmes de Lindenmayer ou L-systèmes représentent un formalisme mathématique introduit par Aristid Lindenmayer en 1968 pour modéliser la croissance d'algues pluricellulaires (Lindenmayer, 1968). Ils se basent sur la notion de grammaire formelle (Chomsky, 1955, 1956). Une grammaire consiste en un ensemble de règles de réécriture, s'appliquant de façon itérative à des entités élémentaires composant une chaîne de caractères. Ainsi la chaîne de caractères représente l'arborescence du système végétatif de la plante où chaque caractère en représente un élément comme une feuille, un entre-nœud ou un bourgeon, et où à chaque itération de la simulation, un élément peut en fonction d'une règle de réécriture donner un nouvel élément (e.g. un méristème apical peut donner un nouveau métamère).

Un L-système simple ou D0L-system (Déterministe, sans contexte (0), L-système) peut être décrit de façon formelle (Lindenmayer, 1968 ; Prusinkiewicz, 1986) :

Un D0L-system est défini par un triplet $\{V, w, P\}$ où :

- V est un ensemble fini de lettres (ou modules) représentant les éléments constituant la plante. V représente l'alphabet. V^* représente l'ensemble de tous les mots sur l'alphabet V . V^+ représente l'ensemble des mots non vides sur l'alphabet V .
- w , appelé axiome, est le mot de "départ", i.e. une séquence de lettres de l'alphabet ($w \in V^+$). w représente la structure initiale de la plante.
- P est l'ensemble des règles de production, spécifiant les transitions possibles. Une production est une paire (a, u) notée $a \rightarrow u$ où a est une lettre de l'alphabet et u un mot. a est appelé prédécesseur et u appelé successeur.

Des informations concernant la topologie et la géométrie peuvent être ajoutées à la chaîne (D0L-systèmes branchés où une ramification peut être initiée par le caractère "[" et finie par le caractère "]"). Une représentation tridimensionnelle de cette chaîne est possible à l'aide d'une interprétation géométrique via une tortue de type LOGO (Boudon, 2004). Prusinkiewicz & Lindenmayer (1990) ont proposé une plateforme dédiée à la simulation des plantes, L-Studio (voir <http://algorithmicbotany.org/>). Cette plateforme permet à l'aide de langages de programmation spécifiques de développer des modèles de croissance basés sur des L-systèmes et de visualiser les résultats en 3D (Prusinkiewicz, 1998). Afin de prendre en compte différentes caractéristiques des modules du L-système (par exemple la longueur de l'entre-nœud ou l'angle de ramification), les L-systèmes ont été étendus pour devenir des L-systèmes paramétriques où chaque module peut être vu comme un objet caractérisé par un ensemble de paramètres, qui peuvent évoluer (Hanan, 1992). De même, afin de pouvoir simuler une partie aléatoire, d'autres évolutions sont apparues comme les L-systèmes stochastiques (les règles de

réécriture sont appliquées avec une probabilité), les L-systèmes sensibles au contexte (les règles de réécriture d'un module dépendent du (des) module(s) précédent(s) ou suivant(s)), les L-systèmes sensibles à l'environnement (les paramètres des modules peuvent être calculés en fonction des paramètres de l'environnement comme la lumière), etc.

2.6.2.b. Modélisation "AMAP"

L'approche architecturale a permis, grâce à la description du système aérien à l'aide d'un nombre limité de variables, de quantifier les règles d'édification et de croissance des plantes mises en évidence par les descriptions qualitatives. Les premiers travaux conduits par Francis Hallé ont notamment consisté à vérifier certaines lois allométriques (lois de Corner) sous-jacentes à l'édification architecturale des plantes (Chuah, 1977) et à en analyser les relations avec la floraison (Lauri, 1988). Suite aux travaux de Philippe De Reffye sur le caféier (1979), de nombreuses études ont jeté le socle méthodologique en analyse quantitative de l'architecture en introduisant des modèles mathématiques dans les études architecturales (De Reffye, 1979 ; Costes, 1988 ; Françon, 1991 ; pour une revue voir Godin et al., 2005).

A partir de ces premiers travaux, une méthodologie a été mise en place par « l'Atelier pour la Modélisation de l'Architecture des Plantes », ou AMAP⁹. Cette méthodologie se base sur les principes suivants : i) la croissance résulte de l'activité des méristèmes ; ii) la structure morphologique de l'arbre peut être interprétée comme la trajectoire de ses méristèmes ; iii) au niveau du méristème, des processus stochastiques sont employés pour gouverner, par exemple, la production en nombre d'entre-nœuds, qui peut être interprétée par la théorie de renouvellement (Costes et al., 1992, 1993). Les méristèmes peuvent se trouver dans différents états discrets, et leur devenir peut être simulé à l'aide de chaînes de Markov (Barthelemy et al., 1991, Jourdan et al., 1995 ; Costes & Guédon, 1996, 1997). L'âge physiologique est un paramètre principal de l'organisation de la plante (De Reffye et al., 1991; Jaeger & De Reffye, 1992). D'autres aspects, tels que la mécanique des branches ou la réaction de la plante à la lumière, peuvent être pris en compte (Blaise, 1991).

⁹ « L'Atelier pour la Modélisation de l'Architecture des Plantes » est devenu en 2001 l'Unité Mixte de Recherche « botAnique et bioInforMatique de l'Architecture des Plantes » (voir <http://amap.cirad.fr>)

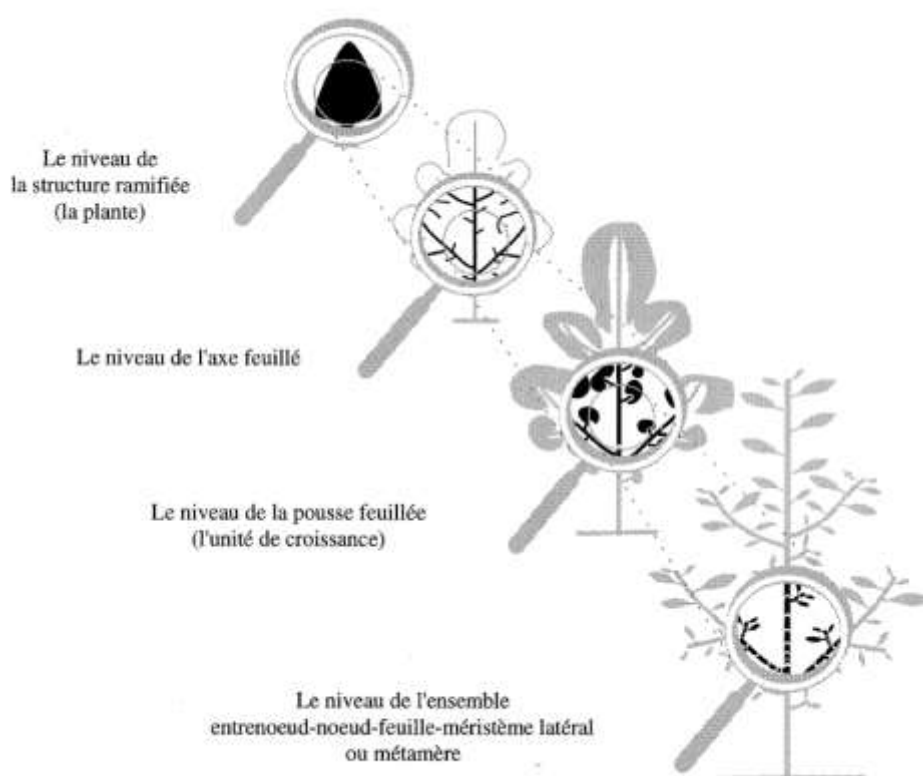


Fig. 2.31 : Schéma présentant la nature multi-échelle d'un arbre (d'après Godin et Caraglio, 1998).

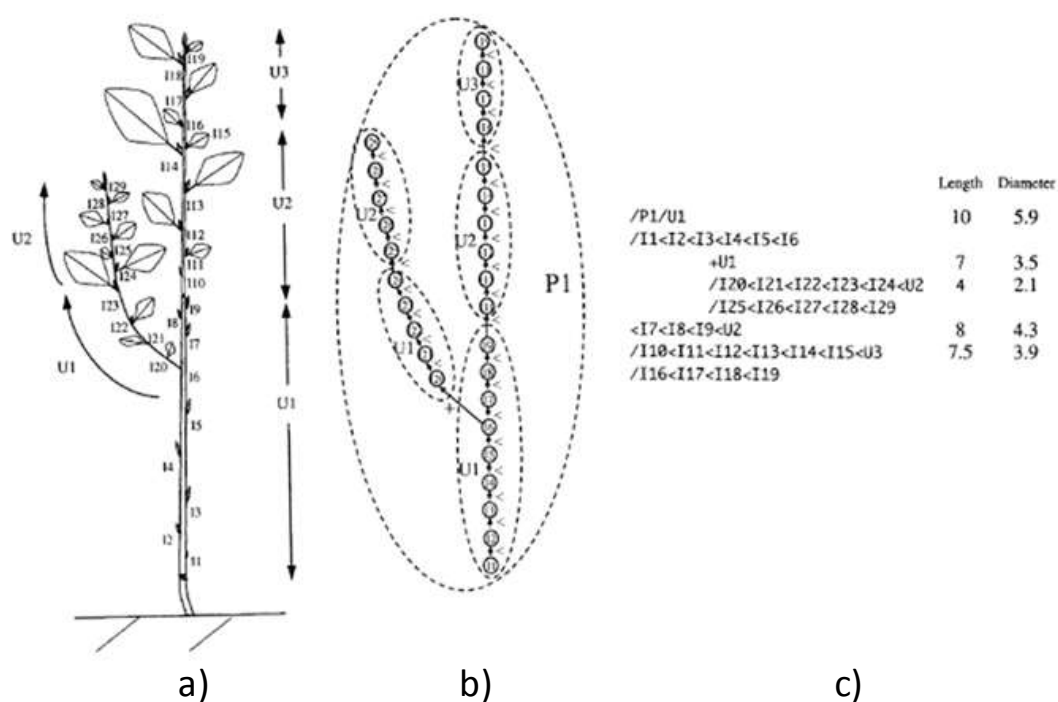


Fig. 2.32 : Codage multi-échelle de la représentation architecturale d'une plante: a) la plante est décomposée en différents composants à différentes échelles; b) un graphe multi-échelle (MTG) représente cette décomposition; c) le MTG est ensuite saisi au moyen d'une notation sous forme de chaîne de caractères au moyen d'un tableur pouvant intégrer des variables géométriques (ici longueur et diamètre) (source : Godin et al., 1997).

2.6.2.c. Le formalisme MTG

De la quantification de l'architecture du système aérien est née la nécessité d'un formalisme de description des plantes. Des deux approches de la modélisation des plantes que sont l'analyse architecturale initiée par les travaux de Hallé et al. (1970, 1978) et l'analyse quantitative des devenir des méristèmes initiée par les travaux de De Reffye (1979), un premier langage de description, « codage des plantes », a été défini (Rey et al., 1997). Ce codage se base sur la nature multi-échelle des plantes (Fig. 2.31) et sur les entités qui composent une plante (entre-nœud, unité de croissance, axes) et les relations de succession ou de parenté entre ces différentes entités. A partir de ce codage, Godin et Caraglio (1998) ont proposé le Multiscale Tree Graph (MTG) ou les arborescences multi-échelles (Fig. 2.32). Ce formalisme permet de décrire la topologie d'une plante, qui correspond à la position de ses éléments constitutifs et leur "filiation" dans l'arborescence. Ces éléments constitutifs sont décrits à plusieurs échelles imbriquées (du niveau le plus général comme la plante entière au niveau morphologique le plus fin comme l'entre-nœud) et sont reliés entre eux par des relations topologiques de succession (représentées par le symbole '<') ou de ramification (symbole '+'). Le passage d'une échelle à l'autre se fait dans la structure à l'aide de relations d'imbrication (symbole '/').

En plus de la topologie, la quantification peut être effectuée au niveau des caractéristiques géométriques de chaque élément, i.e. leur forme et leurs dimensions (Godin et Caraglio, 1998; Godin et al., 1999). Par exemple, la longueur d'un axe, son diamètre basal ou encore la longueur de chaque entre-nœud le constituant peuvent être associés au codage MTG en tant qu'attributs (Fig. 2.32c). De même, les coordonnées dans l'espace de ces éléments peuvent être mesurées par des techniques de digitalisation, de reconstruction 3D à partir de photographies ou de scan 3D (Sinoquet et al., 1997 ; Phattaranlerphong et Sinoquet, 2005).

Le formalisme MTG permet de créer des bases de données architecturales qui peuvent être explorées et analysées statistiquement au moyen d'outils appropriés comme le logiciel V-Plants (anciennement AMAPmod ; Godin et al., 1997). Les méthodes d'analyse statistique présentes dans V-plants sont dédiées à l'analyse architecturale. Il s'agit par exemple de méthodes de comparaison de structures arborescentes (Ferraro et Godin, 2000) ou de modèles stochastiques, comme les modèles markoviens, qui permettent de rendre compte à la fois de la nature répétitive des processus architecturaux et de leur évolution au cours du développement (Guédon et al., 2001).

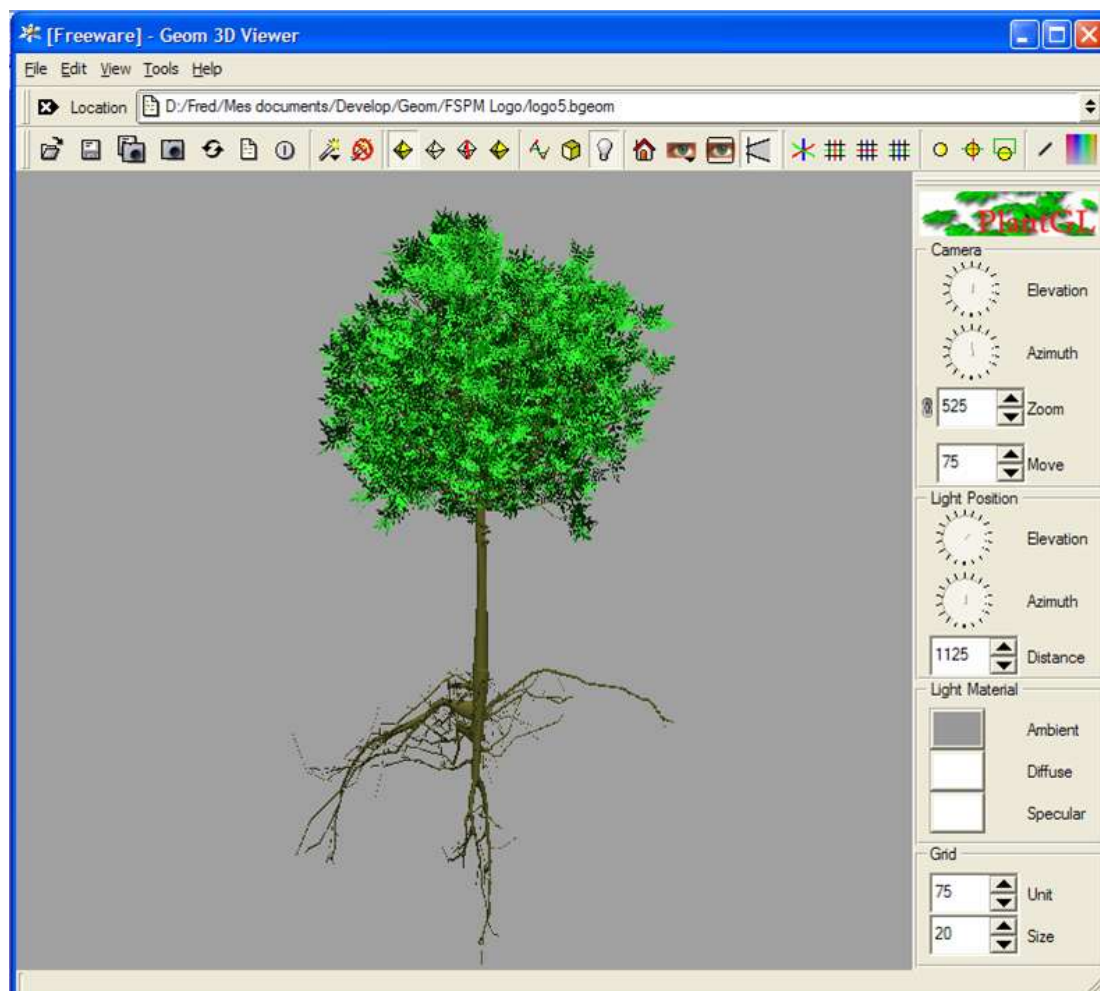


Fig. 2.33 : Exemple de représentation graphique 3D de plante à l'aide de la bibliothèque graphique PlantGL. (Source : Pradal et al., 2007).

De plus, les plantes décrites dans le format MTG peuvent être visualisées au moyen de différents packages de la plateforme libre OpenAlea¹⁰ (Pradal et al., 2007) : Visualea (Pradal et al., 2008), et PlantGL (Boudon et al., 2001 ; Pradal et al., 2009) qui permet une représentation virtuelle de plantes (Fig.2.33).

2.6.3 Les modèles structure-fonction

2.6.3.a. Définition

Les modèles structure-fonction ou " Functional-structural plant models", FSPMs (Sievänen et al. 2000; Godin and Sinoquet 2005, Vos et al., 2007), ou modèles de plante virtuelle (Room et al. 1996; Hanan 1997) décrivent le développement de l'architecture d'une plante au cours du temps gouverné par des processus physiologiques qui dépendent de facteurs environnementaux (Vos et al., 2007). Tandis que les modèles basés sur des processus physiologiques ont été développés principalement dans le domaine de la physiologie végétale et de l'agronomie, les modèles morphologiques ont émergé des communautés informatiques et mathématiques appliqués. Néanmoins, l'association de ces deux approches a apporté une nouvelle façon de modéliser et a nécessité une importante interdisciplinarité. On peut citer les travaux de De Reffye et les méthodologies mises en place à l'AMAP comme travaux précurseurs dans ce domaine (Varenne, 2007). Sievänen et al. (2000) distinguent deux catégories de FSPMs : ceux qui intègrent des règles physiologiques au sein d'un modèle morphologique et ceux qui incorporent des données architecturales au sein d'un modèle physiologique. Malgré ces deux façons de concevoir un modèle structure-fonction, la plupart des FSPMs sont basés sur un ensemble de processus : 1) production de biomasse, 2) allocation de la biomasse, 3) distribution spatiale et topologique des entités élémentaires (description explicite de l'architecture de la plante au cours du temps). Les FSPMs ont pour caractéristique commune d'intégrer les effets des interactions entre l'architecture de la plante et les processus physiologiques, comme par exemple : a) la production de matière carbonée dépend de l'interception de la lumière par le feuillage, organisé spatialement au sein de la structure de la plante ; b) le transport des assimilats et leur allocation dépendent des positions relatives des sources et des puits au sein de la structure ; c) le transport de l'eau et des minéraux des racines jusqu'aux feuilles dépend des lois hydrauliques du réseau formé par les vaisseaux du xylème ; etc. Réciproquement, l'évolution des variables physiologiques peut avoir pour effet de modifier la structure de l'arbre : la sénescence d'organes, le polymorphisme des axes ou la mort de certaines branches par exemple. Dans tous les cas, la

¹⁰ Voir <http://openalea.gforge.inria.fr/dokuwiki/doku.php>

modification de la structure de la plante par la mise en place de nouvelles unités architecturales élémentaires est modélisée par rapport à des variables physiologiques données et plus précisément par rapport à des seuils (e.g. dans les modèles GreenLab, ou EcoMeristem...). La relation structure-fonction des différents organes de la plante permet, grâce à la modélisation des mécanismes biologiques, de représenter le développement de la plante selon les flux de carbone et d'hormones, le fonctionnement des méristèmes, etc. (Prusinkiewicz, 2004). La capacité à simuler des systèmes dont la structure évolue dans le temps, appelés aujourd'hui systèmes dynamiques à structure dynamique (Giavitto et Michel, 2001), rend les modèles structure-fonction particulièrement bien adaptés à la modélisation de la croissance des plantes (Godin, 2005) et apporte une base solide pour modéliser les interrelations entre les processus physiologiques et les structures morphologiques (Werneck et al., 2007). De nombreux FSPMs, qualifiés de modèles sources/puits, se basent sur une allocation du carbone (Lacointe, 2000 ; Le Roux et al., 2001). Les sources sont les éléments de la plante capables de produire de la matière carbonée (e.g. les feuilles), alors que les puits représentent les éléments utilisant la matière carbonée pour croître (e.g. les méristèmes). Au sein de ces modèles sources/puits, l'allocation du carbone peut être effectuée suivant plusieurs méthodes. Marcelis et Heuvelink (2007) décrivent 5 façons de modéliser l'allocation du carbone : 1) par des relations allométriques (ratio déterminé entre les vitesses de croissance des organes) ; 2) par un équilibre fonctionnel entre le système racinaire et le système caulinaire ; 3) par une approche canonique, basée sur une connaissance qualitative des processus d'allocation. Un exemple de modèle canonique est présenté par Renton et al. (2005). Ce modèle canonique consiste à représenter les interactions (flux de matières ou contrôles) entre les différents compartiments sans pour autant spécifier les phénomènes physiologiques en cause ; 4) par une compétition entre puits, suivant la force du puit de chaque organe ; et 5) par une description mécaniste des phénomènes de transport et de résistance. Les modèles empiriques basés sur des relations allométriques sont les plus utilisés (Marcelis & Heuvelink, 2007) car les plus simples à développer, au contraire des modèles mécanistes de transport-résistance qui demandent un paramétrage plus poussé. Le transport peut se modéliser en considérant la structure de la plante comme un réseau électrique (modèles résistifs ; e.g. le modèle L-PEACH ; Allen et al., 2005) ou au contraire en considérant que la plante optimise sa croissance en fonction des différentes contraintes de son environnement.

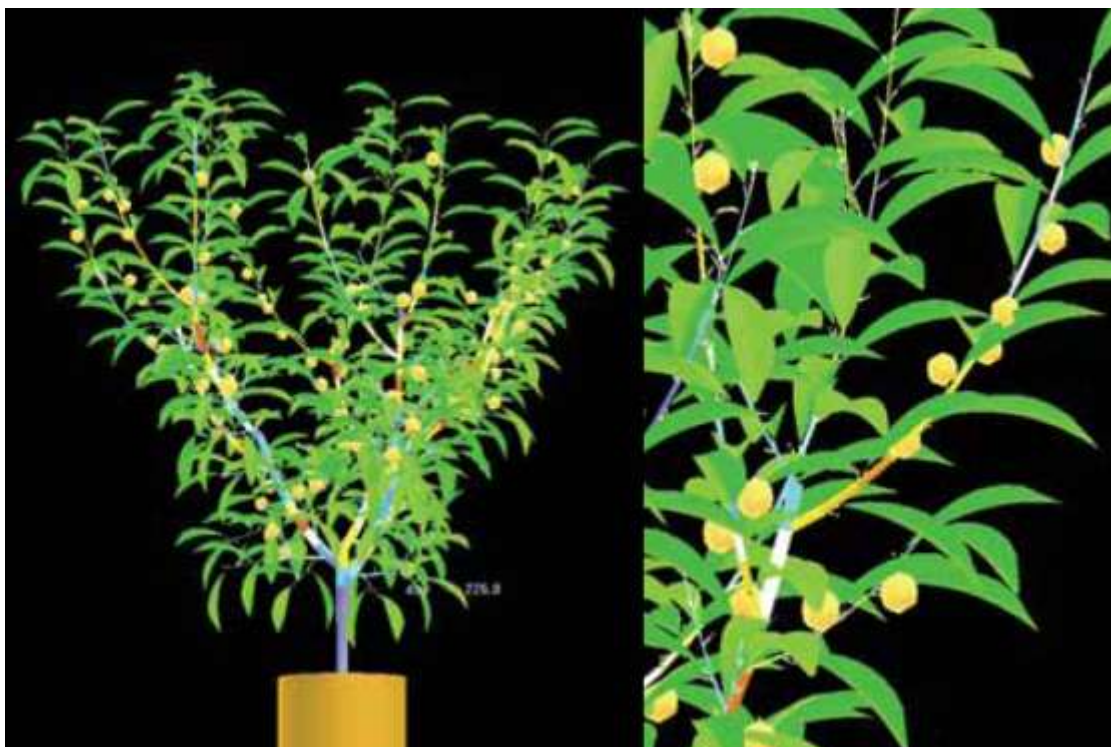


Fig. 2.34 : Exemples de sorties graphiques du modèle L-PEACH (source : Allen et al. 2007). La partie gauche présente un pêcher virtuel après 4 années de croissance. L'arbre a été conduit en « vase ouvert » à l'aide de tailles d'hiver successives. L'agrandissement (à droite) montre l'effet des relations sources-puits sur la taille des fruits.

Cette approche téléonomique (Lacointe, 2000) peut être illustrée par le "pipe-model", où la plante est décrite comme un ensemble de tuyaux unitaires disposant chacun d'une unité de surface foliaire (Shinosaki, 1964 ; Mäkelä, 1986).

2.6.3.b. Exemple de modèle structure-fonction sur espèce fruitière : L-Peach

PEACH est un des premiers modèles physiologiques (Grossman and De Jong, 1994) simulant la croissance d'une espèce pérenne fruitière. Il repose sur le concept « source-puits » et regroupe les différents types d'organe en compartiments. L'allocation des ressources aux compartiments puits s'effectue en fonction de leur capacité de compétition et de leur proximité des compartiments sources. Toutefois, comme la plupart des modèles physiologiques, ce dernier ignore les interactions entre l'architecture de la plante et la répartition des ressources. PEACH ne peut donc reproduire qualitativement la croissance des organes en fonction de leur position dans la canopée (Le Roux et al., 2000). Aussi, ce modèle a été enrichi par l'ajout de paramètres topologiques et morphologiques grâce à l'utilisation du formalisme des L-systèmes ouverts pour remédier aux limitations précédentes. Le nouveau modèle ainsi développé, L-PEACH, prend donc en compte les processus d'allocation et de transport du carbone en intégrant le concept source/puits au niveau de chaque organe (Allen et al., 2005). L'allocation du carbone entre les différents sources / puits de la plante est calculée à partir du réseau topologique suivant un modèle de « transport-résistance ». L'allocation de la ressource est ainsi pilotée par les interactions entre les sources et les puits au sein de la plante comme les méristèmes apicaux, les entre-nœuds, les feuilles et les fruits.

Ainsi, L-PEACH permet d'étudier l'effet de différentes morphologies sur le rendement d'un arbre fruitier, et de simuler les interactions simultanées de multiples facteurs qui affectent sa croissance, tels que la quantité de fruits produits ou leur taux de maturation (Allen et al., 2007 ; voir Fig. 2.34).

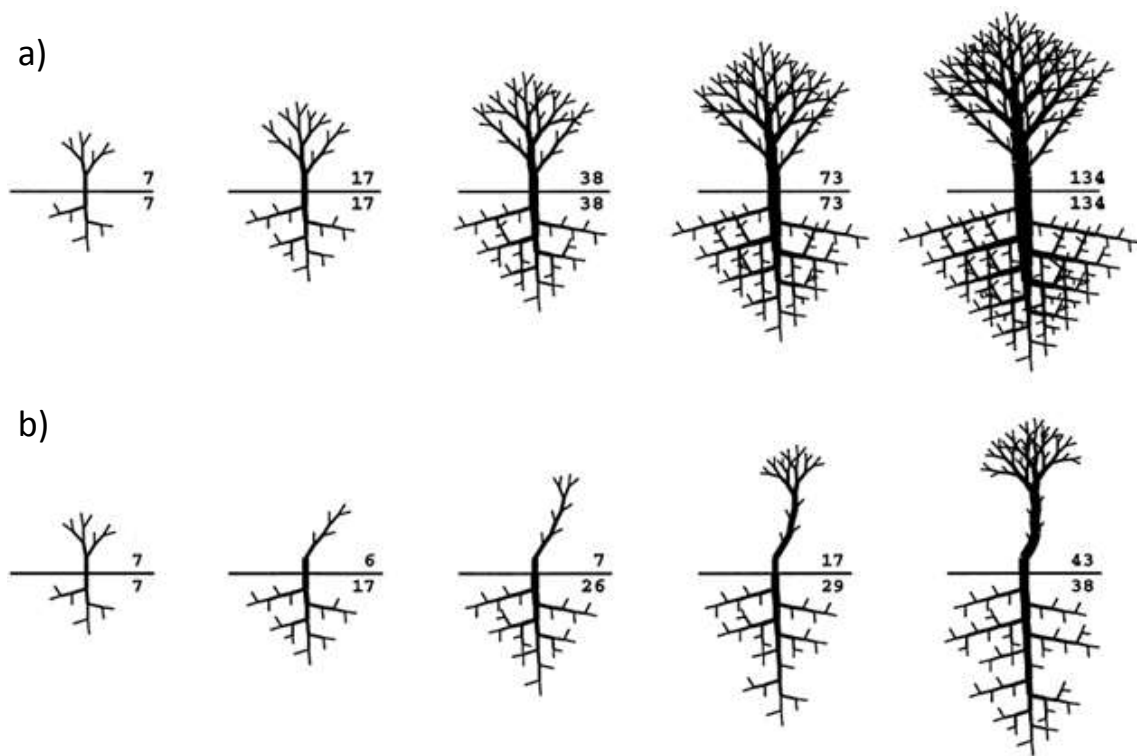


Fig. 2.35 : Application du modèle de Borchert & Honda pour la simulation d'une plante (source : Prusinkiewicz, 1998). a) développement des systèmes aérien et racinaire d'une plante non taillée. b) représentation de la croissance d'une plante dont le tronc a été coupé. Les numéros correspondent au nombre de méristèmes vivants capables de se développer.

2.6.4 Modèles et manipulation de l'architecture d'une plante

Les premiers travaux relatifs à la modélisation de la croissance d'une plante en relation avec la manipulation de son architecture, ont été réalisés par Honda et al. (1981) et par Borchert et Honda (1985). Ces derniers ont envisagé et étudié deux hypothèses quant au développement de la ramification. La première concerne le contrôle exogène (i.e. environnemental) de la ramification, celle-ci étant affectée par la lumière disponible. La seconde hypothèse consiste à considérer que la différence de croissance entre les méristèmes résulte d'une compétition pour une ressource globale, la croissance étant pilotée par un ensemble de règles et sans distinction des processus physiologiques (Fig. 2.35).

Dans de nombreux modèles, la manipulation de l'architecture de la plante se résume à réduire le nombre de méristèmes capables de se développer (e.g. Power JL et al., 1999) ou à contraindre le volume où se développe la plante par des limitations spatiales imposées (voir l'exemple des topiaires, Prusinkiewicz P et al., 1994).

Plusieurs modèles ont abordé de façon plus spécifique les réponses de la plante à la taille, en les considérant comme (i) le résultat direct de la compétition trophique entre organes (De Reffye et al., 1999, Cieslak , 2010 ; Cieslak et al., 2010), (ii) d'une réaffectation du devenir des bourgeons suite à la taille en s'appuyant sur la notion de réitération et de dominance apicale (Lopez et al. 2008), (iii) la résultante de nouvelles probabilités de débourrement des bourgeons, calculées à l'aide d'une chaîne de Markov (e.g. Xia N et al., 2004, 2009a) ou calculées à partir d'une combinaison de plusieurs fonctions empiriques basées sur des variables temporelles et architecturales (voir le modèle SIMWAL, Le Dizès, 1997, 1998 ; Balandier et al., 2000)

2.7 Synthèse

Cette étude bibliographique montre que de nombreuses connaissances existent sur l'architecture des plantes et leur modélisation. De même, un back-ground important a été acquis, notamment dans l'équipe AFEF, sur l'espèce pommier, son architecture, sa plasticité phénotypique en fonction du génotype et des conditions de culture. Le même constat peut être dressé en ce qui concerne la modélisation structure-fonction, domaine dans lequel les recherches ont été très actives ces 20 dernières années. Pourtant, les concepts, modèles et outils disponibles n'ont pas encore été mis en œuvre et regroupés pour réaliser un modèle structure-fonction chez le pommier, qui permette de rendre compte des réactions à la taille.

La suite de ce manuscrit décrit comment j'ai tenté de faire progresser les connaissances et les outils logiciels pour intégrer les pratiques de taille dans un modèle de croissance du pommier. Dans ce but, j'ai conçu une expérimentation pour étudier la réaction de deux cultivars de pommiers ('Fuji' et 'Braeburn') à différentes modalités d'intervention (coupe et suppression) sur différents axes (troncs, sylleptiques), et ceci à différentes périodes (taille estivale et taille hivernale), puis pour les modéliser. Le chapitre suivant présente les matériels et méthodes que j'ai utilisés à cette fin.

3 Matériels et Méthodes

3.1 Introduction

Ce chapitre présente le matériel végétal utilisé dans l'expérimentation menée, les différentes mesures qui ont été effectuées et les principales méthodes d'analyse qui ont été mises en œuvre pour exploiter les données. Enfin, les outils logiciels développés pour la modélisation de la croissance du pommier sont présentés.

3.2 Matériel végétal

3.2.1 Caractéristiques agronomiques des variétés étudiées

Pour constituer le pool de données nécessaire à la compréhension et à la quantification des réactions du pommier à la taille, à l'apprentissage et à l'estimation du modèle, nous avons choisi deux variétés largement étudiées au sein du laboratoire de l'équipe "Architecture et Fonctionnement des Espèces Fruitières" : 'Braeburn' et 'Fuji'. Ceci afin, d'une part de bénéficier des connaissances déjà acquises et d'autre part de compléter des bases de données disponibles (Costes et al., 2003; Renton et al., 2006; Massonnet, 2008). Le choix de ces variétés repose également sur leurs caractéristiques architecturales contrastées (Fig. 3.1) et sur le fait que ces variétés sont parmi les plus cultivées au monde (Hampson & Kemp, 2003).

3.2.1.a. 'Braeburn'

Avec environ 10% de part de marché, c'est la quatrième pomme la plus vendue en France après 'Golden Delicious', 'Gala' et 'Granny Smith' (cf. <http://www.lapomme.org>). 'Braeburn' est une variété bicolore originaire de Nouvelle-Zélande. Elle serait le fruit d'un semis dû au hasard repéré en 1952. Elle est inscrite au catalogue officiel des espèces et variétés de plantes cultivées en France (arbres fruitiers) du Comité technique permanent de la sélection des plantes cultivées (CTPS) depuis 1992. Cette variété présente une architecture de type III (Lepinasse, 1992) mais avec une ramification se rapprochant d'un type II (Lauri et al., 1997; Costes et al., 2003). 'Braeburn' est très ramifiée, et présente surtout beaucoup de rameaux courts (Costes et al., 2003; Fumey et al., 2008). C'est une variété caractérisée par une floraison axillaire abondante sur branches d'un an (Hampson et Kemp, 2003). 'Braeburn' est une variété très productive et nécessite un éclaircissage pour éviter le phénomène d'alternance auquel cette variété est moyennement sensible (Trillot, 2002). En fait, l'alternance est relativement facile à contrôler chez 'Braeburn' mais peut être très sévère si rien n'est fait (Tustin, 1994). L'arbre a une vigueur moyenne et présente une faible sensibilité au feu bactérien et à l'oïdium mais une forte sensibilité à la tavelure, aux acariens et au chancre. L'entrée en floraison de l'arbre peut être très rapide et s'effectue généralement dès la seconde année de plantation (elle peut même intervenir lors de la plantation). Les besoins en froid sont d'environ 1140h en dessous de 7°C (Hampson et Kemp, 2003). La floraison intervient début avril et la maturité des fruits est atteinte de fin septembre à début octobre dans le Languedoc.



Fig. 3.1 : Photographies présentant : à gauche un arbre de la variété 'Braeburn' de 9 ans, greffé sur M9 (de nombreux « spurs » sont présents au sein de la structure caulinnaire) ; à droite un arbre de la variété 'Fuji' de 6 ans, greffé sur M9 et conduit en Solaxe (crédits PÉ Lauri).

3.2.1.b. *'Fuji'*

'Fuji' est également une variété bicolore. Cette variété a été sélectionnée au Japon à partir d'un croisement 'Rall's Janet'×'Delicious' en 1939 (Kikuchi et al. 1996 ; Hampson et Kemp, 2003). Elle est inscrite au catalogue officiel des espèces et variétés de plantes cultivées en France (arbres fruitiers) du CTPS depuis 1993. Cette variété a une architecture de type IV (Lespinasse, 1992). La fructification est en position terminale sur les rameaux fructifères moyens ou longs. Ce cultivar est caractérisé par une rapide entrée en production, mais peu de 'spurs' sont produits dans les premières années (Tustin, 1994). La variété 'Fuji' est très productive, mais a une forte tendance à alterner (Lauri et al., 1995, 1997), ce qui exige d'importantes opérations d'éclaircissage visant à réduire ce phénomène (Massonnet et al., 2008). Elle présente également une forte extinction (Lauri et al., 1997). Peu ramifiés, les axes présentent souvent une large proportion de bourgeons axillaires latents (ca. 40% ; Lauri & Térouanne, 1995 ; Costes & Guédon, 2002). Cependant, ces bourgeons latents ont tendance à devenir végétatif (notion de réveil des latents ; Lauri et al., 1997). Le port de l'arbre évolue à partir d'une forme initiale avec des branches robustes érigées, qui après plusieurs années ploient (Lauri et al., 1995). L'arbre a une vigueur moyenne et présente une faible sensibilité au feu bactérien et à l'oïdium, mais une sensibilité notable à la tavelure, au chancre et aux acariens. Le besoin en froid est estimé à de 600 à 1050 heures en dessous de 7°C (Hampson et Kemp, 2003), ce qui est le cas en Languedoc Roussillon. La floraison s'effectue aux environs de la deuxième semaine d'avril et les pommes atteignent leur maturité en Languedoc dès la deuxième moitié d'octobre.



Fig. 3.2 : À gauche : plantation selon un design aléatoire de scions de 1 an de ‘Braeburn’ et de ‘Fuji’ greffés sur M9 ; À droite, rabattage des plants à 5 nœuds.

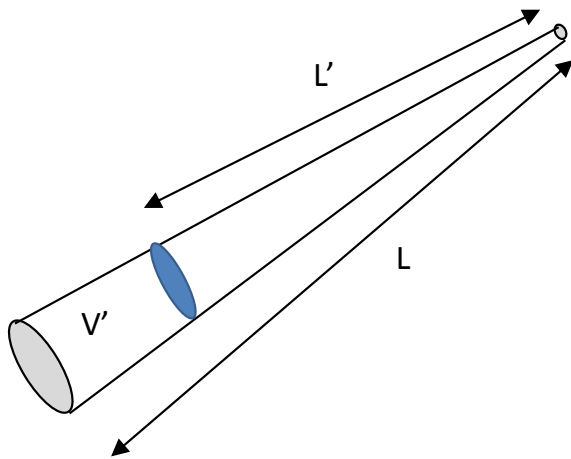


Fig. 3.3 : Choix de l’axe le mieux placé et développé comme futur tronc.

3.2.2 Plantation et conduite

Les deux cultivars ont été greffés sur des porte-greffes de type M9. Ce porte-greffe a été choisi car il est parmi les plus utilisés en arboriculture fruitière. En effet, M9 représente 85% de la production française de porte-greffe de pommiers certifiés en 2000 (Trillot et al., 2002). D'autre part, il s'agit d'un porte-greffe nanisant qui induit une précocité dans l'entrée en floraison et donc limite la durée de la période juvénile (Webster & Wertheim, 2003). Des scions de 1 an ont été plantés début mars 2007 dans une parcelle du verger de l'unité expérimentale INRA de Melgueil, situé à Mauguio (au sud-est de Montpellier, 43°36'N 3°58'E). Le climat y est de type méditerranéen, caractérisé par un hiver doux et humide et un été chaud et sec. Des analyses de sol antérieures ont montré un sol de type sableux-argilo-limoneux (Massonnet, 2004 ; Segura, 2007). La parcelle d'environ 1ha est constituée de 10 rangs de 88 arbres plantés suivant une orientation Nord-Ouest / Sud-Est. Quarante arbres ont été plantés par cultivar et par modalité dans une configuration randomisée (cf. plan de la parcelle en annexe A). Les distances de plantation des arbres sont respectivement de 5 mètres pour l'inter-rangs et de 2 mètres pour la distance inter-arbres. Les arbres ont été tuteurés à la plantation. Un palissage constitué de 3 fils placés respectivement à 65 cm, 1,5 m et 2,25 m complète le tuteurage pour le maintien des arbres. Un système d'irrigation a été mis en place afin de fournir aux arbres des conditions hydriques optimales. Les parcelles ont été fertilisées annuellement, et régulièrement traitées contre les phytoagresseurs, selon les conseils techniques du Centre d'études techniques agricoles Hérault-Vidourle. Les inter-rangs ont été enherbés de manière à préserver la structure du sol et à réduire le lessivage de la fertilisation. Les arbres ont été rabattus après la plantation (5 nœuds ont été laissés ; Fig. 3.2) afin d'homogénéiser les plants et de pouvoir obtenir une ramification sylleptique "naturelle". En effet, les rameaux sylleptiques des scions développés en pépinières sont généralement supprimés afin de préformer les arbres selon les méthodes de conduites couramment employées par la profession. Après rabattage, seul le rameau le plus développé a été conservé comme futur tronc (Fig. 3.3).

Durant la première année de croissance, 4 modalités de taille en vert ont été expérimentées, suivi à la fin de cette première année par 4 modalités de taille d'hiver. Durant la seconde année de croissance, les arbres ont été éclaircis manuellement afin que la présence non homogène de fruits ne concurrence pas la croissance végétative.



Si l'on considère un axe comme un cône, avec L sa longueur totale et L' la longueur de la partie restante, le volume V' de la partie restante est inférieur à la moitié du volume total de l'axe lorsque :

$$L' \leq \sqrt{\frac{1}{2}} L$$

Soit $\sim L' \leq 0,7 L$

Fig. 3.4 : Méthodologie employée pour la coupe des latéraux dans les modalités HCL effectuées en été ou en hiver 2007. Après avoir mesuré chaque axe, la coupe a été réalisée en enlevant 70% de la longueur de l'axe.

3.3 Expérimentation

A l'heure actuelle, les connaissances concernant les réponses à la taille sont principalement descriptives et certaines questions restent totalement ouvertes : y a-t-il au sein de l'arbre taillé une re-répartition de la croissance suite à la taille ? Observe-t-on, sur des arbres taillés, l'apparition de nouvelles ramifications ? Est-ce que les axes restants ont une croissance supérieure aux axes témoins ? La taille entraîne-t-elle une modification du plastochrone apparent (i.e., la durée entre deux apparitions consécutives de feuilles développées d'un axe), sur les axes restants ? Les réponses à ces questions sont des points importants pour la conception du modèle. En effet, il est nécessaire de connaître le devenir de l'ensemble des bourgeons au sein d'un arbre à la fois en termes de capacités de morphogénèse et en termes de compétition mutuelle afin de déterminer les règles sous-jacentes qui pilotent la croissance.

Afin d'apporter des éléments de réponses à ces questions, plusieurs paramètres ont été testés : la période de taille, le type de taille et le type des axes taillés. Premièrement, nous avons décidé d'analyser les réponses de l'arbre à la taille suivant deux périodes d'intervention : en été et en hiver. Le choix de ces périodes a été fait par rapport aux connaissances décrites dans la littérature et exprimées par les professionnels. Pour la taille d'été, nous avons choisi d'intervenir fin juillet - début août afin de tailler des axes bien développés et espérer obtenir des réponses significatives du fait notamment au temps restant dans la saison de végétation (arrêt de croissance aux alentours de mi-octobre). Pour la taille d'hiver, la région Languedoc-Roussillon n'étant pas une région à fortes gelées, nous avons décidé d'intervenir fin décembre - début janvier pour la taille. Ensuite, concernant le type de taille, nous avons expérimenté les deux grands types de tailles à savoir : la coupe d'un axe (i.e. le raccourcissement d'un axe) et la suppression d'un axe (i.e. l'enlèvement total de l'axe dès sa base d'insertion sur l'axe porteur). Dans le cas de la coupe, nous avons choisi d'enlever plus de la moitié de la biomasse des axes taillés : ce qui pour la coupe des latéraux, en les considérant comme des cônes, a équivalu à enlever 70% de leur longueur (Fig. 3.3). Pour la coupe des troncs et du fait de leur ramification, nous avons décidé de couper ces derniers à la moitié de leur longueur (en nombre de métamères), ce qui a représenté en août 2007 à une coupe au niveau du 25^{ème} métamère. Pour les suppressions, deux modes ont été retenus suivant la sévérité de la suppression : i) suppression de la moitié de la biomasse sylleptique (i.e. après avoir calculé le volume de chaque axe suite à la description des arbres avant taille, un choix a été fait pour enlever la moitié de ce volume en sélectionnant certaines branches latérales à supprimer) ; ii) suppression de la totalité des axes latéraux. Enfin, deux types d'axes ont été taillés : l'axe principal (ou tronc) et les axes sylleptiques (d'ordre 2), appelés par la suite latéraux.

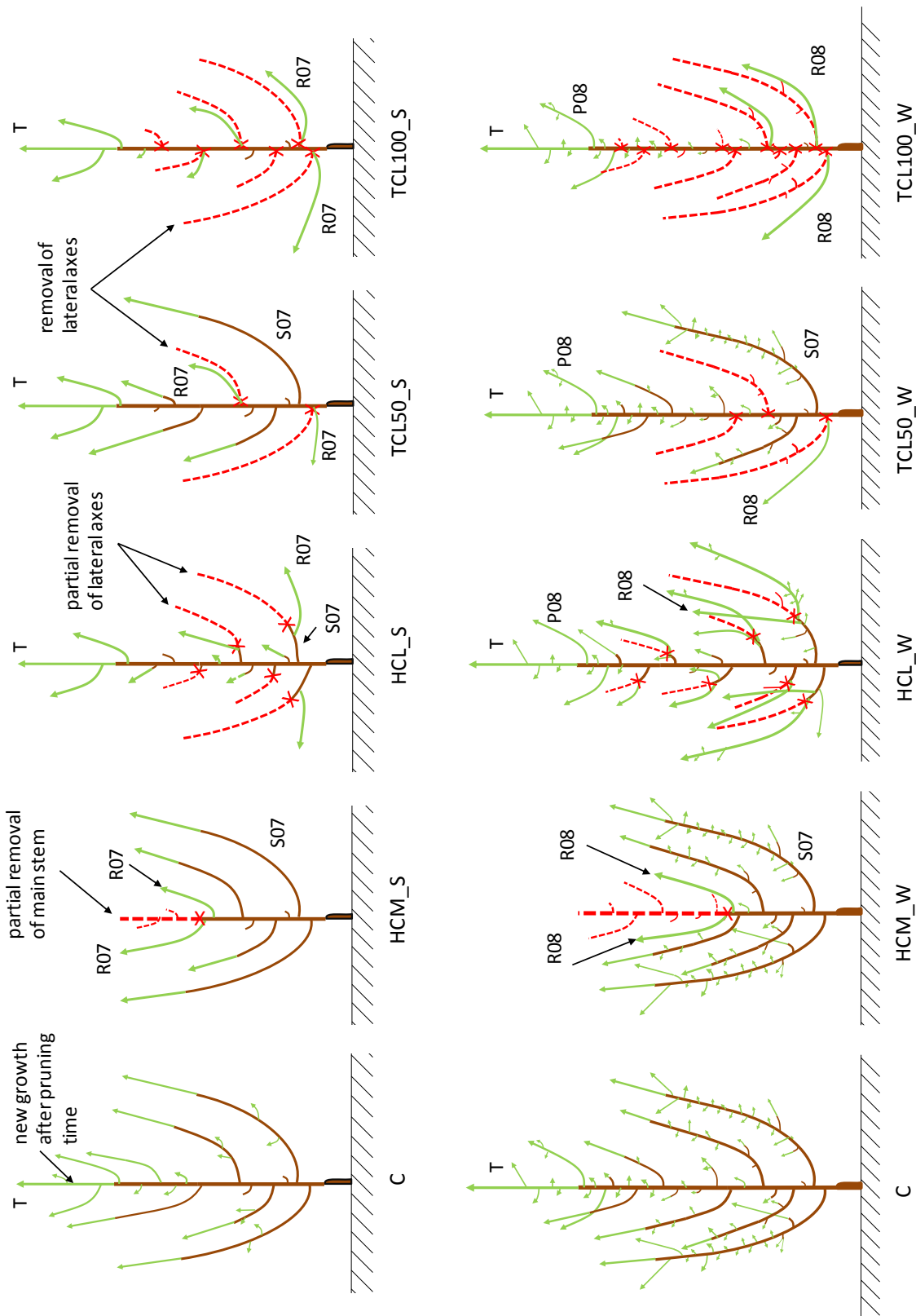


Fig. 3.5 : Représentation des arbres témoins (C) et des modalités de coupe (du tronc, HCM, des rameaux latéraux, HCL) et de suppression (de la moitié des rameaux latéraux, TCL50, de tous les latéraux, TCL100) effectuées en été 2007 (_S) ou en hiver 2007 (_H). Trois catégories d'entre-nœuds sont définies : les entre-nœuds développés avant la taille (en marron foncé), les entre-nœuds enlevés (en rouge) et ceux qui se sont développés après la taille (en vert clair). Les points de coupe sont représentés par un X.

La combinaison de ces trois paramètres (période de taille, type de taille et type des axes taillés) conduit à différentes modalités de taille qui ont été définies. Quatre modalités de taille ont été effectuées en août 2007 (voir Fig. 3.5). Parmi ces quatre modalités, deux modalités de coupe ont été réalisées : coupe du tronc à la moitié de sa longueur (HCT_S) et coupe de la moitié de la biomasse des rameaux latéraux (HCL_S). S'ajoute à cela deux modalités de suppression : suppression de la moitié des rameaux latéraux (TCL50_S) et suppression de la totalité des rameaux latéraux (TCL100_S). La modalité témoin n'a subi aucune intervention de taille (noté C). Pour les modalités de suppression, les axes supprimés ont été taillés à environ 2 mm de leur base, sans bourgeons visibles. Quatre autres modalités de taille, équivalentes à celles effectuées en été, ont été effectuées en décembre 2007 (taille d'hiver).

3.4 Description des différents niveaux d'organisation

La description architecturale des arbres a été effectuée à l'aide de matériels très simples : mètre à ruban, pied à coulisse digital, ordinateur et batterie (table, chaise et escabeau). La saisie de l'architecture d'un arbre a été effectuée sous Excel® suivant le codage MTG défini par Godin et al. (1997, 1998). Un exemple d'arbre codé en MTG est présenté en annexe B. La description des arbres a été réalisée à 4 échelles suivant la méthodologie effectuée pour les études précédentes (Costes et al., 2003 ; Segura, 2006) : la plante, l'axe, l'unité de croissance (UC) et le métamère. Différentes catégories d'axes ont été considérées suivant la longueur maximale des UCs : les axes longs (notés L pour « long »), moyens (notés M, pour « medium ») ou courts (notés S, pour « short ») ; les rameaux courts ne possèdent que des UCs qui mesurent moins de 5 cm (UCs courtes notées C ou I si florale) ; les rameaux moyens possèdent des UCs courtes ou moyennes (dont la longueur est comprise entre 5 et 20 cm, notées W ou J si florale) et les rameaux longs possèdent au moins une UC longue (longueur supérieure à 20 cm, notée U). Pour chaque Axe et pour chaque UC, la date de l'année de croissance a été associée à chaque type afin de différencier les axes sylleptiques des axes proleptiques. Pour chaque axe, plusieurs variables géométriques ont été collectées : longueur des différentes UC et diamètre basal et diamètre apical des axes longs et moyens. Enfin, une variable « remarque » a permis de noter les différents incidents comme la casse d'un axe par le vent.



Fig. 3.6 : À gauche, arbre de la variété ‘Braeburn’ taillé selon la modalité TCL50_W ; à droite, arbre de la variété ‘Fuji’ taillé selon la modalité HCL_S.



Fig. 3.7 : Marquage hebdomadaire de la dernière feuille apparue afin de suivre la dynamique de croissance des axes. Le marquage a été réalisé durant la première saison de végétation (2007).

L'ensemble de la partie caulinaire des arbres de la modalité témoin et des modalités de taille d'été a été décrit au niveau topologique le plus fin (métamère) avant taille (juillet 2007) et après taille (décembre 2007). En décembre 2008, la complexité des arbres suite à leur deuxième année de croissance (Fig. 3.6) et le nombre de modalités de taille ne nous a pas permis dans le temps imparti de relever la totalité de l'architecture du système caulinaire des arbres. Aussi, nous avons procédé à un échantillonnage : le système caulinaire de 20 arbres par modalité a été décrit partiellement. Les troncs de ces arbres, mesurés à la fin de la seconde année de croissance (2008) ont été décrits de la même façon que les troncs des arbres suite à la première année de croissance. Les métamères ont été comptabilisés, et les longueurs et diamètres mesurés. Le long de ces troncs, nous avons choisi de mesurer un axe d'ordre 2 par arbre, caractéristique de sa catégorie afin de pouvoir comparer ces différentes catégories entre elles :

- un axe sylleptique développé en 2007 avant la taille pour chaque arbre de chaque modalité de taille (excepté pour les modalités de suppression de tous les rameaux latéraux) ;
- un axe proleptique développé en 2008 pour chaque arbre ;
- un axe long "released" développé en 2007 pour les modalités de taille d'été ;
- un axe long "released" développé en 2008 pour les modalités de taille d'hiver.

Chacun de ces axes a été décrit à l'échelle du métamère avec une mesure de la longueur de leurs UCs et du diamètre basal. La ramification des troncs et des axes échantillonnés a été également décrite à l'échelle de l'axe.

Enfin, les réactions des modalités de taille d'hiver ont été mesurées en décembre 2009, en termes de croissance primaire (nombre de métamères et longueur de la pousse annuelle) des troncs et des branches échantillonnées. Le diamètre basal du tronc a été également mesuré pour toutes les modalités.

Tableau 3.1 : dates et couleurs des liens pour le relevé de suivi de croissance. m représente un lien métallique alors que l'indication de la couleur seule correspond aux liens plastiques utilisées (voir Fig. 3.7)

Date de mesure	Couleur utilisée
26/04/07	Vert clair m
30/04/07	Blanc m
03/05/07	jaune m
07/05/07	Vert foncé m
10/05/07	Vert transparent m
15/05/07	Blanc m
20/05/07	Vert foncé m
23/05/07	Jaune m
26/05/07	Vert foncé m
02/06/07	Vert transparent m
07/06/07	Blanc m
14/06/07	Vert transparent m
20/06/07	Violet
27/06/07	rouge
04/07/07	Jaune
12/07/07	Bleu
19/07/07	Blanc
26/07/07	Rose
02/08/07	Jaune
09/08/07	Orange
17/08/07	Violet
23/08/07	Jaune
30/08/07	Bleu
06/09/07	Blanc
13/09/07	Rouge
21/09/07	Rose
27/09/07	Violet
04/10/07	Orange
15/10/07	Bleu
30/10/07	Rouge

3.5 Suivi de croissance

Avant de décrire topologiquement les arbres, nous nous sommes intéressés à la dynamique de mise en place des métamères chez les axes des arbres témoins et des arbres taillés en été. Afin de suivre la croissance primaire de ces différents axes, des liens de différentes couleurs ont été posés de façon hebdomadaire au niveau de la dernière feuille apparue (Fig. 3.7). Nous avons considéré cette dernière feuille comme étant la feuille, dont la longueur est inférieure à 2 cm et bien détachée du "cluster" apical (Fig. 3.7, photographie de droite). Les différentes couleurs des marqueurs utilisés, associées aux différentes dates de mesures, sont présentées au tableau n°3.1. Dans un premier temps, seuls les axes des arbres témoins (troncs, et axes sylleptiques dès leur apparition) ont été suivis, les premiers marquages ayant été effectués fin avril 2007. Dès la date de la taille d'été (9 août 2007), tous les axes des arbres témoins et les axes restants des arbres taillés ont été marqués et certains de ces axes ont été suivis (tous les troncs, ainsi que deux sylleptiques longs par arbre en moyenne). De même, les axes apparus consécutivement à la taille (« released axes ») ont été également suivis. Il est important de remarquer que concernant la date d'apparition des axes, une imprécision au niveau du premier intervalle (borné par la date d'apparition et le premier marquage) a été relevée du fait que le jour de « débourrement » des bourgeons axillaires n'a pas été pris en compte. Aussi, lors de l'analyse, seuls les intervalles de temps bien délimités ont été considérés (i.e. bornés par deux marquages successifs). Lors du relevé topologique (décembre 2007), les dates correspondantes aux marqueurs ont été relevées dans le fichier MTG pour chaque métamère des axes suivis.

À partir du fichier MTG, le nombre de métamères par intervalle de mesure a été extrait pour chaque axe suivi à l'aide de fonctions d'extraction, développé en AML-Py (Pradal et al., 2007). Une macro Excel® a été ensuite utilisée pour déduire de ce nombre de métamères, le taux de croissance par intervalle de temps pour différents types d'axes longs : tronc, sylleptiques, axes émis suite à la taille (« released axes »), suivant la formule :

$$t_c = \frac{Nb_{m_i} - Nb_{m_{i-1}}}{t_i - t_{i-1}}$$

où Nb_{m_i} et $Nb_{m_{i-1}}$ représentent respectivement le nombre de métamères aux intervalles $i-1$ et i dont les durées (en jours) équivalent à t_{i-1} et t_i . Le taux moyen d'accroissement (nombre de métamères par jour) a ensuite été calculé pour chaque type d'axe à partir de chaque population d'axes.

Pour chaque intervalle de temps séparant les dates de suivi de croissance sur la période de végétation, des ANOVA ont été réalisées : 1) pour les axes des arbres témoins, afin de déterminer l'effet du cultivar, l'effet du type d'axe considéré et leur interaction sur le taux moyen de croissance ; 2) pour chaque cultivar, à partir de la date de taille, afin de déterminer l'effet du type de taille (modalité) sur le taux moyen de croissance des différents axes. De plus, les données de température et d'hygrométrie (température moyenne et le taux moyen d'hygrométrie, correspondant à la moyenne des précipitations et de l'irrigation, pour chaque intervalle de temps) ont été considérées. Celles-ci ont été relevées par la station météo située juste à proximité de la parcelle d'expérimentation. Des corrélations linéaires ont été recherchées entre température moyenne ou hygrométrie moyenne observée sur chaque intervalle de temps et le taux moyen de croissance des axes. La significativité des coefficients de Pearson a été considérée.

3.6 Comparaison des réactions aux interventions de taille

L'analyse statistique des données correspondant à la comparaison entre taille d'été et taille d'hiver est présentée plus en détail dans le chapitre 4.3. En résumé, un ensemble de variables décrivant la croissance primaire, la croissance secondaire et la ramification a été extrait de la base MTG en utilisant le logiciel V-Plants. Un exemple de fonctions d'extraction est présenté en annexe 3. L'analyse a été organisée en quatre étapes. Premièrement, les fréquences d'apparition de nouveaux axes sous les points de coupe ou au niveau des suppressions ont été comparées par le test de Mann Witney. Deuxièmement, des Anova à trois facteurs qualitatifs (types d'axe, variétés et modalités de taille au sens de coupes ou suppressions) ont été réalisées sur le nombre de métamères et les longueurs des axes. Ces analyses ont été réalisées sur les deux cycles de croissance observés et pour les tailles d'été et d'hiver considérées séparément. En effet, les réactions aux tailles d'été et d'hiver concernent des temps de développement différents qui n'ont pas été considérés comme deux modalités comparables. Troisièmement, le nombre de rameaux axillaires développés a été comparé par des Anova à trois facteurs. Enfin, les diamètres et leur évolution ont été analysés par une Anova pour données répétées, dans laquelle la structure de la matrice de variance-covariance des résidus a été intégrée au modèle. Pour les variables quantitatives continues (nombre d'entre-nœuds, longueur des axes, diamètre) sur lesquelles des analyses de variance (ANOVA) ont été réalisées, les conditions de normalité et d'égalité des variances ont été vérifiées. L'ensemble des analyses statistiques a été réalisé soit le logiciel R (version 2.9.2).

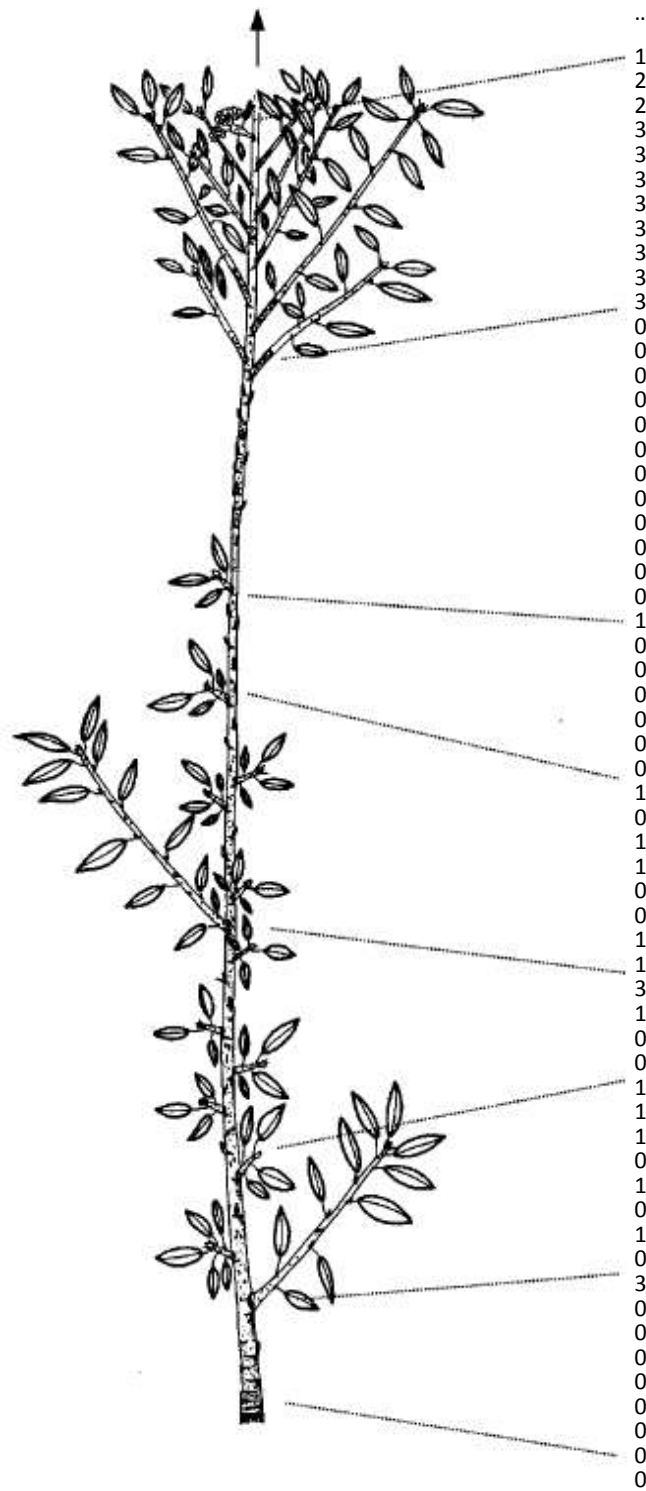


Fig. 3.8 : Schéma représentant à gauche la portion (basale) de la pousse annuelle d'un tronc de pommier âgé de 1 an et à droite : sa séquence de ramification. 0 représente un bourgeon latent ; 1 : rameau court ; 2 : rameau moyen ; 3 : rameau long (source : Guédon et al., 2001).

3.7 Modélisation

3.7.1 Choix d'un langage de programmation

Après des tests effectués sur la plateforme L-systèmes "L-studio" (voir <http://algorithmicbotany.org/lstudio/>), nous avons décidé avec l'équipe VP d'utiliser le formalisme L-système pour la réalisation du modèle en utilisant le logiciel L-Py (Boudon et al., 2010). Ce logiciel se base sur une architecture semblable à L-studio. L'avantage d'employer L-Py pour développer des modèles L-système, outre qu'il soit développé sous licence libre, est que : 1) le langage Python, très utilisé dans le monde scientifique, permet la réutilisation de composants logiciels tiers (e.g. module de statistique RPy, ou module de calcul scientifique et de simulation SciPy) ; 2) l'intégration de simulations au sein de la plateforme OpenAlea est grandement facilitée du fait de l'utilisation de modules communs entre ces deux logiciels (e.g. bibliothèque de représentation des plantes en 3D PlantGL).

3.7.2 Présentation du modèle et validation

Le modèle est présenté en détail dans le chapitre 5. Afin de calibrer le modèle, nous avons utilisé les séquences de ramification des arbres témoins suite à leur première année de croissance (voir Fig. 3.8). L'extraction de ces séquences s'est faite suivant la méthodologie explicitée dans Guédon et al. (2001). La méthode de comparaison des séquences mesurées avec les séquences simulées est également décrite dans le chapitre 5.

4 Analyse comparative des réponses du pommier à la taille

4.1 Introduction

Ce chapitre présente les différentes analyses que j'ai réalisées sur les données recueillies lors des trois années de l'expérimentation. Il est structuré en deux parties.

La première partie présente la croissance en première année (2007) puis les effets de la taille d'été réalisée durant cette même année. Elle débute par la comparaison des vitesses de croissance de différentes catégories d'axes chez des arbres ayant subi une taille d'été par rapport aux arbres témoins. Est abordée ensuite une étude comparative sur différents paramètres de la croissance 2007 comme le nombre d'axes développés, le nombre d'entre-nœuds moyen par arbre, la longueur et le nombre d'entre-nœuds des axes, ceci pour les arbres des différentes modalités de taille d'été par rapport aux arbres témoins. Ces résultats ont été présentés sous forme d'un poster au colloque ISHS IX International Symposium on Integrating Canopy, Rootstock and Environmental Physiology in Orchard Systems¹¹, (Fumey D. et al., *Effects of Pruning on the Apple Tree: from Tree Architecture to Modeling*, Acta Horticulturae, à paraître). Le texte à paraître dans les Proceedings de ce colloque termine cette première partie de chapitre.

La seconde partie présente l'étude qui a été effectuée sur différents paramètres caractérisant la croissance primaire, la croissance secondaire et la ramification suite aux différentes modalités de taille d'été et d'hiver, ceci pour deux cycles de croissance. Cette étude est présentée sous la forme d'un manuscrit qui est en cours d'acceptation auprès du journal *American Journal of Botany* et qui s'intitule :

How young trees cope with the removal of whole or part of shoots: an analysis of local and distant responses to pruning in 1-year-old apple trees.

¹¹ Voir <http://www.nysaes.cornell.edu/hort/ishs/index.php>

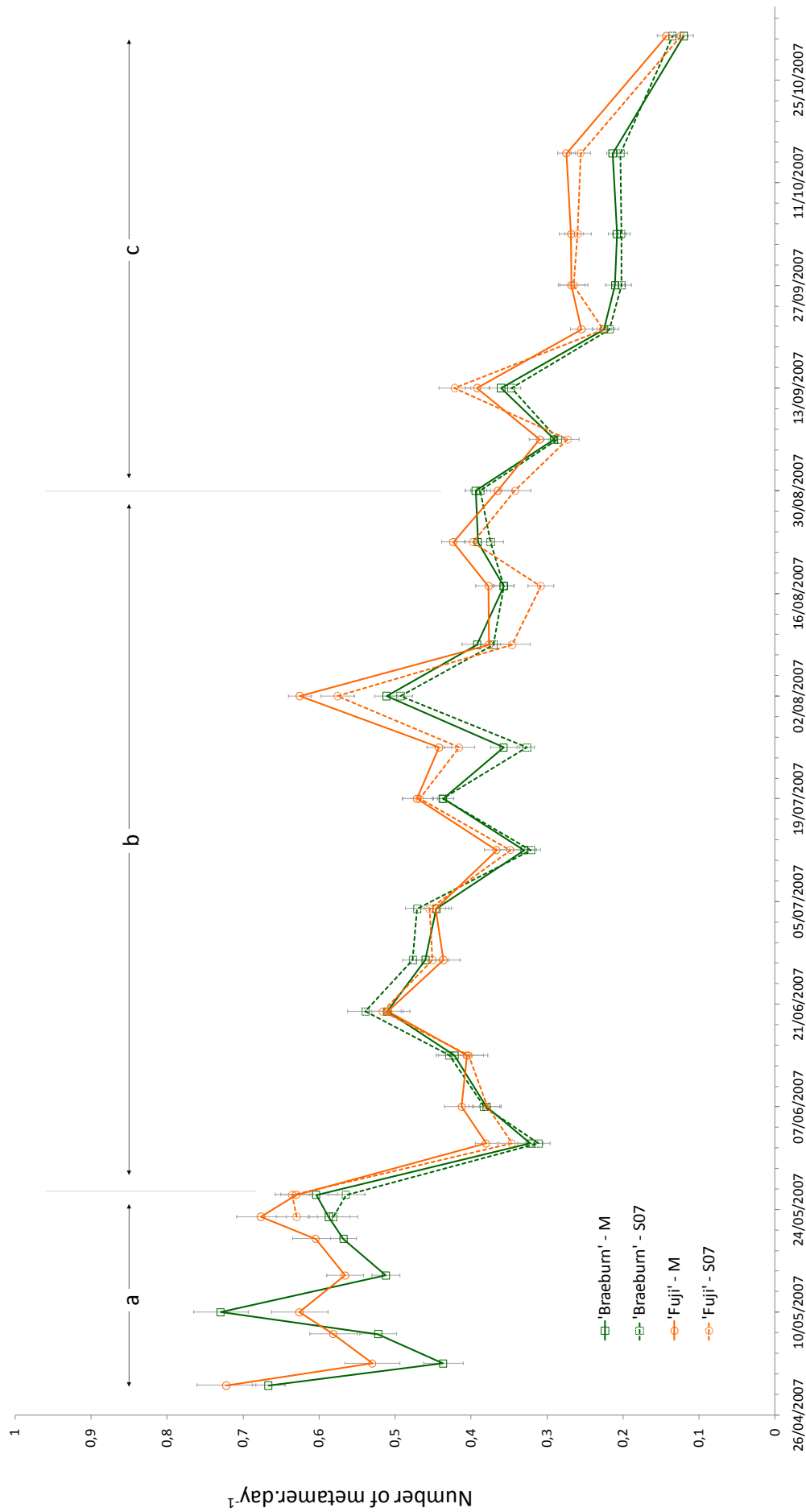


Fig. 4.1 : Accroissement moyen (nombre moyen de métamères par jour $\pm$ SE) des troncs (M) et des axes sylleptiques (S07) pour les arbres témoins de 'Braeburn' et 'Fuji' . Le taux de croissance durant un intervalle de temps est reporté à la fin de cet intervalle.

4.2 Analyse de la vitesse de croissance des axes en première année

Cette partie présente une étude concernant la vitesse de croissance des différents axes apparus au sein des arbres observés au cours de leur première année de croissance. Cette étude a été entreprise pour répondre de façon spécifique aux questions sous-jacentes suivantes : i) est ce que la taille d'un ou de plusieurs axes modifie la vitesse de croissance des axes restants ? et ii) est ce que la vitesse de croissance des axes apparus consécutivement à la taille est différente de celle des axes en croissance ?

La méthodologie de suivi de croissance et le calcul du taux d'accroissement sont présentés dans le chapitre 3.5. Seuls les rameaux longs (tronc, sylleptiques, et axes apparus suite à une taille et appelés « released axes ») ont été considérés ci-après.

4.2.1 Accroissement moyen

4.2.1.a. Dynamique de croissance chez les arbres témoins

Suite aux mesures du nombre de métamères apparus chaque semaine, depuis le début du cycle de végétation 2007, un taux moyen de croissance (nombre moyen de métamères apparus par jour) a été calculé pour différents types d'axes longs : tronc, sylleptiques, et "released axes" (voir chapitre 3.5).

La figure 4.1 présente l'évolution de ce taux de croissance durant la période de relevés (mi-avril, fin octobre) pour les axes principaux (M) et des axes sylleptiques (S07) chez les deux cultivars étudiés. Les axes sylleptiques dont la croissance moyenne est présentée sur cette figure correspondent aux premiers axes sylleptiques suivis (i.e. les axes sylleptiques qui ont commencé à se développer à partir de mai 2007). Différentes phases apparaissent dans l'évolution du taux de croissance. En effet, une première phase, du 26 avril jusqu'au 26 mai, présente un taux moyen de croissance élevé, fluctuant entre $0,44 \pm 0,03$ à $0,73 \pm 0,04$ métamères.j⁻¹ chez 'Braeburn' et $0,52 \pm 0,04$ à $0,72 \pm 0,04$ métamères.j⁻¹ chez 'Fuji'. Une seconde phase peut être considérée du 26 mai jusqu'au 30 août : le taux de croissance fluctue alors de $0,32 \pm 0,02$ à $0,51 \pm 0,02$ métamères.j⁻¹ pour 'Braeburn' et de $0,37 \pm 0,02$ à $0,62 \pm 0,10$ métamères.j⁻¹ pour 'Fuji'. Il est intéressant de remarquer dans cette seconde phase une forte augmentation du taux d'accroissement sur l'intervalle de temps du 26 juillet au 2 août. Enfin, une dernière phase peut être définie du 30 août au 30 octobre 2007, présentant une diminution du taux de croissance. Le taux de croissance chez les deux cultivars est aux alentours de 0,4 métamères.j⁻¹ en début de phase, puis diminue pour atteindre un taux final de $\sim 0,1$ pour les deux cultivars.

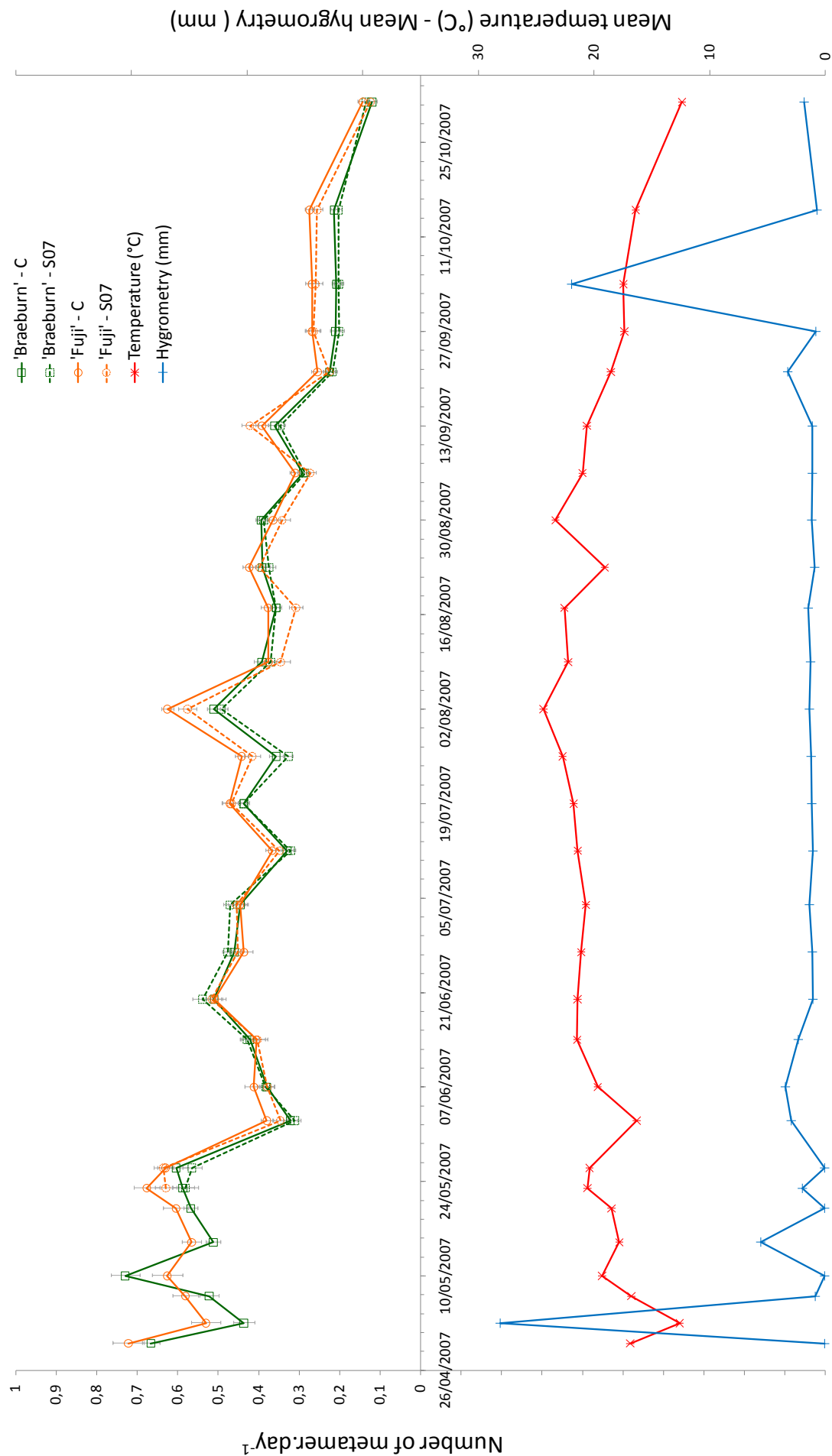


Fig.4.2 : Accroissement moyen (nombre moyen de métamètres par jour $\pm$ SE) des troncs et des axes sylleptiques pour les arbres témoins de 'Braeburn' et 'Fuji' comparé à l'évolution de la température moyenne (en rouge) et l'hygrométrie moyenne (en bleu ; précipitations + irrigation).

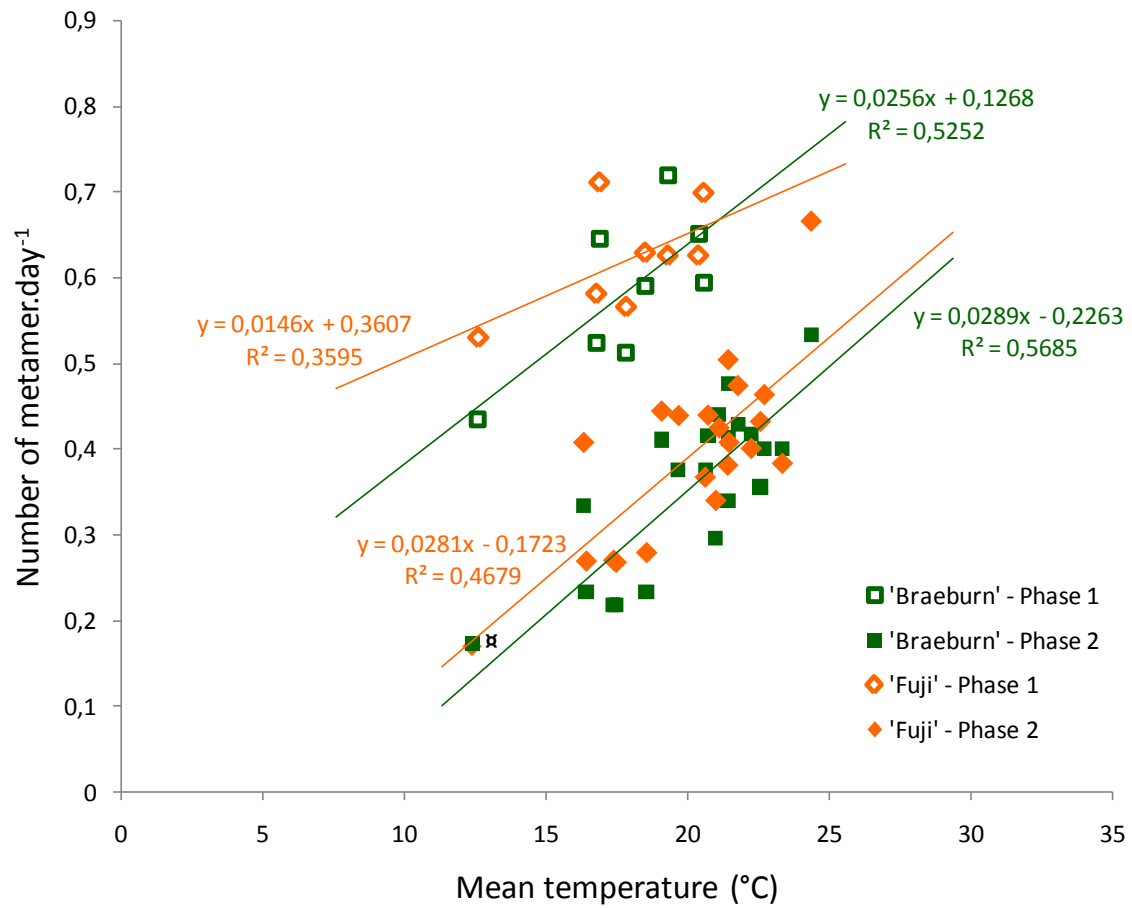


Fig. 4.3 : Accroissement moyen (nombre moyen de métamères par jour $\pm$ SE) des troncs pour les arbres témoins de 'Braeburn' et 'Fuji' en fonction de la température moyenne. Deux phases ont été considérées : la phase 1 s'étend du 26/04/2007 au 26/05/2007 et la phase 2 du 26/05/2007 au 31/10/2007. □ : valeurs d'accroissement moyen des troncs non utilisées pour le calcul des régressions linéaires (ces valeurs correspondent au dernier intervalle de mesure).

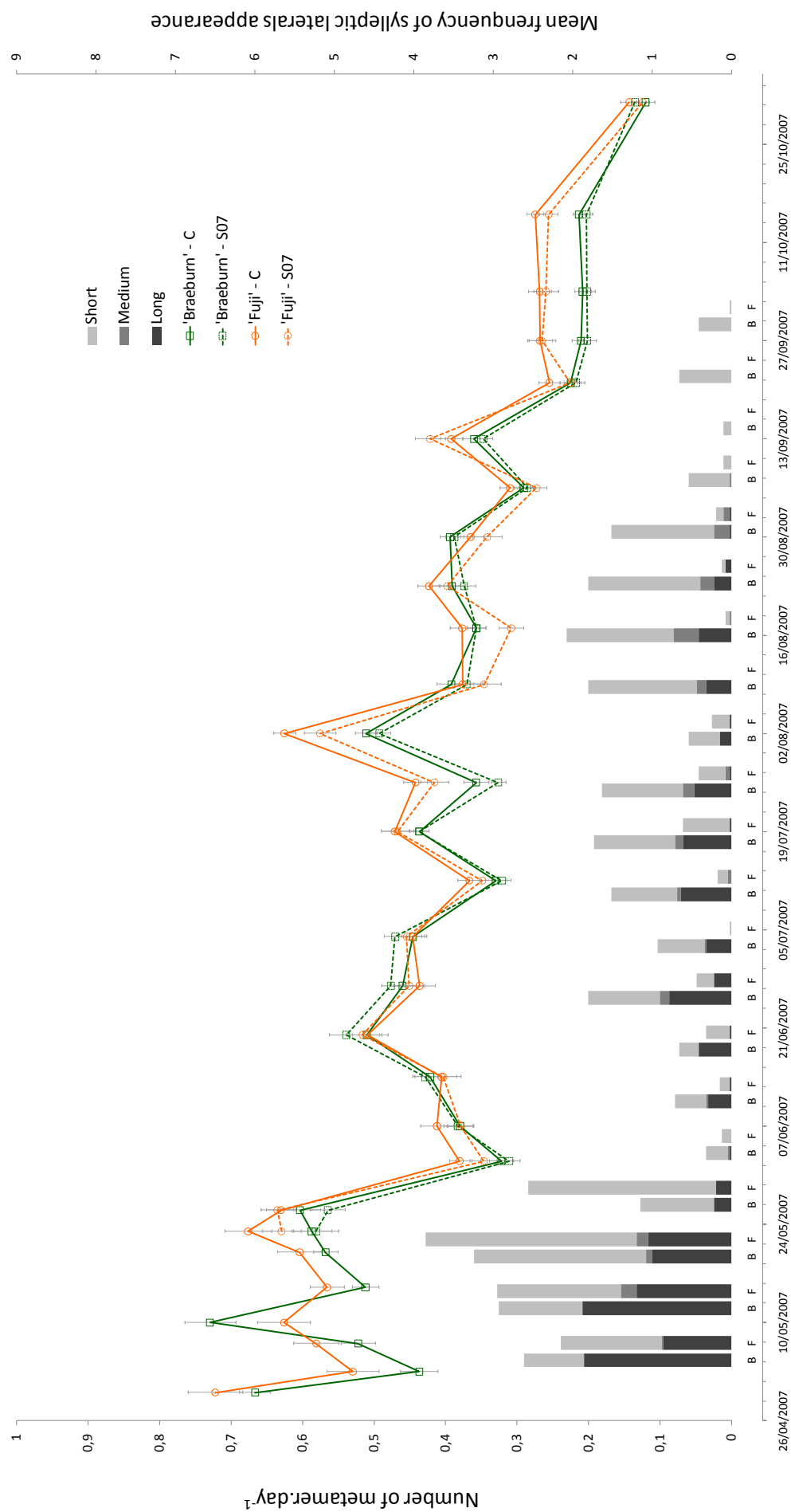


Fig. 4.4 : Accroissement moyen (nombre moyen de métamères par jour $\pm$ SE) et des axes sylleptiques pour les arbres témoins de 'Braeburn' et 'Fuji' comparé à l'évolution de la fréquence moyenne d'apparition des axes sylleptiques (calculée sur 40 arbres par cultivar). Le type d'axe sylleptique est représenté : long (gris foncé), moyen (gris) et court (gris clair).

Si on compare l'évolution du taux de croissance avec l'évolution de la température moyenne pour chaque intervalle de mesure (Fig. 4.2), il est intéressant de remarquer que les fluctuations de la première phase de croissance suivent celles de la température. De plus, le pic de taux de croissance observé chez les deux cultivars sur l'intervalle de temps du 26 juillet au 2 août correspond au maximum des températures moyennes (24,4 °C). Par contre, l'évolution de l'hygrométrie, qui correspond à la moyenne des précipitations et de l'irrigation sur les intervalles de temps considérés, ne présente aucune corrélation évidente avec les fluctuations du taux de croissance.

La figure 4.3 montre la corrélation entre le taux de croissance et la température moyenne. Deux périodes ont été considérées : la première période correspond aux mesures effectuées avant le 26 mai 2007 alors que la seconde s'échelonne du 26 mai au 30 octobre 2007 (et regroupe donc les deux dernières phases précédemment décrites). La corrélation entre taux de croissance et température est significative chez 'Braeburn' pour les deux périodes (d'après la corrélation de Pearson, avec $p < 0,05$) et n'est significative chez 'Fuji' que pour la seconde période (avec $p < 0,05$). Les pentes des droites de régression linéaires sont similaires entre les deux cultivars pour la seconde période et entre les deux périodes chez 'Braeburn'. L'intersection des droites de régression de la deuxième période avec l'axe des températures peut être interprétée comme indiquant la température de base pour le développement. Cette valeur est de 7,83°C pour 'Braeburn' et de 6,13°C pour 'Fuji'.

La figure 4.4 présente l'évolution du taux de croissance en comparaison avec la fréquence moyenne d'apparition des rameaux sylleptiques suivant leur type, long moyen ou court. On remarque ainsi que la fréquence d'apparition des rameaux sylleptiques (longs et courts) est plus élevée avant le 26 mai 2007 qu'après cette date, quelque soit le cultivar. De plus, la proportion de rameaux courts versus rameaux longs augmente pour les deux dernières dates.

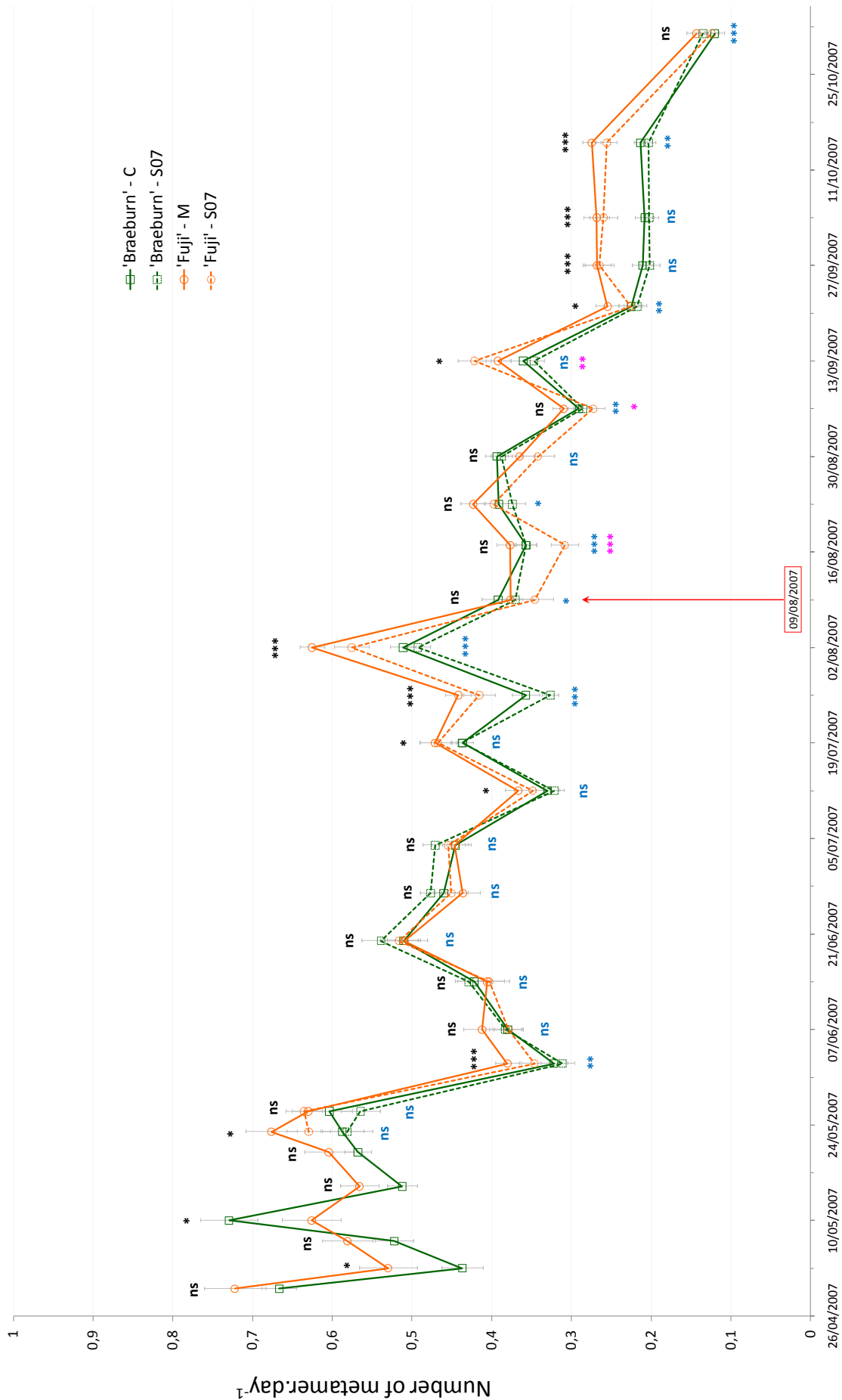


Fig. 4.5 : Accroissement moyen (nombre moyen de métamères par jour $\pm$ SE) des troncs (M, main stem ; ligne continue) et des branches sylleptiques (S07 ; ligne pointillée). Le taux de croissance durant un intervalle de temps est reporté à la fin de cet intervalle. Pour chaque date : le libellé noir (au dessus des courbes pour chaque date de relevé) indique l'effet du facteur cultivar (ns, *, **, **** : non significatif, significatif au seuil de 0,05, significatif au seuil de 0,01 et significatif au seuil d'0,001 respectivement), le libellé bleu (en dessous des courbes) indique l'effet du facteur type d'axe (M ou S07) et le libellé rose (le plus bas sur le graphique lorsqu'il est présent) indique l'effet de l'interaction entre les facteurs cultivar et type d'axes. La flèche rouge représente la date de taille d'été

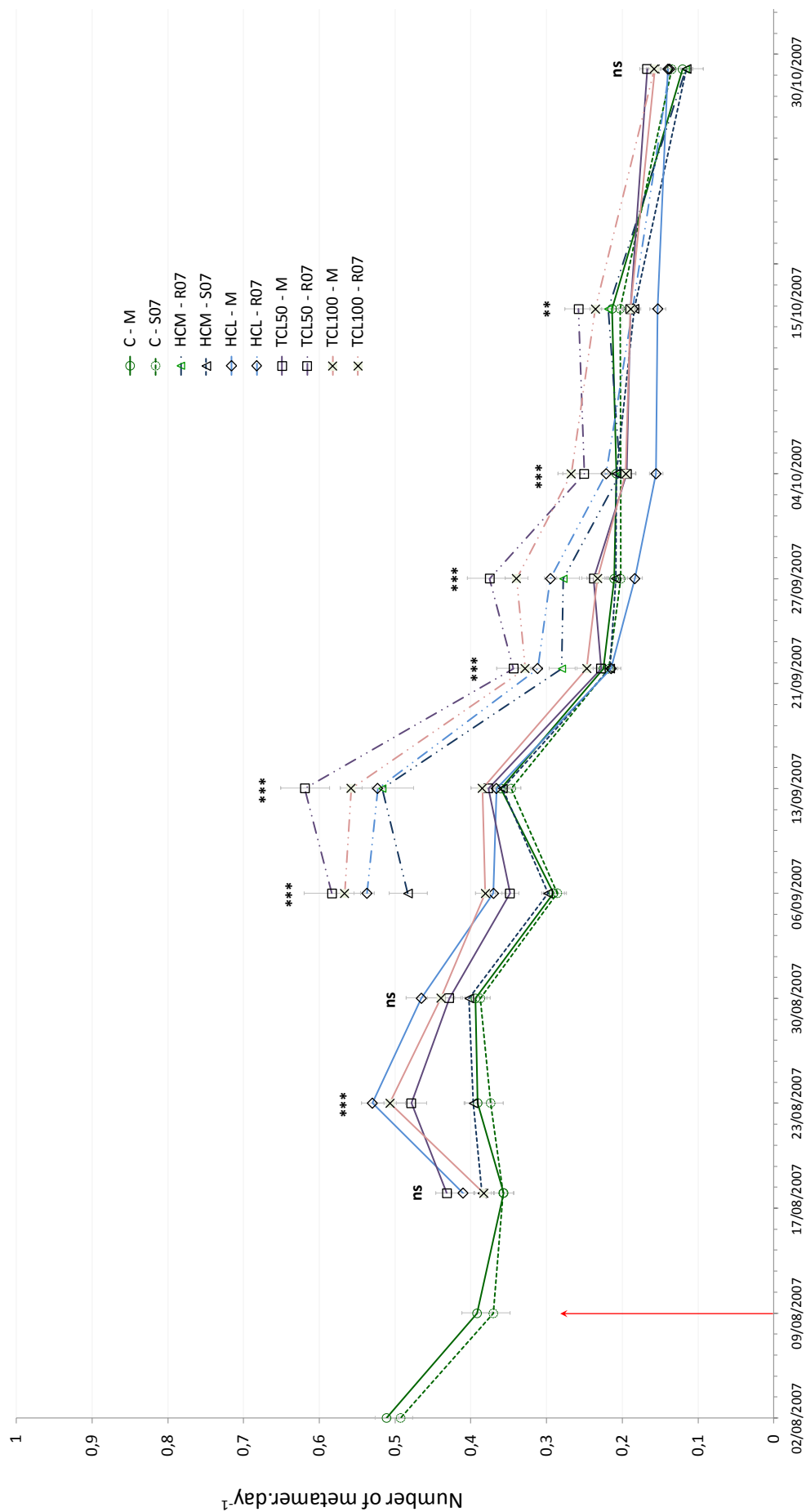


Fig. 4.6 : Accroissement moyen (nombre moyen de métamères par jour $\pm$ SE) des différents axes chez 'Braeburn'. Le taux de croissance durant un intervalle de temps est reporté à la fin de cet intervalle. Les types d'axes considérés sont : les troncs (M), les axes sylleptiques (S07) et les axes émis suite à la taille (R07) pour les différentes modalités de taille : coupe des troncs (HCM), coupe de latéraux (HCL), suppression de 50% des latéraux (TCL50) et suppression de la totalité des latéraux (TCL100). Pour chaque date : le libellé noir (au dessus des courbes, pour chaque date de relevé) indique l'effet du facteur cultivar (ns, *, **, *** : non significatif, significatif au seuil de 0,05, significatif au seuil de 0,01 et significatif au seuil d'0,001 respectivement). Pour réaliser l'ANOVA, les axes émis suite à la taille ont été associés aux axes équivalents du témoin (par exemple, R07 dans le cas de la coupe du tronc, HCM, a été considéré comme tronc, M).

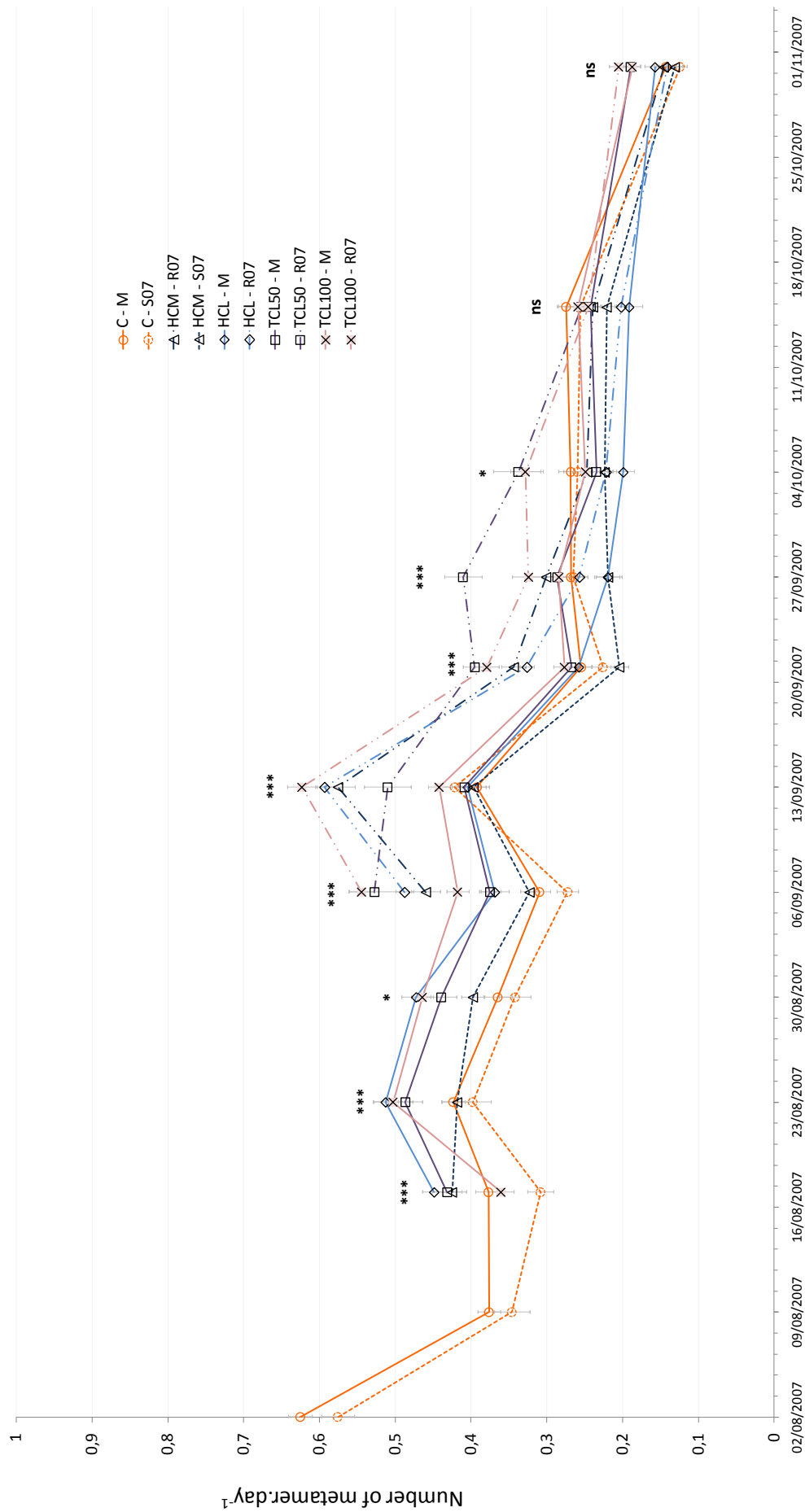


Fig. 4.7 : Accroissement moyen (nombre moyen de métamères par jour $\pm$ SE) des différents axes chez 'Fuji'. Le taux de croissance durant un intervalle de temps est reporté à la fin de cet intervalle. Les types d'axes considérés sont : les troncs (M), les axes sylleptiques (S07) et les axes émis suite à la taille (R07) pour les différentes modalités de taille : coupe des troncs (HCM), coupe de latéraux (HCL), suppression de 50% des latéraux (TCL50) et suppression de la totalité des latéraux (TCL100). Pour chaque date : le libellé noir (au dessus des courbes, pour chaque date de relevé) indique l'effet du facteur cultivar (ns, *, **, *** : non significatif, significatif au seuil de 0,05, significatif au seuil de 0,01 et significatif au seuil d'0,001 respectivement). Pour réaliser l'ANOVA, les axes émis suite à la taille ont été associés aux axes équivalents du témoin (par exemple, R07 dans le cas de la coupe du tronc, HCM, a été considéré comme tronc, M).

4.2.1.b. Effets cultivar et type d'axe

La figure 4.5 montre pour chaque intervalle de temps le résultat d'Anovas à deux facteurs effectuées sur les valeurs d'accroissement des axes. Il existe un effet cultivar à certains intervalles de temps avec notamment un taux d'accroissement moyen supérieur pour les troncs (M) et les sylleptiques (S07) de 'Fuji' par rapport à ceux de 'Braeburn' : 13 intervalles de temps sur 29 présentent une significativité de l'effet cultivar ; et parmi ces intervalles, 12 présentent un taux de croissance supérieur chez 'Fuji'. Il est à remarquer que l'effet cultivar est particulièrement marqué sur la période s'échelonnant du 9 août 2009 jusqu'au 30 octobre 2010 (effet significatif pour 5 intervalles de temps sur 10).

L'effet type d'axe est également significatif sur 10 intervalles de temps avec dans la plupart des cas le taux de croissance des troncs supérieur à celui des sylleptiques chez les deux cultivars. 3 intervalles de temps présentent une interaction entre les effets cultivars et types d'axe. Aux dates du 17/08/2007, du 06/09/2007, et du 13/09/2007, les taux de croissance entre troncs et sylleptiques restent similaires chez 'Braeburn' alors qu'ils sont significativement différents chez 'Fuji'. Au final, la significativité de l'effet cultivar m'a conduit à analyser dans ce qui suit les réponses à la taille en termes de taux de croissance des différents axes, pour chaque cultivar de façon indépendante.

4.2.1.c. Effets de la taille

Les figures 4.6 et 4.7 présentent les taux moyens de croissance des différents types d'axes suite aux différentes modalités de taille (troncs, sylleptiques, « released axes »), chez 'Braeburn' et 'Fuji' respectivement. La comparaison a été effectuée à deux moments après taille : du 9 août (date de taille) au 30 août et 3 du 6 septembre au 30 octobre. Les premières comparaisons après taille, ont été faites sur les axes déjà présents avant taille, les nouveaux axes n'étant pas encore apparus. Les dernières comparaisons ont porté sur tous les types d'axes (troncs, sylleptiques présents avant et apparus après taille) et sur les arbres taillés et non taillés (contrôles).

Juste après taille, les axes présents avant taille ont globalement le même taux de croissance que les axes équivalents chez les arbres témoins. Néanmoins, il est intéressant de remarquer deux différences significatives. Chez 'Braeburn' la croissance des troncs lorsque tous les latéraux ont été coupés ou supprimés (HCL ou TCL100) est supérieure à celle du tronc des arbres témoins (voir colonne du 23/08/2007 du tableau 4.1). Chez 'Fuji', suite à la coupe du tronc, la croissance des rameaux sylleptiques des arbres taillés est supérieure à celle des sylleptiques des arbres non taillés (colonne du 17/08/2007 du tableau 4.2).

Tableau 4.1: Accroissement moyen (nombre moyen de métamères par jour $\pm$ SE) des différents axes chez 'Braeburn'.

Dates	17/08/20 07	23/08/20 07	30/08/20 07	06/09/20 07	13/09/20 07	21/09/20 07	27/09/20 07	04/10/20 07	15/10/20 07	n
C_M	0,36 $\pm$ 0,0 68 a	0,42 $\pm$ 0,0 81 b	0,39 $\pm$ 0,0 75 a	0,29 $\pm$ 0,0 15 d	0,39 $\pm$ 0,0 18 c	0,24 $\pm$ 0,0 10 c	0,23 $\pm$ 0,0 16 cd	0,21 $\pm$ 0,0 14 d	0,23 $\pm$ 0,0 08 ab	2 8
C_S07	0,36 $\pm$ 0,0 53 a	0,37 $\pm$ 0,0 54 c	0,39 $\pm$ 0,0 57 a	0,29 $\pm$ 0,0 12 d	0,35 $\pm$ 0,0 12 c	0,22 $\pm$ 0,0 12 c	0,20 $\pm$ 0,0 12 d	0,20 $\pm$ 0,0 12 bcd	0,21 $\pm$ 0,0 09 d	4 0
HCM_M ⁽¹⁾				0,49 $\pm$ 0,0 26 b	0,50 $\pm$ 0,0 39 b	0,27 $\pm$ 0,0 18 a	0,28 $\pm$ 0,0 23 bc	0,21 $\pm$ 0,0 19 d	0,19 $\pm$ 0,0 10 bcd	2 5
HCM_S07	0,39 $\pm$ 0,0 45 a	0,39 $\pm$ 0,0 46 c	0,41 $\pm$ 0,0 47 a	0,30 $\pm$ 0,0 10 d	0,36 $\pm$ 0,0 10 c	0,22 $\pm$ 0,0 09 c	0,20 $\pm$ 0,0 11 d	0,22 $\pm$ 0,0 09 d	0,22 $\pm$ 0,0 15 abc	4 0
HCL_M	0,40 $\pm$ 0,0 71 a	0,53 $\pm$ 0,0 97 a	0,45 $\pm$ 0,0 79 a	0,35 $\pm$ 0,0 15 d	0,38 $\pm$ 0,0 16 c	0,24 $\pm$ 0,0 13 c	0,18 $\pm$ 0,0 11 d	0,15 $\pm$ 0,0 10 d	0,16 $\pm$ 0,0 11 d	3 3
HCL_S07 ⁽¹⁾	-			0,56 $\pm$ 0,0 10 a	0,54 $\pm$ 0,0 09 a	0,34 $\pm$ 0,0 07 a	0,29 $\pm$ 0,0 08 bc	0,25 $\pm$ 0,0 07 ab	0,17 $\pm$ 0,0 08 cd	5 7
TCL50_M	0,41 $\pm$ 0,0 77 a	0,46 $\pm$ 0,0 87 b	0,42 $\pm$ 0,0 79 a	0,35 $\pm$ 0,0 14 d	0,37 $\pm$ 0,0 14 c	0,22 $\pm$ 0,0 12 c	0,24 $\pm$ 0,0 21 bc	0,18 $\pm$ 0,0 12 cd	0,18 $\pm$ 0,0 12 cd	3 0
TCL50_S07 ⁽¹⁾				0,59 $\pm$ 0,0 37 a	0,62 $\pm$ 0,0 32 a	0,34 $\pm$ 0,0 22 a	0,38 $\pm$ 0,0 30 a	0,24 $\pm$ 0,0 30 abc	0,26 $\pm$ 0,0 15 a	1 5
TCL100_M	0,38 $\pm$ 0,0 69 a	0,52 $\pm$ 0,0 93 a	0,43 $\pm$ 0,0 78 a	0,38 $\pm$ 0,0 15 c	0,38 $\pm$ 0,0 17 c	0,24 $\pm$ 0,0 15 b	0,22 $\pm$ 0,0 15 cd	0,19 $\pm$ 0,0 14 bcd	0,19 $\pm$ 0,0 14 bcd	3 1
TCL100_S07 ⁽¹⁾				0,55 $\pm$ 0,0 13 a	0,56 $\pm$ 0,0 16 a	0,33 $\pm$ 0,0 10 a	0,32 $\pm$ 0,0 16 ab	0,28 $\pm$ 0,0 13 a	0,23 $\pm$ 0,0 10 ab	5 1

⁽¹⁾ : ces axes correspondent aux axes émis après taille ("released axes"). Une lettre semblable indique que les groupes ne sont pas significativement différents, d'après le test de Tukey (sous R : HSD test, $p < 0.05$). Les valeurs surlignées en gris présentent une différence significative vis-à-vis des axes témoins (troncs et sylleptiques) et celles en bleu clair une différence significative avec un seul type d'axe témoin.

Tableau 4.2 : Accroissement moyen (nombre moyen de métamères par jour $\pm$ SE) des différents axes chez 'Fuji'.

Dates	17/08/20 07	23/08/20 07	30/08/20 07	06/09/20 07	13/09/20 07	21/09/20 07	27/09/20 07	04/10/20 07	015/10/20 07	n
C_M	0,43 $\pm$ 0,0 84 a	0,43 $\pm$ 0,0 86 b	0,40 $\pm$ 0,0 79 b	0,33 $\pm$ 0,0 17 de	0,39 $\pm$ 0,0 17 d	0,28 $\pm$ 0,0 16 bc	0,27 $\pm$ 0,0 22 b	0,26 $\pm$ 0,0 16 c	0,27 $\pm$ 0,01 3 a	2 6
C_S07	0,31 $\pm$ 0,0 56 c	0,40 $\pm$ 0,0 73 b	0,34 $\pm$ 0,0 61 b	0,27 $\pm$ 0,0 15 e	0,42 $\pm$ 0,0 22 c	0,20 $\pm$ 0,0 16 d	0,26 $\pm$ 0,0 19 c	0,26 $\pm$ 0,0 18 c	0,26 $\pm$ 0,01 3 a	3 3
HCM_M ⁽¹⁾				0,46 $\pm$ 0,0 20 b	0,58 $\pm$ 0,0 22 a	0,34 $\pm$ 0,0 17 ab	0,30 $\pm$ 0,0 20 c	0,25 $\pm$ 0,0 18 bc	0,22 $\pm$ 0,01 3 a	3 2
HCM_S07	0,42 $\pm$ 0,0 69 a	0,42 $\pm$ 0,0 65 b	0,40 $\pm$ 0,0 62 b	0,32 $\pm$ 0,0 15 de	0,40 $\pm$ 0,0 19 d	0,22 $\pm$ 0,0 13 cd	0,22 $\pm$ 0,0 16 c	0,23 $\pm$ 0,0 16 c	0,24 $\pm$ 0,01 2 a	5 8
HCL_M	0,46 $\pm$ 0,0 95 a	0,52 $\pm$ 0,1 05 a	0,46 $\pm$ 0,0 94 a	0,34 $\pm$ 0,0 23 de	0,41 $\pm$ 0,0 22 d	0,26 $\pm$ 0,0 19 cd	0,22 $\pm$ 0,0 22 c	0,21 $\pm$ 0,0 17 c	0,21 $\pm$ 0,02 0 a	2 5
HCL_S07 ⁽¹⁾				0,50 $\pm$ 0,0 14 ab	0,62 $\pm$ 0,0 10 a	0,36 $\pm$ 0,0 10 a	0,27 $\pm$ 0,0 12 b	0,22 $\pm$ 0,0 09 c	0,20 $\pm$ 0,00 9 a	4 0
TCL50_M	0,46 $\pm$ 0,0 88 a	0,48 $\pm$ 0,0 91 b	0,41 $\pm$ 0,0 77 b	0,37 $\pm$ 0,0 17 cd	0,43 $\pm$ 0,0 19 d	0,28 $\pm$ 0,0 19 d	0,28 $\pm$ 0,0 19 c	0,25 $\pm$ 0,0 16 bc	0,24 $\pm$ 0,01 5 a	2 8
TCL50_S07 ⁽¹⁾				0,50 $\pm$ 0,0 38 ab	0,51 $\pm$ 0,0 32 b	0,39 $\pm$ 0,0 13 a	0,41 $\pm$ 0,0 27 a	0,33 $\pm$ 0,0 31 a	0,25 $\pm$ 0,01 5 a	1 5
TCL100_M	0,37 $\pm$ 0,0 69 b	0,52 $\pm$ 0,0 97 a	0,47 $\pm$ 0,0 87 a	0,41 $\pm$ 0,0 17 bc	0,45 $\pm$ 0,0 15 d	0,28 $\pm$ 0,0 16 bc	0,27 $\pm$ 0,0 23 c	0,24 $\pm$ 0,0 17 c	0,25 $\pm$ 0,01 5 a	2 9
TCL100_S07 ⁽¹⁾				0,55 $\pm$ 0,0 18 a	0,62 $\pm$ 0,0 21 a	0,38 $\pm$ 0,0 14 a	0,32 $\pm$ 0,0 21 b	0,33 $\pm$ 0,0 20 ab	0,25 $\pm$ 0,02 4 a	3 8

⁽¹⁾ : ces axes correspondent aux axes émis après taille ("released axes"). Une lettre semblable indique que les groupes ne sont pas significativement différents, d'après le test de Tukey (sous R : HSD test, $p < 0.05$). Les valeurs surlignées en gris présentent une différence significative vis-à-vis des axes témoins (troncs et sylleptiques) et celles en bleu clair une différence significative avec un seul type d'axe témoin.

Les axes émis après taille (« released axes ») ont un taux de croissance supérieur à celui des axes équivalents et supérieur à celui du tronc des arbres témoins, quels que soient le cultivar et la modalité de taille (coupe ou suppression). Cette différence est significative durant 4 semaines après la première observation des « released axes » chez ‘Braeburn’ et durant 3 semaines chez ‘Fuji’. Ensuite, seuls les axes émis après une suppression ont un taux de croissance supérieur à celui des axes équivalents des arbres témoins. Durant cette seconde période après taille (du 6/09 au 30/10), le taux de croissance des axes non taillés (troncs ou sylleptiques) au sein d’arbres ayant subi une modalité de taille reste le plus souvent équivalent à celui des axes équivalents chez les arbres témoins, ceci quel que soit le cultivar. Deux exceptions sont cependant à remarquer : 1) suite à la suppression de tous les sylleptiques (TCL100), l’accroissement du tronc est supérieur à celui du tronc des arbres témoins chez ‘Braeburn’ (colonne du 06/09/2007 du tableau 1) ; et 2) suite à la coupe de tous les latéraux ou à la suppression de la moitié des latéraux (HCL et TCL50), l’accroissement du tronc est inférieur à celui du tronc des arbres témoins au 15/10/2007, toujours chez ‘Braeburn’ (colonne du 15/10/2007 du tableau 4.1).

4.2.1.d. Discussion

Le taux de croissance au cours de la première année de végétation évolue suivant deux régimes distincts. En effet, durant le premier mois de croissance, la croissance des troncs est rapide puis diminue de façon importante. Cette différence de taux de croissance ne peut être interprétée ici comme étant le résultat de la préformation puis de la néoformation, comme proposé précédemment pour des axes issus de bourgeons déjà constitués (Costes et al., 1992, 1993). Au contraire, la différence de régime semblerait dans le cas présent plutôt liée à la présence d’un système racinaire important, agé d’un an, qui avait une forte capacité de croissance. Cette première phase a aussi été caractérisée par la forte apparition d’axes sylleptiques, et notamment d’axes longs. La diminution du taux de croissance au 26/05 est concomitante d’une forte réduction du taux d’apparition de ces sylleptiques. Il est donc probable que le changement de régime du taux de croissance soit dû à la compétition trophique entre axes qui ne permettrait pas la poursuite d’un régime de croissance élevé pour tous les axes apparus. Cette hypothèse est renforcée par l’observation d’une diminution de la proportion des rameaux sylleptiques longs au profit de rameaux courts, au cours de cette période. Une compétition avec d’autres processus de croissance (notamment la croissance secondaire) peut également être évoquée.

Le taux moyen de croissance est apparu spécifique à chaque variété et type d’axe (effets significatifs). Par contre, les fluctuations du taux de croissance entre dates est

remarquablement similaire quels que soient le type d'axe et le cultivar. La corrélation entre le taux de croissance et la température moyenne pour les deux régimes de croissance suggère une influence de ce facteur climatique sur le plastochrone. Ce résultat s'oppose aux conclusions d'études précédentes (Lauri & Costes, 1995 ; Costes & Lauri, 1995). Il conduit à penser qu'une analyse plus approfondie intégrant les fluctuations de température serait judicieuse (e.g. Johnson & Lakso, 1985, 1986a, b ; Tromp, 1992, 1993, 1996 ; Tromp & Boertjes, 1996). De plus, le fait que la pente des droites de régression soit similaire entre les deux phases de croissance chez Braeburn, ainsi qu'entre les deux variétés au cours de la 2ème phase, suggère que la croissance primaire réagit de façon comparable à l'évolution de la température chez les deux cultivars. Un effet température pourrait donc être aisément intégré dans la modélisation de la croissance primaire. Par contre, l'absence de corrélation entre taux moyen de croissance et hygrométrie suggère peu d'influence de ce facteur environnemental. En effet, il est probable que les conditions pédologiques (sol drainant) et le choix du régime d'irrigation ont permis une croissance hors conditions de stress hydrique au cours de l'expérimentation (conditions optimales d'irrigation vérifiées par tensiomètre).

L'analyse exploratoire de l'accroissement moyen des différents axes suite à différentes modalités de taille montre des différences, à la fois chez les axes non taillés – au moins pour certaines modalités - et entre axes nouvellement apparus et ceux non taillés. Les axes développés consécutivement à la taille ou à la suppression des latéraux ont d'abord eu un taux de croissance plus important que tous les autres axes quels que soient le cultivar et le type de taille. Dans un second temps, leur taux de croissance est devenu similaire à celui des autres axes. La différence de taux de croissance initial traduit une capacité supérieure de croissance de la part des méristèmes axillaires qui ont été libérés de la dominance apicale (cf. Cline, 1997) par rapport aux méristèmes apicaux déjà en croissance. Cette différence est à rapprocher de celle observée sur les troncs en début de saison de végétation. En effet, il est intéressant de remarquer que les taux de croissance des « released axes » sont assez proches de ceux des troncs en début de période de croissance (ca. 0,5 - 0,6 vs 0,5 – 0,7 métamères.j⁻¹ pour les released axes et les troncs, respectivement). Ce taux de croissance pourrait correspondre à un régime plastochronique en conditions non limitantes, c'est-à-dire correspondant à un contexte des méristèmes dans lequel la compétition avec d'autres est minimale. Corollairement, on peut supposer un accès à la ressource maximal pendant cette période.

La diminution du taux de croissance peut être interprétée également comme résultant de la compétition trophique entre les différents axes en croissance, qui ne s'installe qu'après un

délai. Dans les deux cas (troncs en début de saison et « released axes » après taille), la diminution du rythme d'émission de nouvelles feuilles intervient environ 4 à 5 semaines après l'entrée en fonctionnement du méristème. Cette diminution est à distinguer de celle intervenant en fin de période de croissance qui, quant à elle, apparaît être la conséquence de l'influence des conditions environnementales défavorables notamment la température (Heide and Prestrud, 2005).

La deuxième catégorie de réponses concerne la croissance des axes non taillés au sein d'arbres ayant subi une modalité de taille. Notamment, la coupe où la suppression des axes latéraux a eu pour conséquence un accroissement plus important du tronc des arbres taillés par rapport à ceux des arbres témoins, tout au moins dans un premier temps. Bien que cet effet ait été observé chez les deux variétés, la différence entre les troncs des arbres taillés et ceux des arbres témoins n'est significative que chez 'Braeburn'. Comme précédemment, ce résultat peut s'interpréter comme résultant d'un réajustement du taux de croissance en fonction de la disponibilité en ressources du système ramifié. En effet, la suppression de tout ou partie d'axes en croissance augmente les ressources proportionnellement disponibles pour les méristèmes restants, dans ce cas pour le méristème terminal du tronc qui est en position de dominance. Un effet comparable a également été observé chez 'Fuji' : suite à une coupe du tronc, les rameaux sylleptiques ont eu un taux de croissance supérieur à celui des axes équivalents chez les arbres témoins. Comme dans le cas de la réaction précédente observée sur le tronc de 'Braeburn', cette réaction pourrait résulter d'une diminution de la compétition entre méristèmes, mais avec cette fois, une priorité donnée aux axes latéraux. Ainsi, si le réajustement de la vitesse d'émission de nouveaux organes semble exister chez les deux variétés, les axes favorisés sont différents. Ce résultat est également à mettre en parallèle du nombre de rameaux sylleptiques développés le long du tronc, plus important chez 'Braeburn' que chez 'Fuji' (voir figure 4 et chapitre suivant). En effet, un plus grand nombre de rameaux déjà présents le long du tronc pourrait expliquer l'absence de réajustement de taux de croissance sur ces latéraux suite à la coupe du tronc, celle-ci n'ayant pas permis une diminution suffisante de la compétition entre méristèmes déjà présents.

Une autre période de ré-ajustement du taux de croissance a été mise en évidence, chez Braeburn uniquement. Suite à la coupe des latéraux, une diminution du taux moyen de croissance des troncs des arbres taillés a été observée en fin de période de végétation, comparativement aux troncs des arbres témoins. L'interprétation est ici liée au nombre important de « released axes » qui se sont développés à chaque point de coupe (voir chapitre

suivant), diminuant la quantité de ressources proportionnellement disponible pour chacun d'eux, mais également pour le tronc.

Finalement, nos résultats établissent le fait que :

- (i) lorsqu'un nouvel axe entre en croissance, son taux moyen d'émission de nouveaux organes est élevé (voire optimal) ;
- (ii) un ré-ajustement (diminution) du taux moyen de croissance se produit quelques semaines après l'entrée en croissance, selon le nombre d'autres axes en croissance ;
- (iii) à tout moment au cours du cycle de végétation, des réajustements peuvent intervenir, vers une augmentation ou une diminution, si les conditions de compétition entre organes sont suffisamment modifiées (le niveau de compétition entraînant un ré-ajustement pouvant être différent selon la variété)

Ces résultats, portant sur le taux d'émission de nouveaux organes, constituent une base de connaissances qui pourra être utilisée en modélisation, et ce même si des analyses plus poussées pourraient très certainement compléter cette analyse exploratoire. Notamment, des analyses en séries temporelles ou l'estimation de la distribution du plastochrone moyen par un processus de renouvellement (Guédon & Coccozza-Thivent, 2003) pourraient être entreprises sur la base de données que j'ai constituée. La prise en compte d'autres variables, notamment la vitesse de croissance en mm.j-1, serait aussi intéressante, comme l'ont montré les travaux antérieurs de Johnson et Lakso (1985, 1986a, b).

4.2.2 Ramification induite par la taille d'été

Les résultats présentés ci-après sont sous la forme d'une communication, relative au poster présenté au colloque ISHS IX International Symposium on Integrating Canopy, Rootstock and Environmental Physiology in Orchard System.

Effects of Pruning on the Apple Tree: from Tree Architecture to Modeling

D. Fumey, P.E. Lauri, Y. Guédon, C. Godin, E. Costes.

Abstract

Arboricultural practices such as pruning, artificial bending or fruit thinning are crucial interventions in orchard management and are used for controlling tree size, penetration of light into the canopy and the equilibrium between vegetative and reproductive growth. The aim of this project is to explore the possibility of integrating such practices in a model of apple tree development. To this end we designed field experiments to study the effects of pruning (thinning or heading cuts) on two apple cultivars with contrasted architecture, 'Fuji' and 'Braeburn'. The results of these first experiments showed that the studied cultivars had significantly different reactions to pruning: 'Braeburn' trees were penalized more than 'Fuji' trees in terms of the total number of internodes despite the fact that a greater number of internodes had developed. Thinning cuts of laterals tended to be compensated by an increase in lateral branching. Results also indicated that trees which had been pruned tended to develop trunks with similar number of internodes than control trees (which were not pruned). These experiments constitute a first step for assessing the rules underlying tree responses to pruning, which will be further integrated in a model of growth.

Keywords: *Malus x domestica* Borkh, Structure-Function Plant Model, tree training, pruning.

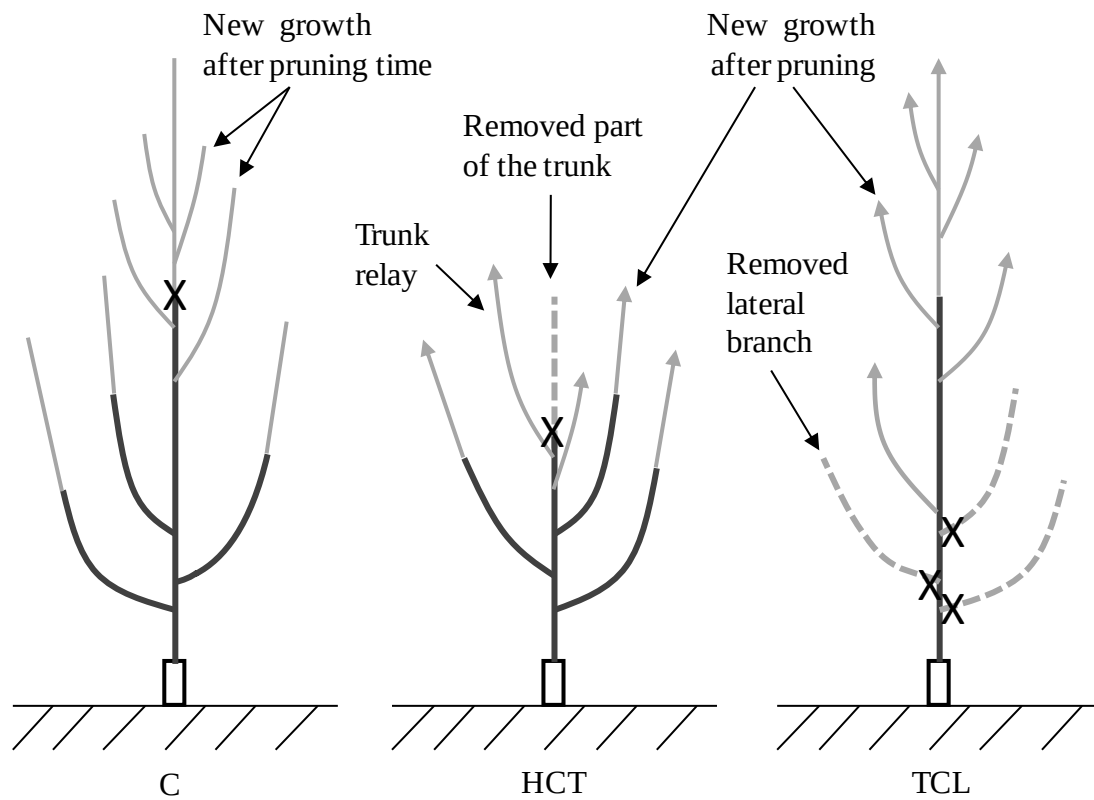


Fig. 4.8: Representation of control trees (C) and the two treatments: heading cut of trunk (HCT) and thinning cuts of lateral branches (TCL). Three pools of internodes were defined: internodes developed before pruning (continuous black line), removed internodes (dotted grey line), and new internodes developed after pruning (continuous grey line) for HCT, and TCL, and after the pruning time for C. X: pruning cut.

Introduction

L-systems are being increasingly used to model the development of plants in agronomical applications (e.g. ADEL-maize, Fournier et al., 1999; L-Peach, Allen et al., 2005, Lopez et al., in press). Following this trend, we devised an L-system-based simulation project of the development of apple tree architecture. This approach features a new combination of stochastic and mechanistic models describing branching patterns and branch bending due to gravity (Smith et al., 2007, Costes et al., in press). The model, called MappleT, does not take into account arboricultural practices such as pruning, artificial bending or fruit thinning. Nevertheless, these methods of pruning are crucial interventions in the management of orchards and are used for controlling tree size, light penetration within the canopy and the equilibrium between vegetative and reproductive growth. Previous studies have analyzed tree responses to pruning and impacts on fruiting (Saure, 1987; Marini, 1987; Li et al., 2003) but few have dealt with tree responses in terms of architectural development. The aim of this project is to integrate pruning techniques into a reactive model of tree growth. This paper describes the field experiments that were designed to study pruning effects on two apple cultivars with contrasted architecture, ‘Fuji’ and ‘Braeburn’.

Materials and Methods

To constitute the data pool necessary for the quantification of the pruning responses in the apple tree, two cultivars were chosen, ‘Fuji’ and ‘Braeburn’. This choice was based on two main reasons. First, they were already studied in our research team and therefore allowed us to benefit from large architectural databases collected over several years and extensively explored (Costes et al., 2003; Renton et al., 2006; Massonnet, 2008). Second, ‘Fuji’ and ‘Braeburn’ have contrasted architecture: ‘Fuji’ belongs to type IV according to Lespinasse typology and is characterized by a high extinction and a high awakening of latent buds and ‘Braeburn’ belongs to type III, but with a branching pattern similar to a type II (Lauri et al., 1997; Costes et al., 2003).

Trees were grafted onto M9 rootstock and planted in March 2007 at INRA - Montpellier experimental field (south-east France, 43°36’N 3°58’W). Forty trees per treatment were planted at 5x2 m apart, in a complete randomized design. One main shoot per tree was left to develop after grafting. Two pruning treatments were applied in August 2007, i.e. during the first year of growth: heading cuts of the trunk (HCT; which reduce the length of the trunk by ca. 50% of their internodes at the time of pruning) and thinning cuts of the laterals (TCL; which completely remove all current lateral branches; terminology according to Barritt, 1992) (Fig. 4.8). Control trees (C) were left without any pruning.

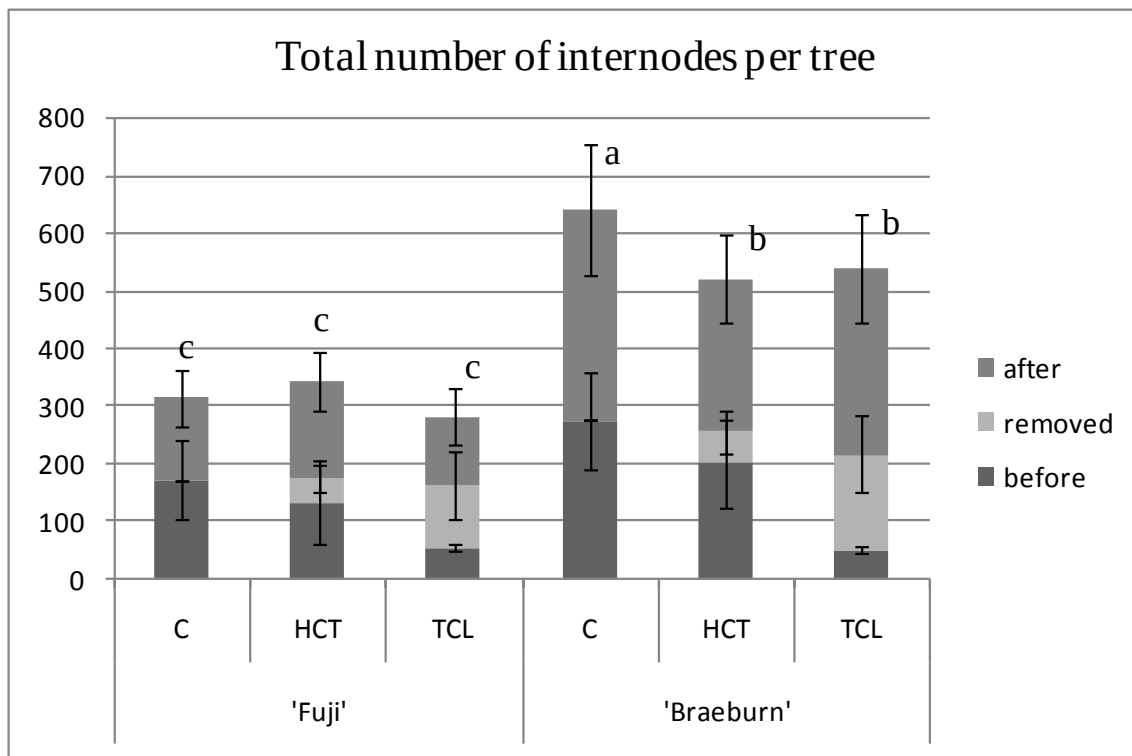


Fig. 4.9: Mean ($\pm$ SD) of total number of internodes per tree depending on the pruning treatment for 1-y-o trees of 'Fuji' and 'Braeburn' apple cultivars. Three internode categories were distinguished (cf. Fig. 4.8). A same letter indicates no significant difference between mean values according to the Newman-Keuls test.

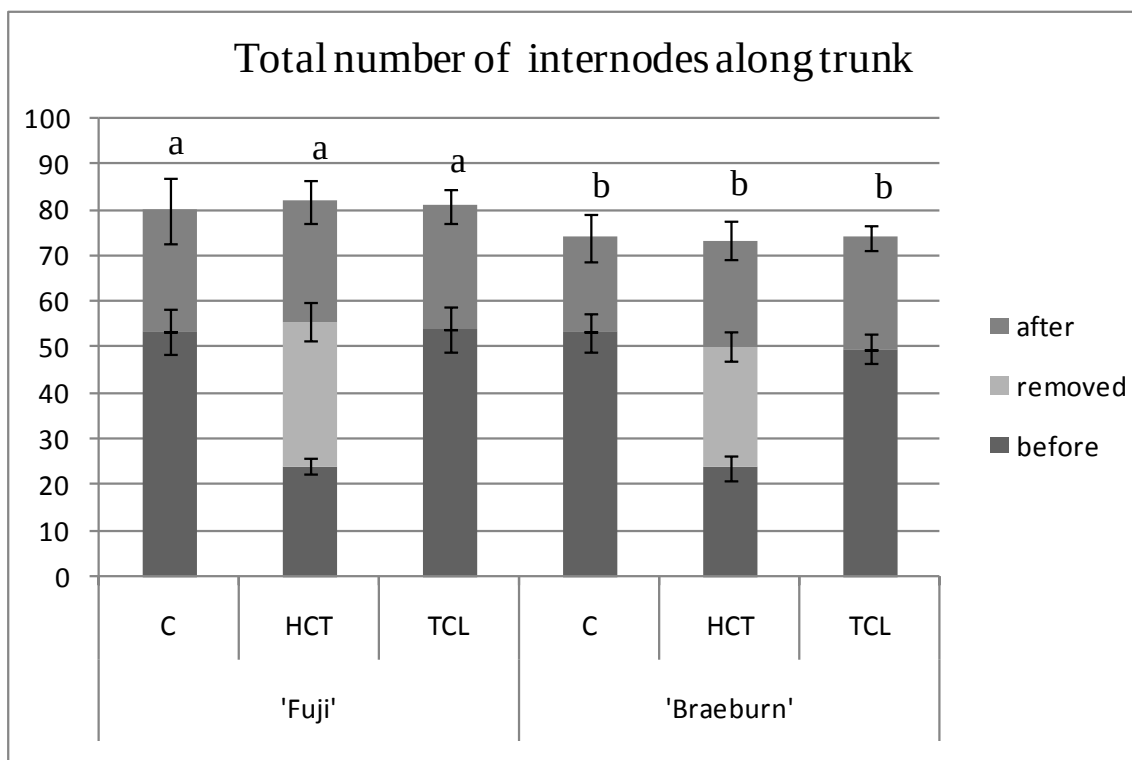


Fig. 4.10: Mean ($\pm$ SD) of number of trunk internodes per tree depending on the pruning treatments for 1-y-o trees of 'Fuji' and 'Braeburn' apple cultivars. Three internodes categories were distinguished (cf. Fig. 4.8). A same letter indicates no significant difference between mean values according to the Newman-Keuls test. For HCT, the internodes developed after pruning correspond to those developed on relay axis (cf. Fig. 4.8).

Trees were entirely described according to the Multiscale Tree Graph formalism (Godin and Caraglio, 1998) in July 2007 (before pruning) and in December 2007, after the end of the growth season. Tree topology was decomposed into four organization levels as previously described (Costes et al., 2003): tree, axis, growth unit (GU) and internode. Several geometrical features were collected: length, number of internodes, basal and top diameters of all axes more than 5 cm. A set of variables describing primary growth, secondary growth and branching were extracted from the database with V-Plants software (formally AMAPmod; see <http://www-sop.inria.fr/virtualplants>). The impact of cultivar and pruning treatments were then analyzed focusing on three variables: the total number of internodes, the basal diameter and the number of lateral branches, using a two-way ANOVA. When results were significant, the Newman-Keuls multiple mean comparison test was carried out. These statistical analyses were performed using Statistica® version 7.1.

Results

During the extraction procedure internodes were classified in three categories (Fig. 4.8): those developed before pruning; those removed by pruning and those newly developed after pruning. For Control trees, this last category includes all internodes developed after pruning time.

Whatever the treatment, ‘Braeburn’ trees developed more internodes than ‘Fuji’ trees (Fig. 4.9). In ‘Fuji’, there was no significant difference in the total number of internodes per tree (including those removed) between HCT and TCL compared to C (Fig.4.9). By contrast, for ‘Braeburn’, the total number of internodes decreased on HCT and TCL compared to C (Fig.4.9). However, there was no significant differences between HCT, TCL and C trees in either cultivar when only trunk internodes were considered (Fig.4.10).

When looking at branching, similar difference between cultivars was found as for the number of internodes: ‘Braeburn’ showed a higher number of lateral branches than ‘Fuji’ (Table 4.3). This difference mainly resulted from a higher number of laterals developing after pruning time. The TCL treatment induced an increase in the number of laterals compared to C, but the reaction was extremely different between the two cultivars: ‘Braeburn’ developed more laterals after pruning than ‘Fuji’. When compared to C trees the response to HCT also differed between cultivars, with no difference in the number of laterals for ‘Fuji’ and a significant decrease for ‘Braeburn’.

Regarding secondary growth, ‘Braeburn’ showed larger basal diameters than ‘Fuji’, but this was observed only in C and HCT trees (Table 4.4). Whatever the cultivar, both HCT and TCL treatments induced a decrease in the tree basal diameters when compared to C.

Table 4.3. Number lateral branches (mean $\pm$ SD) per pruning treatment for 'Fuji' and 'Braeburn' apple cultivars.

Cultivars and Pruning treatments		before	removed	after	total
'Fuji'	C	12.68 $\pm$ 3.07	-	1.83 $\pm$ 2.83 d*	14.51 $\pm$ 3,87 d*
	HCT	13.63 $\pm$ 2.89	1.20 $\pm$ 2.05	2.20 $\pm$ 1.54 d	17.03 $\pm$ 3,38 d
	TCL	9.08 $\pm$ 3.15	5.75 $\pm$ 3.18	5.35 $\pm$ 4.56 c	20.18 $\pm$ 6.25 c
'Braeburn'	C	15.05 $\pm$ 3.74	-	13.61 $\pm$ 6.21 b	28.66 $\pm$ 6.91 c
	HCT	12.28 $\pm$ 2.97	3.33 $\pm$ 3.76	5.58 $\pm$ 4.69 c	21.18 $\pm$ 5.77 b
	TCL	7.38 $\pm$ 3.01	8.82 $\pm$ 3.15	23.28 $\pm$ 6.35 a	39.49 $\pm$ 7.87 a

*Within a column, a same letter indicates no significant difference between mean values according to the Newman-Keuls test.

Table 4.4. Basal diameter of trunk (cm, mean $\pm$ SD) per pruning treatment for 'Fuji' and 'Braeburn' apple cultivars.

Cultivars and Pruning treatments	'Fuji'		'Braeburn'	
	n ¹	Basal diameter (cm)	n ¹	Basal diameter (cm)
C	41	2.15 $\pm$ 0.26 b*	41	2.27 $\pm$ 0.21 a
HCT	40	1.83 $\pm$ 0.29 d	40	2.02 $\pm$ 0.27 c
TCL	40	1.78 $\pm$ 0.17 d	39	1.78 $\pm$ 0.20 d

¹Number of tree per pruning treatments.

*A same letter indicates no significant difference between mean values according to the Newman-Keuls test.

The response to TCL treatments was the most pronounced and, for this technique, there was no significant difference between the cultivars.

Discussion

The present results show significantly different reactions to pruning in the two studied cultivars. In particular, pruning treatments decreased the total number of internodes developed within the growing season in ‘Braeburn’ trees but not in ‘Fuji’ trees. However, in both cultivars, the pruning treatments did not change the total number of internodes of the trunk, suggesting that tree growth potential was attributed to this axis with the highest priority. Pruning treatments, especially thinning cuts, tended to be compensated by an increase in lateral branching; this reaction was particularly pronounced for ‘Braeburn’ trees which developed a high number of lateral branches after pruning. In both pruning treatments, these intense responses did not allow the pruned trees to reach basal diameters similar to those of the Control trees. Indeed, the decrease of the basal diameter in both pruning treatments may be related to the decrease of the number of long lateral branches developed after pruning (data not shown).

These experiments constitute a first step for assessing the rules underlying apple tree responses to pruning. They also raise new questions with respect to growth distribution in trees, in terms of number of shoots, branch positions along the parent shoot and priority between shoots. This knowledge will be further integrated in a stochastic formalization of the competition between the meristems in the plant, in a model of growth reactive to pruning interventions we are presently developing.

Acknowledgements

This research is part of D. Fumey Ph.D, and is funded by grants from FAFSEA (Fonds national d’assurance formation des salariés des exploitations et entreprises agricoles), ENESAD (Etablissement national d’enseignement supérieur agronomique de Dijon) and CIFRE (Convention Industrielle de Formation par la Recherche). We acknowledge G. Garcia, S. Feral and S. Martinez for their contribution to field measurements and technical assistance in the orchard.

4.3 Comparaison des réponses aux différentes modalités de taille

Les résultats présentés ci-après ont été soumis au journal *American Journal of Botany* (acceptation en cours) sous la forme du papier :

How young trees cope with the removal of whole or part of shoots: an analysis of local and distant responses to pruning in 1-year-old apple trees.

Damien Fumey, Pierre-Éric Lauri, Yann Guédon, Christophe Godin, Evelyne Costes

4.3.1 Abstract

- Manipulation of young tree architecture such as pruning provides an experimental context to analyse architectural plasticity resulting from competition between developing organs. The objective of this study was to quantify the effects of the removal of whole- or part of shoots through pruning on the redistribution of growth and flowering at both spatial and temporal levels.
- Two types of pruning cuts were applied, (1) heading cuts of either the main stem or laterals and (2) thinning cuts (i.e. complete removal) of laterals. These two types of pruning cuts were applied in summer and winter on 1-year-old apple trees, belonging to ‘Fuji’ and ‘Braeburn’ cultivars. Tree topology and geometry were described over three years of growth and responses were analysed for both local and distant responses.
- Heading cuts induced quasi-deterministic local responses on pruned axes, whereas responses to thinning cuts were more variable. Responses over greater spatial and temporal scales, for both the main stem and laterals, were highlighted with (1) stronger growth the year following summer pruning, and (2) modification of branching and flowering along the unpruned parts after winter pruning.
- Pruning induced growth redistribution towards traumatic reiterations and enhanced growth of the remaining unpruned axes with a concomitant decrease of flowering and cambial growth. Although results could be interpreted in relation to the root-shoot balance, tree responses appeared highly cultivar-specific.

Key words: tree architecture, branching, plasticity, manipulation, *Malus domestica* (apple).

4.3.2 Introduction

Within bounds set by genotype, plant architecture results from internal competition involving (1) primary and secondary meristems (Novoplansky, 2003; Lauri et al., 2010), and (2) interactions between shoot and root systems (Kozlowsky, 1992; Willaume et al., 2006). Plant's architectural plasticity then results from the interactions between genes, history, internal competitions and responses to the environment. Within these constraints, plants 'optimise' their development, e.g. allocating more resources to shoots in favourable conditions to the detriment of other shoots (Novoplansky et al., 1989). In this way, branching in plant enhances plant access to light and provides pathways for redistribution of growth following loss of the apical meristems. For the last years many studies have been developed to better understand the physiological and molecular background of branching in herbaceous plants (Leyser, 2003; Bennett and Leyser, 2006; Dun et al., 2006) and, to a lesser extent, in woody plant (Cline, 1997). Manipulations of plant architecture, such as pruning, provide a favourable context to analyze the plasticity of responses in terms of competing processes within the plant. At a more applied level, these manipulations are crucial to control tree volume and fruiting behavior. The knowledge of tree responses to manipulation have been investigated with various perspectives, e.g. light interception (Willaume et al., 2004), and pests and disease (Fay and Throop, 2005; Simon et al., 2006; Grechi et al., 2008).

Our study focused on the architectural effects of the removal of whole- or part of shoots through pruning on the redistribution of growth and flowering within tree. As a perennial plant, the tree offers a unique opportunity to analyze not only the immediate and/or localized response to pruning, but also the possible delayed and more distant response to pruning. Barritt (1992) has distinguished four types of pruning cuts: 1) heading cuts which correspond to the shortening of current season or 1-year-old shoots; 2) shortening cuts where branching systems are cut back to old wood; 3) thinning cuts where current season or 1-year-old shoots are completely removed at their base; 4) renewal cuts where old branching systems are totally removed. Other manipulations depending on the age of removed organs or their within-tree location have also been described (Wertheim, 2005). As proposed by Ferree and Warrington (2003), all these manipulations can be referred to as two types, heading and thinning cuts. Many studies have been devoted to the analysis of apple tree responses to pruning. The main interpretations involve the modification of the balance between root and shoot development and between vegetative and fruiting shoots. For instance, the responses to pruning have been interpreted as the restoration of a disturbed balance between roots and shoots (Jonkers, 1962). While few studies have been performed on root growth (Knight, 1934; Jonkers, 1982; Marini

and Barden, 1982b), most have focused on fruit number and quality (Maggs, 1965; Marini and Barden, 1982a; Greene and Lord, 1983). There are no detailed studies on the effects of either heading or thinning cuts on the vegetative part of the tree.

Tree response to pruning also depends on the timing of pruning. Two main periods are usually considered, during dormancy, i.e. winter pruning, or during the growing season, i.e. summer pruning. Both winter and summer pruning have been shown to stimulate growth of new shoots while reducing the trunk and root growth (Mika, 1986; Forshey et al., 1992; Ferree and Schupp, 2003; Wertheim, 2005). Summer pruning is usually considered as having a lower stimulating effect than winter pruning and its relative effect on new shoot growth is still a matter a debate (Li, 2001). Koopmann (1896) summarizes winter pruning responses into two general rules (cited by Mika, 1986), namely: 1) the more severe the heading cut the longer the new shoot with a maximum when 70% of the axis is pruned away, and 2) the total length of old branch and new terminal shoot is greater if no pruning takes place. Nevertheless, few studies have presented qualitative descriptions of tree responses to winter pruning (Wertheim, 2005). Other studies have attempted to quantify tree responses, either referring to Koopman's suggestion (Jonkers, 1982; Mika, 1983) or developing their own set of rules (Knight, 1934; Maggs, 1965). Apart from studies on the effects of pruning on fruiting at the whole-tree scale, most studies have analysed tree responses to pruning at a local scale, i.e. new shoot growth below the cuts. Distant responses, i.e. the development and growth of new buds on remaining shoots, have been rarely analysed.

Our aim was to perform a quantitative plant architectural analysis (Hallé et al., 1978) of apple tree response to pruning at both local and whole tree scales. Plant architectural analysis defines a conceptual framework for describing qualitatively a plant's development over time and has been complemented by more recent studies that make possible the collection of plant topology and geometry quantitative traits (Godin and Caraglio, 1998; Godin et al., 1999). Combined with dedicated statistical tools (Guédon et al., 2001; Durand et al., 2005, Guédon et al., 2007), this method led to a quantitative analysis of growth at either main-stem or whole-plant scale (Costes and Guédon, 2002; Costes et al., 2003; Renton et al., 2006). However, none of these studies have taken into account tree responses to manipulations. In the present study, we assumed that pruning induces the development of axes in the vicinity of the cut, hereafter referred to as released axes, but we also anticipated more distant responses in time and space. Our aim was to answer the following questions: 1) how to quantify young tree responses to pruning in terms of primary and secondary growth, and branching taking into account both local and distant responses?, and 2) are these effects delayed in time?



Fig. 4.11: Control tree for the two studied cultivars 'Braeburn' and 'Fuji' at the end of the first year of growth.

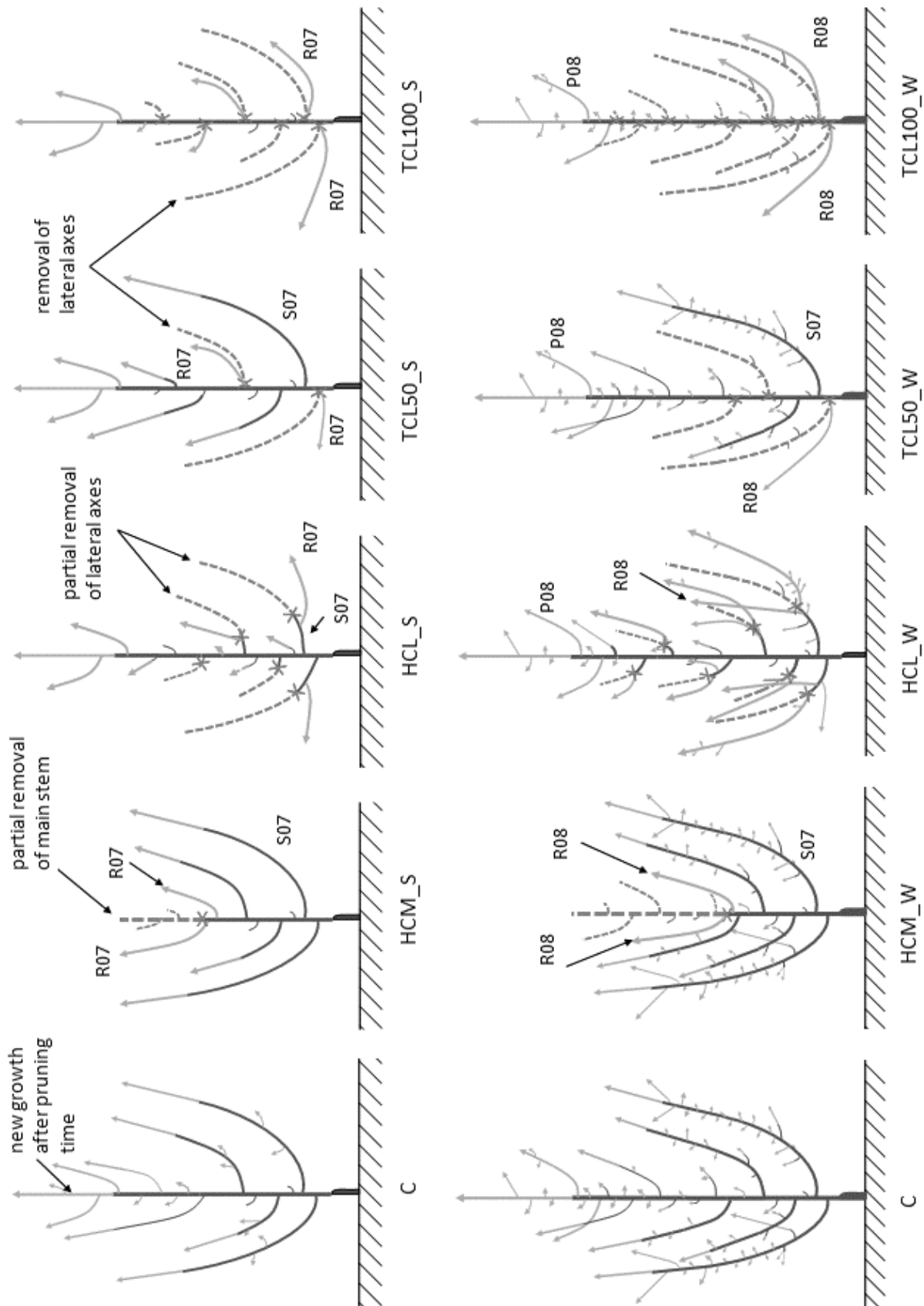


Fig. 4.12: Summer and winter pruning treatments. C: controls; HCM: heading cut of main stem; HCL: heading cut of laterals; TCL50: thinning cut of 50% of laterals; TCL100: thinning cut of 100% of laterals. Summer pruning treatments (_S) figures in the first row (only 2007 growth is represented) and winter pruning treatments (_W) in the second row (with 2008 growth).

4.3.3 Materials and methods

Plant material and treatments—Two cultivars, ‘Braeburn’ and ‘Fuji’, were chosen for their contrasted architecture (Fig. 4.11). ‘Braeburn’ is characterized by high density branching and lateral fruiting (Costes et al., 2003; Fumey et al., 2008). ‘Fuji’ is characterized by terminal fruiting, high mortality of axillary buds, and delayed development of shoots from latent buds, referred to as extinction and awakening of latent buds respectively by Lauri et al. in the apple (1997).

One-year-old whips composed of the scion cultivar grafted on M9 rootstock, known to conferred flowering precocity (Webster and Wertheim, 2003), were planted at a 5x2 m spacing in March 2007 at INRA - Montpellier experimental field (south-east of France, 43°36’N 3°58’W). In the beginning of spring following plantation these whips were cut back at 5 nodes and one new shoot was left to develop as the main stem. Four pruning treatments were applied in mid-summer 2007 (August 9th), during the first year of growth (Fig. 4.12):

- heading cut of the main stem (HCM_S) with the length of the main stem was reduced by ca. 50% at the time of pruning;
- heading cut of laterals (HCL_S) with the length of the lateral sylleptic branches reduced by ca. 50% at the time of pruning;
- thinning cut of half of lateral sylleptic axes (TCL50_S);
- thinning cut of all lateral sylleptic axes (TCL100_S).

In the thinning cut of laterals treatments, only long and medium laterals were removed at approximately 2 mm from the main stem without visible buds being left. The same treatments were applied in winter 2007 during dormancy (HCM_W, HCL_W, TCL50_W and TCL100_W; Fig. 4.12). Control trees (C) were not pruned. During the second year of growth, all fruits were removed on all the trees. Each pruning treatment and the control included forty trees in a complete randomized design.

Tree architecture description—Tree topology was described according to the Multiscale Tree Graph formalism, an approach that accounts for different levels of organization (Barthélémy, 1991; Godin and Caraglio, 1998). Trees were described into four scales as previously described by Costes et al. (2003): tree, axis, growth unit and metamer (composed of a node, the corresponding leaf and axillary bud, and the supporting internodal segment; White, 1979). Hereafter, our analysis will be developed on three of these scales only: tree, axis and metamer.

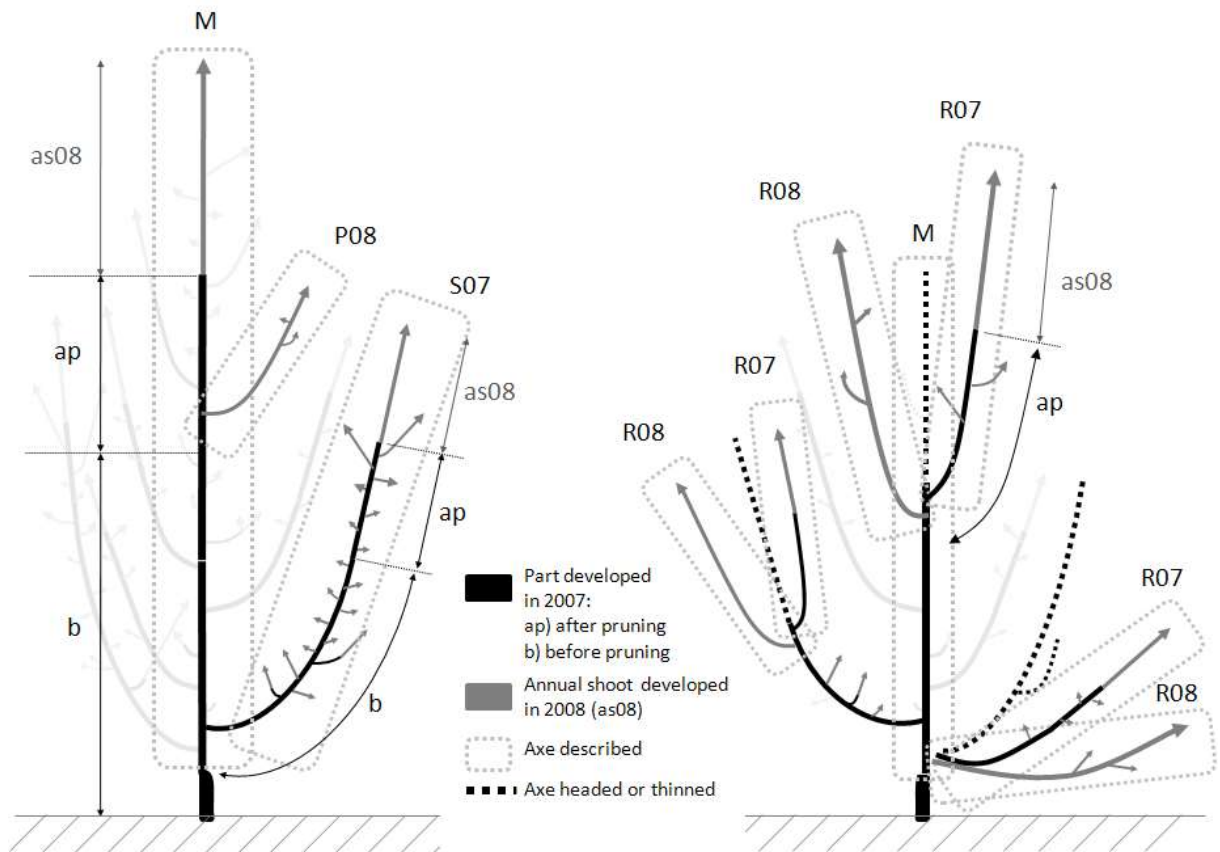


Fig. 4.13: Description of the different axes sampled in trees in the second year of growth (2008), with different parts according to the growth period. M for main stem; S07 for sylleptic axis developed in 2007; P08 for proleptic axis developed in 2008.

Axes were classified into sylleptic or proleptic, here employed according to Hallé et al. (1978), and released axes for those developed in the cut vicinity, after summer or winter pruning. Released axes were located by counting nodes from the first node immediately below the cut downwards. Axes were also classified into three classes depending on their length: short axes (less than 5 cm); medium axes (more than 5 cm and less than 20 cm) and long axes (more than 20cm). Several geometrical features were collected: length and basal diameters of the axes measuring more than 5 cm, i.e. long and medium axes.

Summer treatment and control trees were entirely described before summer pruning (July 2007) and after the end of the first year of growth (December 2007). In December 2008, twenty trees per treatment were selected and their second year of growth was only partially described (Fig. 4.13). Main stems (M) were described as previously (metamers count, annual shoot length and diameters). Number of metamer and length provides information about axis growth, whereas main stem basal diameter provides integrative information about whole tree growth. Indeed, the trunk cross-section area, which can be calculated from the diameter, is the most common variable used to estimate cumulative growth over long periods (Nesme et al., 2005).

Then, along 1-year-old annual shoot of the main stems, for each category of axes, when present within the tree, representative second-order axes were selected:

- one sylleptic axis developed in 2007 before pruning time (S07) for each tree for all treatments except for thinning cut of all lateral treatments;
- one proleptic axis developed in 2008 on each tree for all treatment (P08);
- one released axis developed in 2007 after pruning time in summer treatments and in vicinity of cut (R07);
- one released axis developed in 2008 after pruning time in winter treatments and in vicinity of cut (R08);

These axes were described at the metamer scale, with axis length and diameters collected for axes measuring more than 5 cm only (long and medium). The axillary branching of the main stems and the selected second-order axes were also described as previously.

Lastly, responses to winter treatments were described by measuring, in December 2009, primary growth (hereafter considered in term of number of metamers and of annual shoot length) on M, S07, P08 and R08 axes in comparison with axes in control trees. Basal diameters of the main stems were also collected for all treatments.

Data analysis—For all analyses, the conditions for application of ANOVA were checked. The normality and the independence of residuals and the intra-treatment variance equality were checked visually using the graph of normal data quantiles plotted against normal theoretical quantiles and the graph of residuals plotted against the predicted values, respectively. All analyses were conducted using the R statistical platform (version 2.10.1; <http://www.r-project.org/>).

A set of variables describing primary growth, secondary growth and branching were extracted from the MTG database using V-Plants software (see <http://www-sop.inria.fr/virtualplants>). The strategy of analysis considered the two cultivars and nine treatments (four heading cuts, four thinning and the control). It was organized in four steps.

First, responses after pruning in the vicinity of pruning cut, on either main stems or laterals, were analysed in terms of number, location and types of released axes developed. Wilcoxon-Mann-Whitney test was applied to compare the distributions of the number of long released axes according to the node rank or of the number of released axes per node for two treatments for the same cultivar or for two cultivars for the same treatment.

Second, the growth of the released axes developed after pruning were compared with the equivalent portions on the control tree main stems and unpruned laterals which grew during the same period. These comparisons were performed in two ways: 1) for summer pruning, growths from August to December 2007, and during 2008 were compared; and 2) for winter pruning, growths during 2008 and during 2009 were compared. The consecutive dates of measurements and data from summer and winter treatments were considered as independent because (i) the rapid decrease of growth resulting from ontogeny would obscure the analysis results and is out of the scope of this study; (ii) the growth after summer and winter pruning were not directly comparable since their duration were different and comparison between the second growth cycle for summer pruning (2008) and the first growth cycle for winter pruning (2008) were indeed not directly comparable. The number of metamers and length of axes were compared with a three-way ANOVA with cultivar, pruning treatments and type of axis as fixed factor. Fixed effects and second order interactions were investigated. Two or three types of axes were considered depending on the year: M, S07 for the first year after summer pruning and M, S07, P08 for the other years. Released axes (R07 and R08) were being grouped with equivalent axes in control trees in a single type (e.g. in heading cut of main stem, R07 were grouped with M).

Third, branching was analysed along the main stem and sylleptic lateral for both pruned and unpruned axes. In the case of the heading cut treatments only, pruned axes were composed of the proximal part remaining after heading cut and the most developed released axis.

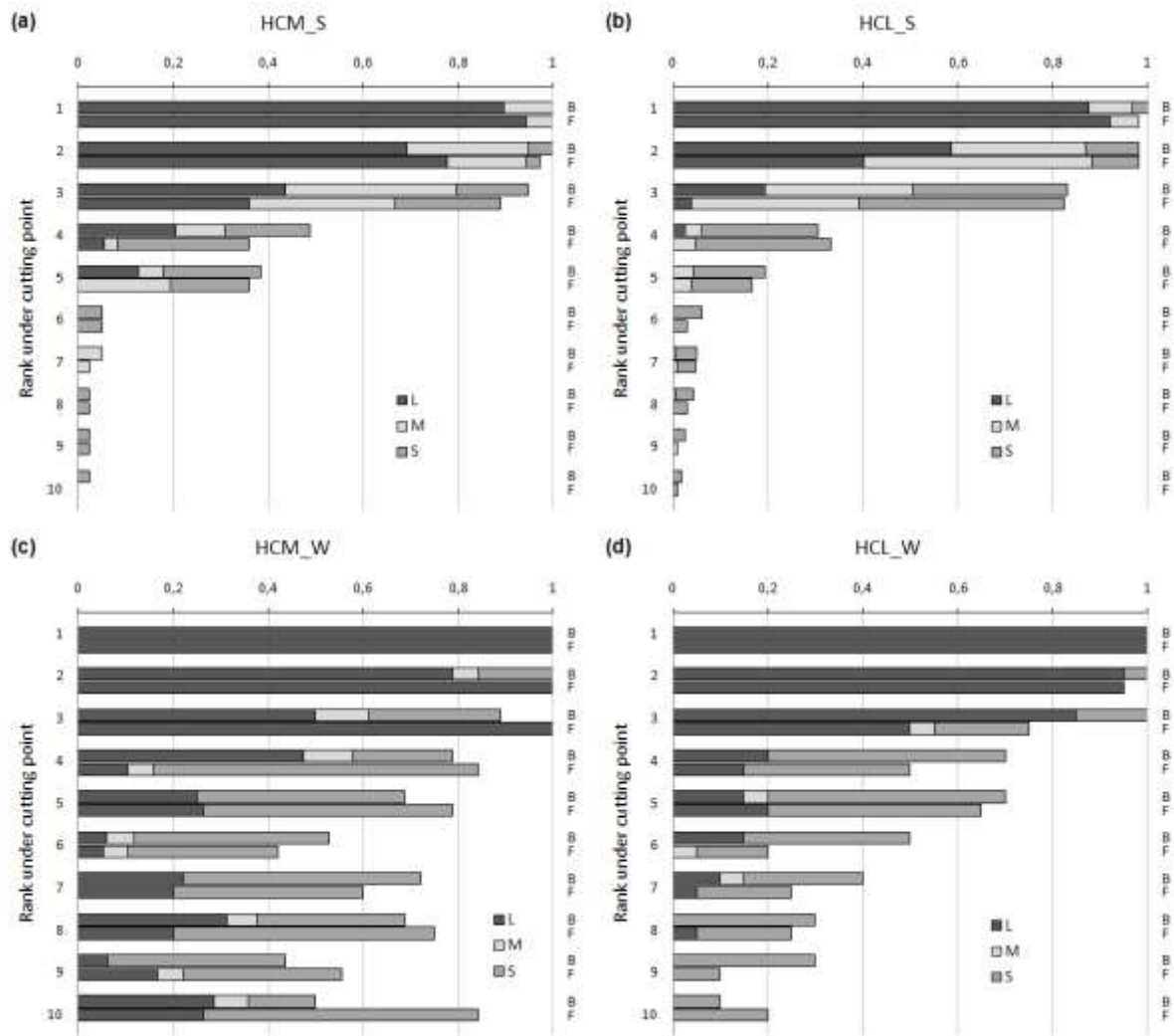


Fig. 4.14: Relative frequency of released axes developed after heading cut of main stem (HCM) or heading cut of laterals (HCL), performed either in summer (_S) or in winter (_W), in two apple cultivars, 'Braeburn' (B) and 'Fuji' (F). For each node rank below the cut, the frequency of axes was showed depending on the axis types: long, medium, short. Summer heading cut of main stem (a); summer heading cut of laterals (b); winter heading cut of main stem (c); winter heading cut of laterals (d).

Two-way ANOVA was performed for estimating the fixed effects of cultivar and pruning treatments on the number of lateral branches depending on their type: sylleptic (S07), proleptic (P08), and floral axes (F08).

Lastly, we compared basal diameter of main stem of each pruning treatment to controls along the three years of growth. The fixed effects of year, treatments and cultivar and their interactions were analysed using a linear model for repeated data (gls in R software). Several covariance structures were compared to model residuals (unstructured, compound symmetry, autoregressive, autoregressive heterogeneous variances). The model selection was performed on the basis of the AIC (Akaike's information criterion; Littell et al.(2000)). Then, the Tukey's HSD (Honestly Significant Difference) multiple mean comparison test was carried out to highlight homogeneous groups (at $P < 0.05$) after a two-way ANOVA considering cultivar and treatment, on each year separately.

4.3.4 Results

Responses in vicinity of pruning cuts—*Responses to heading cuts (HCM_S, HCM_W, HCL_S, HCL_W)*—As expected, whatever the pruning period and the axis pruned (main stem or lateral), heading cuts promoted the development of released axes, on the nearest nodes below the cuts (Fig. 4.14). After a summer heading-cut of the main stem (Fig. 4.14a) or laterals (Fig. 4.14b), released axes developed at the three first node ranks below the heading cut with high frequency ($> 90\%$) for both cultivars. On the following ranks downwards, released axes developed with lower frequency (less than 50% from the 4th rank downwards). The distribution of the rank of long released axes was not statistically different between cultivars (Wilcoxon-Mann-Whitney test; HCM_S: $W = 4571$, $p = 0.078$; HCL_S: $W = 2235.5$, $p = 0.058$), but differed between summer treatments in the two cultivars ('Braeburn': $W = 3897$, $p = 0.011$; 'Fuji': $W = 2995.5$, $p = 0.004$). For both cultivars, the frequency of long, medium and short axes changed depending on the node rank: most new shoots on the first rank were long ($> 90\%$) and the frequency of long shoots decreased while the frequency of medium and short shoots increased on the following ranks downwards. The decrease in the frequency of long shoots with node rank was more rapid after heading cut of laterals than after heading cut of the main stem. In 'Fuji', the length and diameter of the long shoot at rank 1 were greater than those on the ranks below, whereas in 'Braeburn', the length of long shoots at ranks 1 and 2 were similar, and longer than those at rank 3 whatever the treatment (data not shown).

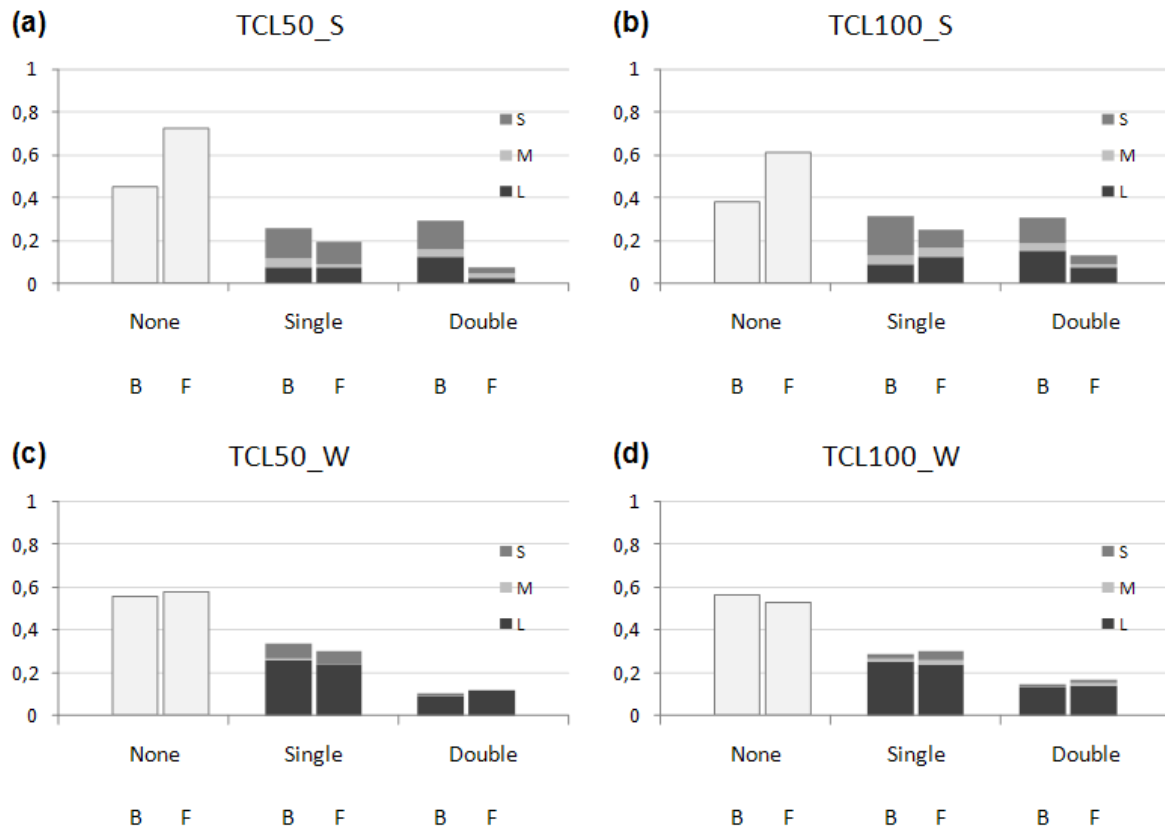


Fig. 4.15: Relative frequency of released axes developed on a node after thinning cut, with two pruning intensity: half of laterals removed (TCL50) and all laterals removed (TCL100), performed either in summer (_S) or winter (_W), in two apple cultivars, 'Braeburn' (B) and 'Fuji' (F). Three categories were distinguished: no response (None); one axis developed (Single); two or more axes developed after thinning (Double). The distribution of axis types was distinguished: long, medium, short.

Moreover in 33% of the samples, after heading cut of the main stem in ‘Braeburn’, two released axes developed at the first node below the cut (a short shoot and a long shoot). In both cultivars, winter heading cuts (Fig. 4.14c, d) induced a stronger response than summer (Fig. 4.14a, b). By contrast, these distributions were not significantly different between cultivars in winter (HCM_W: $W = 14101$, $p = 0.553$; HCL_W: $W = 8614$, $p = 0.192$) but differed between winter treatments in the two cultivars (‘Braeburn’: $W = 13158$, $p = 0.001$; ‘Fuji’: $W = 12408$, $P < 0.001$).

Responses to thinning cuts (TCL50_S, TCL100_S, TCL50_W, TCL100_W)—Whatever the treatment period, no response was observed in a proportion of nodes at which thinning cuts were done (38 to 57% and 58% to 72% for ‘Braeburn’ and ‘Fuji’, respectively) whereas one or two released axes developed on others (Fig. 4.15). The proportion of released axes per node differed between cultivars after summer treatments (Fig. 4.15a, b; Wilcoxon-Mann-Whitney test; TCL50: $W = 6536$, $P < 0.001$; TCL100: $W = 6386$, $P < 0.001$), but not between treatments in the two cultivars (‘Braeburn’: $W = 4696.5$, $p = 0.430$; ‘Fuji’: $W = 4470$, $p = 0.119$). ‘Fuji’ developed less frequently released axes than ‘Braeburn’ whatever the thinning intensity (30 to 48% vs. ca. 60%, for ‘Fuji’ and ‘Braeburn’, respectively). By contrast, winter treatments (Fig. 5c, d) induced longer released axes (78 to 92% and 79 to 100% for ‘Braeburn’ and ‘Fuji’, respectively, more than 20 cm) than after summer thinning (29 to 50% and 38 to 55% for ‘Braeburn’ and ‘Fuji’, respectively) without significant differences between cultivars (TCL50: $W = 5067$, $p = 0.854$; TCL100: $W = 4763.5$, $p = 0.520$) and thinning intensity in the two cultivars (‘Braeburn’: $W = 4978.5$, $p = 0.954$; ‘Fuji’: $W = 4675$, $p = 0.375$).

Effects of cultivar, pruning treatments and type of axis on primary growth—After summer pruning, a three-way ANOVA highlighted highly significant differences in the number of metamers and length of axes between cultivars, treatments and axis types (M, S07 and P08), here considered in three categories that group released axes with their equivalent in control trees (Tab. 4.5). Moreover, highly significant interactions were found between either cultivars or treatments and axis types whereas interactions between cultivars and treatments were slightly or not significant. These results persisted in the second year of growth after pruning (2008). Similar results were also found after winter pruning, except that there were no significant differences in the number of metamers between cultivars. Cultivars reacted differently to a same treatment (highly significant interactions between cultivar and treatment).

Table 4.5: Effects of cultivar (Cv), treatment (Treat) and axis type (Typ) on the number of metamers and length of axes developed after summer (a) or winter pruning (b) on two years of growth, according to a three-way ANOVA. A different number of axis type was considered depending on the year of growth: M ans S07 for the first year after summer pruning and M, S07 and P08 for the other Year. For each year and each period of pruning, different numbers of axes were measured. Only main fixed effects and order two interactions were considered.

Factors	First year of growth after pruning						Second year of growth after pruning					
	Number of metamers			Length			Number of metamers			Length		
	df	SS	F	p	df	SS	F	p	df	SS	F	p
(a) Summer pruning												
Cv	1	409	29.01	<0.001	1	2083	23.55	<0.001	1	190	2.20	0.138
Treat	4	1452	25.76	<0.001	4	8497	24.01	<0.001	4	3340	9.68	<0.001
Typ	1	471	33.38	<0.001	1	2637	29.80	<0.001	2	8023	46.51	<0.001
Cv : Treat	4	172	3.05	0.016	4	625	1.77	0.134	4	233	0.67	0.610
Cv : Typ	1	351	24.88	<0.001	1	1680	18.99	<0.001	2	3982	23.08	<0.001
Treat : Typ	4	871	15.45	<0.001	4	11973	33.83	<0.001	8	3514	5.09	<0.001
Residuals	898	12657			898	79448			782	67449		
(b) Winter pruning												
Cv	1	9	0.08	0.772	1	5591	14.62	<0.001	1	35	6.03	0.014
Treat	4	7178	17.39	<0.001	4	70250	45.93	<0.001	4	161	6.99	<0.001
Typ	2	4508	21.85	<0.001	2	26330	34.43	<0.001	2	440	38.23	<0.001
Cv : Treat	4	1386	3.36	0.009	4	10201	6.67	<0.001	4	11	0.46	0.764
Cv : Typ	2	2311	11.20	<0.001	2	1168	1.53	0.218	2	27	2.34	0.097
Treat : Typ	8	8144	9.87	<0.001	8	107796	35.24	<0.001	8	366	7.94	<0.001
Residuals	752	77579			752	287535			997	5736		

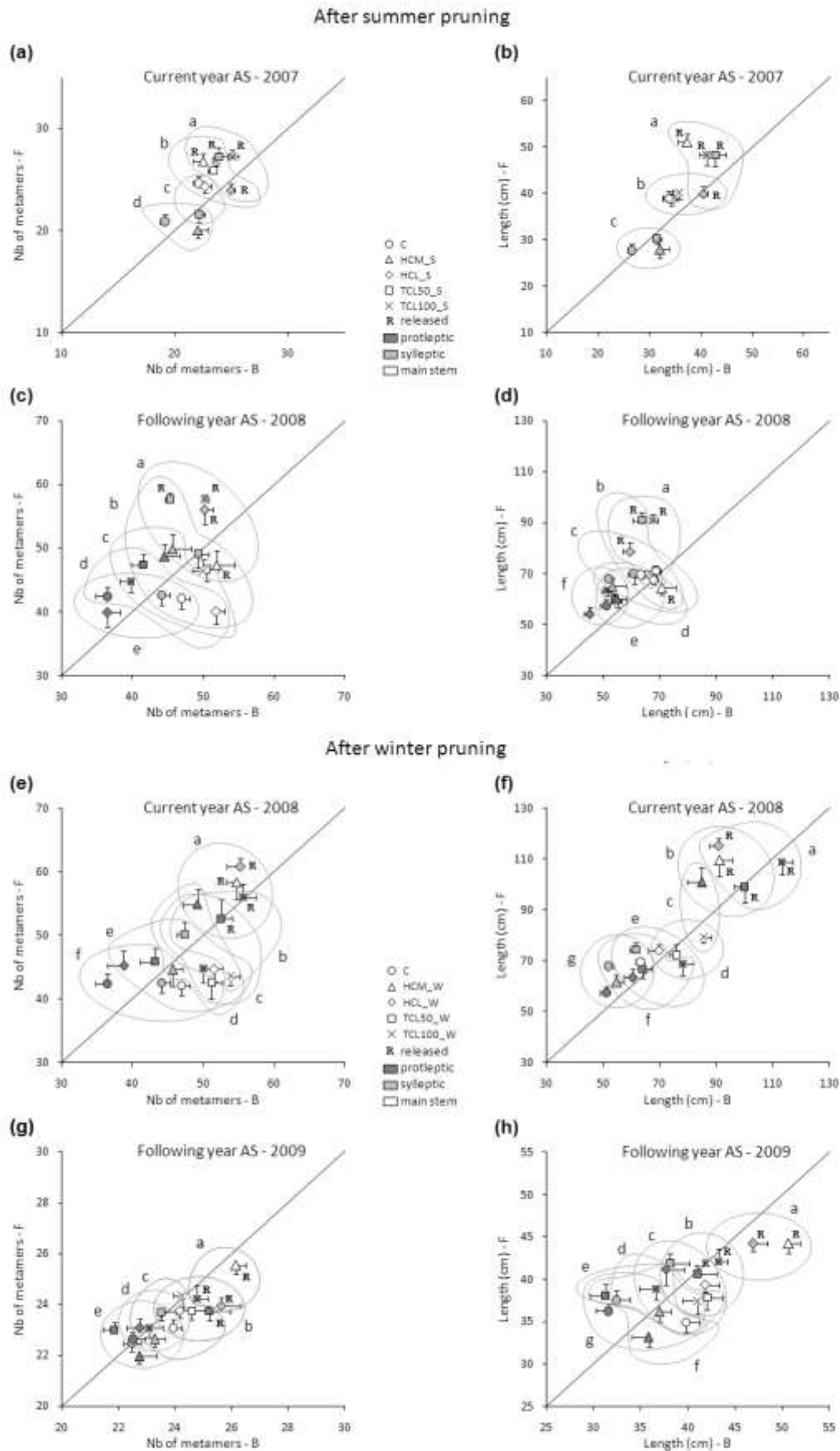


Fig. 4.16: Number of metamers and length (cm) (mean $\pm$ SE) of annual shoots (AS) of axes, after heading cut of main stem (HCM) or of laterals (HCL) or after thinning cut of half of laterals (TCL50) or all laterals (TCL100). Annual shoots were observed in the current season after pruning in summer (_S; (a), (b)) and in winter (_W; (e), (f)); and in the following year of growth after pruning in summer ((c), (d)) and in winter ((g), (h)). Mean values were plotted simultaneously for two apple cultivars, 'Braeburn' (B, x axis) and 'Fuji' (F, y axis). The distance of points to the diagonal represents the difference between cultivars. Different axis types were considered: main stem (white), sylleptic axes (light grey), proleptic axes (dark grey) and released axes (R). A same letter per group indicates no significant difference between mean values (Tukey's HSD test, $P < 0.05$).

In the second year of growth after pruning (2009), there was no effect of the cultivar on the number of metamers and the shoot length whereas treatment and axis type remained significant. By contrast, cultivars reacted similarly to a same treatment (no significant interaction).

Comparison of primary growth between released and unpruned axes developed during a same period of time—Responses to heading cuts—Released axes (R07 or R08) were compared to equivalent axes or equivalent portion of axes in control trees (Fig. 4.16). Released axes developed after heading cut of either the main stem or laterals had always more metamers and were longer than the equivalent portion on sylleptic axes (S07) of control trees (Fig. 4.16a, b). They had more metamers and were also longer than the control main stems (M), but after winter pruning only (Fig. 4.16e, f). Compared to ‘Braeburn’, released axes in ‘Fuji’ had a higher primary growth in several treatments: more metamers and longer after summer heading cut of the main stem (metamers: $F_{1,54} = 14.30$, $P < 0.001$; length: $F_{1,54} = 26.35$, $P < 0.001$), and after winter heading cut of laterals ($F_{1,39} = 30.12$, $P < 0.001$). Unpruned axes were not significantly different on pruned trees than in controls, except after winter heading cut of laterals where unpruned proleptic axes (P08) had a higher primary growth, in both cultivars. In the second year of growth after pruning, the annual shoot of released axes (R07 and R08) or proleptic axes (P08) were more developed than their equivalent in control trees. Similarly, after winter heading cut of laterals, 2009 annual shoots of proleptic axes (P08) were longer than their equivalent portions in controls (Fig. 4.16h). As for the first year of growth after pruning, released axes in ‘Fuji’ generally had a higher primary growth than ‘Braeburn’: released axes had more metamers and were longer after summer heading cut of laterals (metamers: $F_{1,40} = 4.78$, $p = 0.035$; length: $F_{1,40} = 16.59$, $P < 0.001$), were just longer after winter heading cut of main stem ($F_{1,72} = 14.39$, $P < 0.001$) and had more metamers after winter heading cut of laterals ($F_{1,69} = 4.76$, $p = 0.032$).

Responses to thinning cuts—Released axes (R07 or R08) had more metamers than the equivalent portion in control trees (S07 or P08 respectively) whatever the pruning period and the cultivar (Fig.4.16a, b and Fig.4.16e, f). These released axes had a same development (number of nodes, length) in both cultivars. In comparison to the released axes developed after heading cuts, the released axes developed after thinning were similar in terms of number of metamers and length except in two cases: TCL100_S (Fig. 4.16d) and TCL50_W (Fig.4.16g and Fig.4.16h) differing from the others. Main stems of winter thinned trees were more developed than those of control trees (Fig.4.16e, f).

Table 4.6: Effects of cultivar (cv), treatment (Treat) on the number of laterals (Mean $\pm$ SE) along either unpruned main stem (a) or unpruned sylleptic axes (b) in control trees (C) and in trees after summer (_S) and winter (_W) heading cut of the main stem (HCM) or laterals (HCL) or thinning cut of laterals (TCL), in two apple cultivars 'Fuji' and 'Braeburn'. Lateral types: sylleptic axes developed in 2007 (S07), proleptic axes developed in 2008 (P08), and number of floral axes developed in 2008 (F08). ⁽¹⁾: includes only the summer treatments, df=4. ⁽²⁾: includes all (summer and winter) treatments, df=8. ⁽³⁾: Pruned axes, either the main stem or laterals, are composed of the proximal part remaining after pruning, and the most developed shoot below the cut. For legibility, only modalities of the main effects are detailed (mean $\pm$ SE). For each variable (column) and each factor a same letter indicates no significant difference between mean values (Tukey HSD test, $P < 0.05$).

Factors	Mean number of laterals per type											
	S07 ⁽¹⁾				P08 ⁽²⁾				F08 ⁽²⁾			
	df	SS	F	p	df	SS	F	p	df	SS	F	p
(a) Cv	1	6037	239.10	< 0.001	1	484	10.22	0.002	1	6817	180.45	< 0.001
Treat	4	1409	13.95	< 0.001	8	8364	22.088	< 0.001	8	10641	35.21	< 0.001
Cv : Treat	4	1381	13.68	< 0.001	8	511	1.35	0.218	8	1334	4.41	< 0.001
Residuals	196	4949			348	16471			348	13146		
Cultivars												
'Braeburn'		23.22 $\pm$ 0.94	a			15.59 $\pm$ 0.68	b			14.91 $\pm$ 0.96	a	
'Fuji'		13.58 $\pm$ 0.56	b			17.68 $\pm$ 0.79	a			6.77 $\pm$ 0.69	b	
Treatments												
C		22.85 $\pm$ 1.45	a			18.20 $\pm$ 1.07	cd			16.02 $\pm$ 1.46	a	
HCM_S ⁽³⁾		17.95 $\pm$ 0.50	bc			15.12 $\pm$ 0.87	de			2.50 $\pm$ 0.37	b	
HCM_W ⁽³⁾		-				9.93 $\pm$ 0.94	e			4.08 $\pm$ 0.60	b	
HCL_S		22.95 $\pm$ 1.40	a			17.85 $\pm$ 1.04	cd			14.93 $\pm$ 1.29	a	
HCL_W		-				22.20 $\pm$ 1.07	abc			16.45 $\pm$ 1.37	a	
TCL50_S		21.40 $\pm$ 1.34	ab			20.40 $\pm$ 1.09	bcd			17.67 $\pm$ 1.11	a	
TCL50_W		-				23.75 $\pm$ 1.27	ab			16.63 $\pm$ 1.51	a	
TCL100_S		16.68 $\pm$ 1.18	c			19.75 $\pm$ 1.18	bcd			14.70 $\pm$ 1.21	a	
TCL100_W		-				27.60 $\pm$ 1.29	a			15.85 $\pm$ 1.46	a	
(b) Cv	1	257.12	40.38	< 0.001	1	2394	60.05	< 0.001	1	12998.2	457.15	< 0.001
Treat	3	99.09	5.19	0.002	6	11592	48.47	< 0.001	6	5944.7	34.85	< 0.001
Cv : Treat	3	63.28	3.31	0.021	6	765	3.30	0.005	6	3426.8	20.09	< 0.001
Residuals	166	1057.04			282	11241			282	8018.1		
Cultivars												
'Braeburn'		2.56 $\pm$ 0.35	a			19.63 $\pm$ 0.99	a			14.63 $\pm$ 1.06	a	
'Fuji'		0.55 $\pm$ 0.11	b			14.39 $\pm$ 0.83	b			2.13 $\pm$ 0.28	b	
Treatments												
C		2.55 $\pm$ 0.63	a			21.90 $\pm$ 1.26	a			13.64 $\pm$ 1.75	a	
HCL_S ⁽³⁾		2.76 $\pm$ 0.30	a			12.29 $\pm$ 0.70	b			2.46 $\pm$ 0.46	b	
HCL_W ⁽³⁾		-				4.73 $\pm$ 0.35	c			1.55 $\pm$ 0.34	b	
HCM_S		1.33 $\pm$ 0.43	a			22.74 $\pm$ 1.18	a			10.87 $\pm$ 1.60	a	
HCM_W		-				22.48 $\pm$ 1.22	a			13.05 $\pm$ 1.68	a	
TCL50_S		1.11 $\pm$ 0.30	a			19.60 $\pm$ 1.23	a			10.04 $\pm$ 1.48	a	
TCL50_W		-				22.14 $\pm$ 1.21	a			11.71 $\pm$ 1.67	a	

Furthermore, after the most severe thinning treatment (TCL100_W), unpruned proleptic axes had a greater primary growth than the equivalent axes in control trees. For all thinning treatments, the annual shoot of released axes also had a greater growth (number of metamers and length) in the second year after pruning (2008 or 2009), compared to the equivalent annual shoots of control trees in ‘Fuji’. In ‘Braeburn’, this effect was observed after the winter thinning only (2009). These annual shoots also had more metamers and were longer than those of the main stems for both cultivars. The number of metamers developed in this second year of growth after pruning was higher in ‘Fuji’ than in ‘Braeburn’, after summer thinning (TCL50_S: $F_{1,30} = 8.09$, $p = 0.008$; TCL100_S: $F_{1,39} = 11.06$, $p = 0.002$) whereas no difference was found between cultivars after winter thinning.

Comparison of branching along main stem or sylleptic—Responses to heading cuts—The two-way ANOVA revealed a highly significant effect of both cultivar and treatment on the number of laterals, i.e. sylleptic (S07) and proleptic (P08) vegetative laterals, and floral axes (F08) (Tab.4.6). Laterals were always more numerous in ‘Braeburn’ than in ‘Fuji’, except for the number of proleptic axes along the main stem. Despite the development of released axes, the total number of laterals was lower along pruned axes than along controls. This effect was particularly marked after winter treatments, since proleptic branching (P08) was low in both cultivars, whatever the treatment. The effect persisted in the second year of growth after summer heading cut of laterals, with a lower number of proleptic axes along pruned laterals than along control axes. Cultivar and treatment interaction was significant for the number of sylleptic laterals (S07) developed along the main stem with a lower number of sylleptic laterals in ‘Braeburn’ whereas there was no difference in ‘Fuji’. This interaction was not significant for sylleptic branching along laterals (branching at order 3 was poorly developed). A significant interaction was also found between cultivar and treatment for the number of proleptic axes along laterals with a lower number in pruned axes compared to the control and to unpruned axes of the treated trees, in ‘Braeburn’ than in ‘Fuji’ (data not shown). The number of floral axes (F08) in lateral position along pruned axes was reduced in both cultivars, whatever the treatment and the pruning period. Along unpruned axes of treated trees, branching (S07, P08 and F08) was similar to that on equivalent axes in control trees, in most cases. Two exceptions are noticeable: (i) after winter heading cut of laterals, more proleptic axes (P08) developed along main stems in both cultivars; (ii) after summer heading cut of main stems fewer floral axes were observed along laterals in ‘Braeburn’ only (18.83 ± 1.90 vs. 23.67 ± 1.42 for HCM_S and C, respectively).

Table 4.7: Effects of year (Year), cultivar (Cv) and treatment (Treat) on main stem basal diameter.

Factors	Basal diameter		
	df	F	p
Year	2	6794.49	< 0.001
Cv	1	9.02	0.003
Treat	8	18.23	< 0.001
Year : Cv	2	16.01	< 0.001
Year : Treat	16	6.73	< 0.001
Cv : Treat	8	1.24	0.274
Residuals	1060		

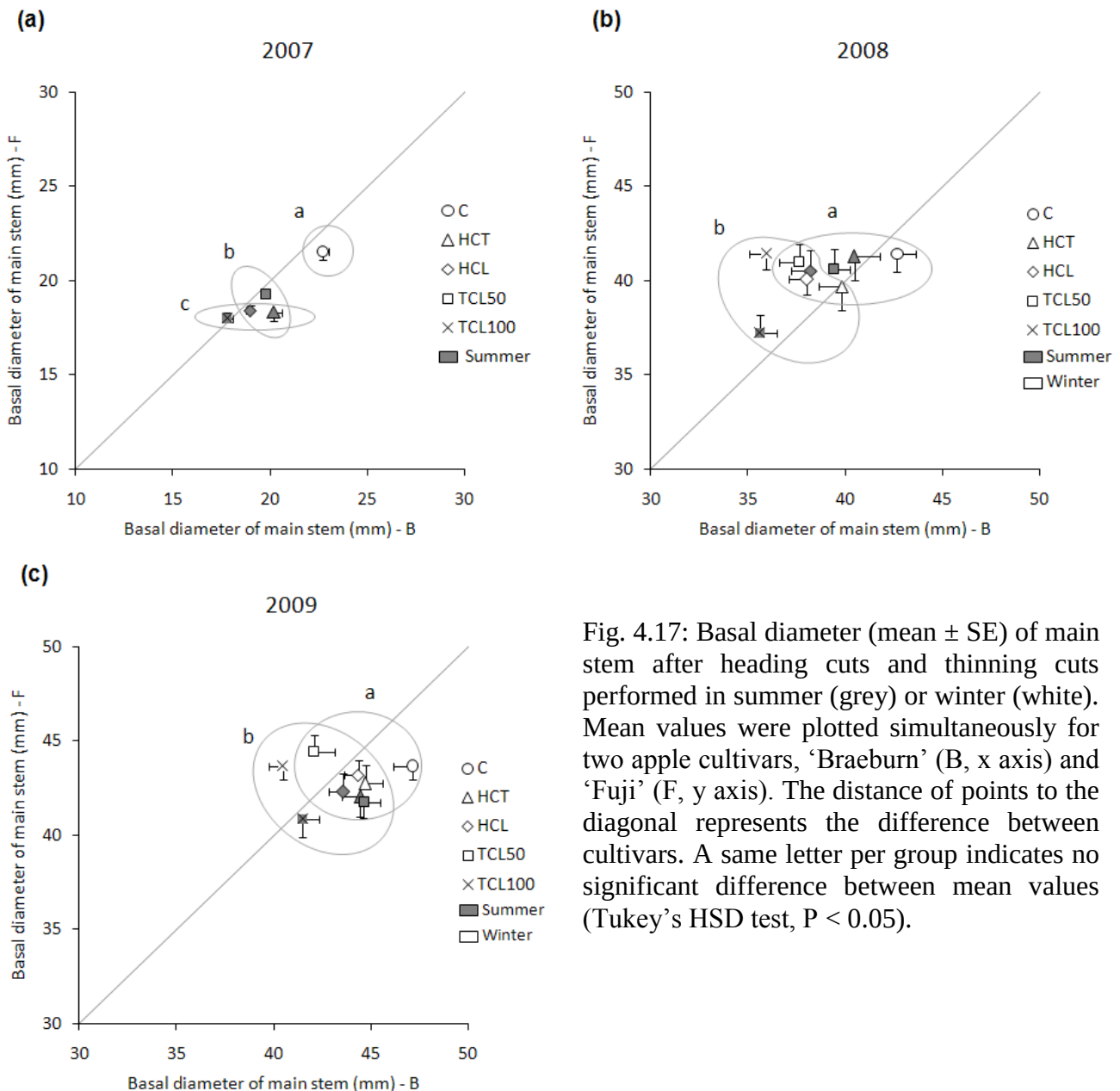


Fig. 4.17: Basal diameter (mean $\pm$ SE) of main stem after heading cuts and thinning cuts performed in summer (grey) or winter (white). Mean values were plotted simultaneously for two apple cultivars, 'Braeburn' (B, x axis) and 'Fuji' (F, y axis). The distance of points to the diagonal represents the difference between cultivars. A same letter per group indicates no significant difference between mean values (Tukey's HSD test, $P < 0.05$).

Responses to thinning cuts of laterals—Branching was analysed along the main stems excluding axes developed locally on a pruned node (Tab.4.6). In both cultivars, the number of sylleptic axes decreased after summer thinning cut of all laterals (TCL100_S) in comparison to the control. By contrast, the number of proleptic laterals (P08) increased after both winter thinning cuts (TCL50_W and TCL100_W). The number of floral axes was similar whatever the treatment. Branching along sylleptic axes, i.e. at order 3, in TCL50 only, decreased after summer thinning, particularly in ‘Braeburn’ (2.00 ± 0.49 vs. 4.71 ± 1.05 for TCL50_S and C, respectively). Along those laterals, the number of proleptic axes (P08) was similar to the control in both cultivars. The number of floral axes (F08) remained unchanged in ‘Fuji’ but decreased in ‘Braeburn’ after summer thinning cut (16.58 ± 1.88 vs. 23.67 ± 1.42 for TCL50_S and C, respectively).

Basal diameter of main stems—The model selected on the basis of AIC included a covariance matrix with heterogeneous variance (data not shown). All year, cultivar and pruning treatment effects were significant on the basal diameters of main stems. Second order interactions were significant between year and treatment, and year and cultivar whereas the interaction between cultivar and treatment was not significant (Tab. 4.7). ‘Braeburn’ exhibited greater diameters than ‘Fuji’ in December 2007 and 2009, whereas the opposite was observed in December 2008 (Fig. 4.17). Basal diameters of main stems were lower in pruned trees than in the control, in the current season after all summer treatments, in both cultivars. But, in the next year, basal diameters were no longer different and had reached values similar to the control. This result was observed in ‘Fuji’ in all summer treatments, except after summer thinning cut of all laterals (TCL100_S). By contrast, in ‘Braeburn’, this result was observed only after heading cut of the main stem, whereas basal diameters remained lower than controls after lateral heading or thinning cuts. Trees with thinning of all laterals had lower diameters than the controls in both the second and third year of growth. As for summer treatments, basal diameters in the year after winter treatments (December 2008) were similar to control trees, except after thinning cut of all laterals (TCL100_W). This was observed in ‘Fuji’, whereas in ‘Braeburn’ basal diameters were also lower after the laterals were either headed or thinned. In the following year (December 2009), the basal diameter was similar with the one of control trees in ‘Fuji’ for all winter treatments and in ‘Braeburn’ for winter heading cuts only (basal diameters remained lower than controls for the winter thinning treatments).

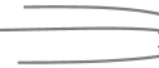
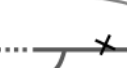
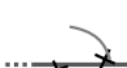
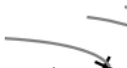
	Heading cut				Thinning cut			
	HCM		HCL		TCL50		TCL100	
Local responses	Summer	Winter	Summer	Winter	Summer	Winter	Summer	Winter
								
	B≈F	B≈F	B≈F	B≈F	B>F	B≈F	B>F	B≈F
- number	↗ (B<F)	↗ (B<F)	↗ (B<F)	↗ (B<F)	↗ (B<F)	↗	↗	↗
- primary growth:								
1 st year after pruning	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗
2 nd year	↗	↗	↗	↗	↗ (B<F)	↗	↗ (B<F)	↗
Distant responses	HCM				HCL			
	Summer	Winter	Summer	Winter	Summer	Winter	Summer	Winter
Unpruned axes								
- primary growth:								
1 st year after pruning	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	M ↗, P08 ↗
2 nd year	P08 ↗	ns	ns	P08 ↗	ns	ns	ns	ns
- branching:								
on main stem	S07 ↗ (B)	P08 ↗	ns	P08 ↗	ns	P08 ↗	S07 ↗	P08 ↗
on sylleptic	ns	ns	P08 ↗	-	S07 ↗ (B)	ns	ns	ns
- flowering:								
on main stem	-	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns
on sylleptic	ns	ns	-	-	↗ (B)	ns	ns	ns
Basal diameter of main stem								
2007	↗	-	↗	-	↗	-	↗	-
2008	ns	ns	↗ (B)	↗ (B)	↗ (B)	↗ (B)	↗	↗
2009	ns	ns	ns	ns	ns	↗ (B)	↗	↗

Fig. 4.18 Summary diagram of the main responses to pruning treatments: heading cut of main stem or of laterals (HCM or HCL, respectively), thinning cut of half or all of laterals (TCL50 or TCL100, respectively), performed either in summer or in winter, in two apple cultivars, 'Braeburn' (B) and 'Fuji' (F). Unless specified (main stem (M), sylleptic developed in 2007 (S07), proleptic developed in 2008 (P08)) arrows show the comparison with control trees for all axes. Differences between cultivars are displayed using $<$, $\approx$, $>$.

4.3.5 Discussion

The differences between the two studied cultivars, especially as concerns branching density and flowering, a posteriori gave support to the initial choice made for plant material. Our results demonstrate on these two cultivars the existence of two types of responses to pruning. Local responses, i.e. in the vicinity of the pruning cut, were mostly invariant in the two studied cultivars. Distant responses were also found at both spatial and temporal scales and were more cultivar and treatment-dependent (Fig. 4.18).

Local responses—In all treatments released axes emerged locally. Responses to heading cuts can be interpreted as the result of a release of apical dominance (Champagnat, 1965 and 1974; Cline, 1997; Ferguson and Beveridge, 2009). Indeed, the development of these new axes after summer heading cuts can be compared to responses observed after apex decapitation (Cline, 1997 and 2000; Dun et al., 2006; Fay and Throop, 2005). The common interpretation is that the release of apical dominance is under a complex control involving apex-produced and moving downwards auxins, and locally produced or moving upwards from roots cytokinins and strigolactones (Cook et al., 2001; Beveridge, 2006; Bennet and Leyser, 2006; Gomez-Roldan et al., 2008; Dun et al., 2009; Liang et al. 2010). Moreover, our experiment demonstrated that an acrotonic gradient was restored among the released axes. Because of this gradient, particularly pronounced in ‘Fuji’, the most distal released axis, especially after summer heading cuts, behave as the main stem from the following year onwards. Moreover, after winter heading cuts, since the released axes were significantly more developed than the proleptic axes located below, the apical control was preserved. This interpretation holds true for thinning cuts where the whole lateral axis was suppressed thus releasing buds located in prophyll axils from the apical dominance. However, responses to thinning cuts were far less deterministic than those following heading cuts, with more than ca. 50% of nodes without response (Fig. 4.15). This suggests that the apical dominance exerted by the parent axis, the main stem in our case, could also apply to the axillary buds at the bottom of the removed sylleptic axes, inhibiting their onset in most cases. An alternative assumption would be a more local inhibition, exerted by the axes possibly present on adjacent nodes along the parent axis (Guédon et al., 2001; Costes and Guédon, 2002; Lauri et al. 2008). This hypothesis is supported by the great proportion of released axes observed when all laterals were suppressed (TCL100) compared to the treatment with 50% of sylleptic laterals were removed (TCL50).

Released axes developed after either summer or winter heading cuts had more pronounced primary growth (number of nodes and length) than the equivalent portion in control trees. In all cases their growth was higher after winter than summer heading cuts. However, branching along released axes was similar to branching along the main stem. Furthermore, in the second vegetative season following pruning treatment (2008 for 2007 summer pruning, and 2009 for 2007 winter pruning), released axes had a greater or similar growth than the equivalent portion of the main stem or laterals in the control. These characteristics all together constitute a syndrome that led us to consider these released axes as reiterations according to Oldeman's definition (1974). Namely, the apex of a reiterations "will repeat in a more or less precise manner the same sequence of development as that of the parent plant" (Bell, 2008). Moreover, the concept of morphogenetic gradient, as defined in plant architecture (Nozeran, 1971; Barthélémy and Caraglio, 2007), appears to be preserved in the case of traumatic reiterations developed after pruning. Indeed, branching characteristics, namely flowering and proleptic branching, were similar between released axes of the main stem and of the laterals, and their equivalent portions on control trees. A similar point of view can be proposed for the released axes developed after thinning cuts, since their primary growth was stronger or equivalent to that of the reiterated axes after heading cuts. The homogeneity of local responses between these two architecturally contrasted cultivars suggests that similar responses may be expected in other apple cultivars, and possibly to other related *Malus* species. The quasi-deterministic of responses observed here together with previous works (Champagnat, 1954; Faust, 1989; Marini, 2002) suggests a common framework of local responses to pruning over a number of angiosperm species.

Distant responses—In addition to local responses, pruning induced distant responses at both spatial (whole-tree) and temporal (following season) scales. Two categories of responses were found: either the enhancement of branching and primary growth, or the reduction of branching and flowering on unpruned axes, depending on the treatment.

The first category of distant responses was observed along the main stems, after winter pruning only, when heading or thinning cuts were applied on the laterals in 'Braeburn' and when thinning cuts were applied on all laterals in 'Fuji'. Even though primary growth of the main stem remained unchanged (except after thinning cuts in 'Braeburn'), a significant increase of proleptic branching on the main stem was observed after either heading or thinning cuts of laterals. On the other hand, the branching along laterals was not changed after heading cuts of the main stem. Responses were also delayed in time. In 'Fuji', summer heading and thinning cuts, and winter thinning cuts enhanced growth of the annual shoots of

unpruned laterals, in 2008 and 2009, respectively. These results confirm previous statement by Marini and Barden (1982a) and Kikuchi et al. (1989). Indeed, the slight invigorating effect observed in the second year of growth after summer pruning can be interpreted as a consequence of the relatively late period of pruning applied in our experiment. These invigorating responses that correspond to either the activation of new meristems or to enhancement of growth of existing axes in the next season can be interpreted in terms of “root-shoot balance” (Kazarjan, 1969; Génard et al., 1998). Indeed, shoot pruning is likely to induce an imbalance between roots and shoots, and the responses to pruning can be viewed as the restoration of a balance between the root and the shoot compartments. In several species, it has been shown that the root system grows periodically and in alternate phase with the aerial growth (Reich et al. 1980; Faust, 1989; Thaler and Pages, 1996, García-Villanueva *et al.*, 2002; Willaume et al., 2006). A hypothesis for explaining cycles of root growth is the competition for assimilates between shoot and root meristems (Thaler and Pages, 1996). In apple trees, several root flushes have been observed: one just before budburst in spring, one during summer growth pause of shoots and one in autumn after shoot growth cessation (García-Villanueva *et al.*, 2002). Several studies have shown that aerial pruning decreases root growth (Marini and Barden, 1982a; Kikuchi et al., 1989). In our case, the late summer pruning probably did not allow the restoration of a balance between roots and shoots in the current season but delayed this restoration to the next season. As shown by Kikuchi et al. (1989), pruning early in the season may restore the root-shoot balance in the same year without any invigorating effect the second year of growth.

The other category of distant responses was the decrease in either branching or flowering. An obvious effect of removing all or portions of axes is the decrease in the number of potential sites for flowering and branching. Indeed in the apple tree, most of long laterals are located in the top part of the parent axes while floral axes are located in the upper third part (Costes and Guédon, 2002). A carry-over effect of pruning could also be observed, on branching and flowering of unpruned axes. After thinning cuts of half the laterals (TCL_50), applied either in summer or winter, the number of sylleptic shoots decreased along the remaining laterals in the same season for summer pruning (‘Braeburn’) or in the next season (‘Fuji’). Heading cuts applied on the main stem induced a slight decrease in the number of floral axes on the sylleptic long laterals in ‘Braeburn’. As previously noted for competition between vegetative organs (within the shoot system, and between the root and the shoot systems), our results suggest the existence of competition between the vegetative and the flowering compartments. Indeed, reiterations were developing in the end of summer and during the autumn, i.e. when floral differentiation was supposed to take place (Fulford, 1965;

Foster et al., 2003). By contrast, growth process of the unpruned axes (in terms of new metamers emergence) appears particularly stable since it remained unchanged after heading cuts. Moreover, summer pruning decreased the basal diameter of the main stem in all treatments even though heading cut of laterals induced higher number of metamers compared to the control (Fumey et al., 2008). The effect was less marked after winter pruning with a decrease in ‘Fuji’ after thinning cut of all laterals treatment only (TCL100_W), and in ‘Braeburn’ when the treatments were applied to laterals only. Altogether these results suggested that the decrease in the basal diameter of the main stem may result from the competition between the new primary growth and ongoing cambial growth. Indeed, in stimulating new shoot growth, pruning would delay the basipetal movement of carbohydrates typically observed in the unpruned tree from pruned axis towards tree bottom (Lauri et al., 2010). Even though distant responses were more diffuse in nature and of lower intensity compared to local responses, their existence and their effect on diameter growth demonstrate that branches are not independent entities within the trees. These results thus support the non-autonomous status of branches, as proposed by Sprugel (2002) and Lacoite et al. (2004). Indeed, it is likely that a redistribution of growth occurs towards reiterated axes to the detriment of ongoing developmental processes, including cambial growth. However, differences between cultivars suggested that different priority ranking existed between developing axes likely related to the cultivar-dependant timing of budburst and shoot growth, and proportion of long vs. medium and short shoots. Indeed, two contrasted patterns of responses to pruning, consistent with their architectural differences, were found in ‘Braeburn’ and ‘Fuji’: the lengthening of remaining axes especially the dominant ones such as the main stems was favoured in ‘Fuji’, whereas branching was favoured in ‘Braeburn’.

In conclusion, our study on the apple tree confirmed the impact of local and quasi deterministic responses to pruning and clearly showed the existence of distant and more diffuse responses which depended on both the cultivar and the treatment. Distant responses may be immediate or delayed in time and are likely to be related to competitions between organs. How these architectural responses to pruning cuts are subtended by molecular interactions remains to be studied.

5 Modélisation de la croissance du pommier

Ce chapitre présente le modèle réactif conçu et développé durant cette thèse avec l'aide d'un ingénieur INRIA, Thomas Cokelaer. La description du modèle ainsi que son calibrage sont présentés si-après sous la forme d'un papier, soumis à *Annals of Botany*, s'intitulant :

A Competition-based Model of Pruning: Applications to Apple Trees

Thomas Cokelaer, Damien Fumey, Yann Guédon, Evelyne Costes and Christophe Godin.

5.1 Abstract

- *Background and Aims:* Functional–structural plant modelling is particularly suited to increase our understanding of plant architecture and plant manipulation such as pruning, which is a practice widely used in horticulture to control tree shape and balance between vegetative and reproductive growth. Our goal is to provide (i) a flexible competition-based model that allows us to reproduce various types of plant architectures, and (ii) a tool to quantify and understand the rationale behind pruning reactions of apple trees.
- *Methods:* A competition-based model was designed using L-system and multi-scale tree graph that integrates architectural development, modelling of carbon allocation, light interception and management effects (e.g., pruning). We tuned the model parameters to fit the competition parameters to the plant architecture of a set of measured apple trees. Then, virtual experiments of pruning were carried out to compare the growth reactions of the virtual and measured pruned trees (e.g., distribution of emerging branches).
- *Key Results:* We show that a few parameters in our competition-based model allow us to reproduce various types of branching patterns and standard architectures. In particular, we could reproduce the growth of actual young apple trees and the growth responses of the model (height, number of shoots) were qualitatively similar to those observed in apple tree experiments, including the pruning responses of head cut.
- *Conclusions* The tree architecture can be controlled with (i) a *context* function that includes topological information (e.g., order, rank) and local environment (e.g., light), and (ii) editing operations such as pruning of branches. Virtual pruning experiments reproduce typical branching patterns of apple trees and measured pruning reactions treatments.

key words: plant modelling, pruning, apple tree, carbon allocation, L-systems.

5.2 Introduction

Controlling the vegetative and reproductive growth of plant is a major challenge in horticulture, and explains why training and pruning strategies are widely used in this field. The development of new pruning strategies involve multiple field trials, which is both costly and time consuming. Our main goal in this study is to develop a model of pruning using functional-structural plant modelling to help reasoning on pruning practices. To this end, we modelled the pruning process at the architecture level as a competition-based process.

Tree models were first consider either as (i) self-organizing structures in which branching patterns emerge from the competition of organs for space (Ulam, 1962), or as (ii) structure characterised by parameters such as branching angles and allometric rules (Honda, 1971). Most models are based upon the assumption that trees have repetitive and recursive structure and a shape determined by their branching pattern leading to a finite number of architectural tree models (Hallé et al., 1978). Only a few models that include pruning reactions have already been described in the literature. These models are based on a competition mechanism between plant organs for resources. The competition takes place through the network of plant organs where the resources are transported from the sites of production (mainly leaves) to the different sink organs (fruits, stems, new organ, roots) (Borcher 1985, de Reffye 1999, Balandier 2000, Lopez 2008). The transport is modeled either using an electrical analogy to allocate resources (Lopez et al., 2008; Cieslak et al., 2010) or a source-sink allocation function (Borcher 1985, de Reffye 1999, Balandier 2000). New organs arise from bud fates that may depend on (i) stochastic estimators (De Reffye et al., 1988; Prusinkiewicz et al., 1994; Costes et al., 2008; Cieslak et al., 2010), (ii) environmental inputs (Borchert and Honda, 1985; Mech and Prusinkiewicz, 1996), and/or (iii) a competition mechanism. Reaction to pruning may be considered as a direct result of the competition between organs (de Reffye 1999) or a reassignment of bud fates after pruning that derives from the notion of reiteration and apical dominance (Borchert 1985, Lopez 2008) or from new bud-break probabilities (as a multiplicative combination of several empirical functions based on architectural and temporal variables) (Balandier 2000).

Most of these models could reproduce qualitatively the observed patterns of pruning reactions. Here, we intend to make a first step in the direction of quantitative modelling of pruning. In recent studies carried out on a large data set of two apple cultivars ('Fuji' and 'Braeburn'), we have shown that pruning induces both local and distant reactions (Fumey et al., 2008, 2011) on large experimental datasets (880 trees measured over their two first year of growth). We present in this paper a new competition-based model based upon resource partitioning, that is intended to support quantitative assessment. Unlike previous models, this

model does not rely on an explicit modeling of the resource transport. Instead, it makes the assumption that resources are stored in a common pool of carbon. Each organ of the plant is associated with a “*context*” in the plant that characterizes its architectural location and its environmental conditions. Part of the experimental database (not involving pruning) was used to estimate the parameters of the model while pruning experiments were used to assess model’s predictions. First simulation experiments show that realistic pruning reactions can be observed as an emerging property of the model.

The model is implemented within the OpenAlea (Pradal et al., 2008) software platform to access ready-to-use packages dedicated to plant modelling. In particular, the model is an L-system-based program (Prusinkiewicz and Lindenmayer, 1990) embedded within L-Py (Boudon et al., 2010) (a new implementation of L-systems written in Python) and takes advantages of packages such as MTG to ease manipulation of the plant topology (Godin and Caraglio, 1998; Godin and Guédon, 1998).

The competition-based model is defined in Section 5.3 while integration of more specific biological knowledge and hypotheses on apple trees architecture and physiology is described in Section 5.4. In order to demonstrate the flexibility of the model to model plant architecture, we show how several plant architectures may arise from various “*context*” definitions. Section 5.4 also focuses on the model’s potential to reproduce the desired feature of (i) branching patterns and (ii) pruning reactions. Finally, advantages and drawbacks of the model, and improvements that could be made in the future are discussed.

5.3 Methods: description of the model

The plant model described in this section is a competition-based model where primary growth is driven by the ability of plant components to obtain resource from a common pool of resources. Competition between components is driven by a notion of context that is highly dependent on the component situation in the plant (i.e., plant architecture and micro-environment). Resources are provided by leaves only and distributed to the components thanks to an allocation sub-model. The model can also account for exogenous factors such as light or horticultural manipulation and for physiological processes such as reserve storage and secondary growth.

5.3.1 Plant Architecture and Terminology

A plant, P , is represented at any time, t , by a tree-graph $P(t) = (V(t), E(t))$, where $V(t)$ is a vertices representing the plant components and $E(t)$ is a set of edges representing the parent relationship between components. The set of components can be split into an aerial and a root part. In this version of the model, the root, $R_0(t)$, is abstracted as a single component of the biological root, that is used to store relevant information about the plant itself whereas the aerial part is composed of metamers, themselves made of three types of components (i.e., organs): *internodes*, $I_v(t)$, *leaves*, $L_v(t)$, and *meristems*, $M_v(t)$, where v is a unique vertex identifier. Meristems can be either apical (i.e., terminal), or axillary.

We denote $I(t) = \{I_v(t)\}_{v \in V(t)}$, $M(t) = \{M_v(t)\}_{v \in V(t)}$, and $L(t) = \{L_v(t)\}_{v \in V(t)}$ the set of internodes, meristems and leaves, respectively.

The set of plant components is thus: $V(t) = R_0(t) \cup M(t) \cup I(t) \cup L(t)$.

We describe plants using the multi-scale tree graph (MTG) formalism (Godin and Caraglio, 1998; Godin et al., 2005) throughout the rest of the paper. In addition to the internodes, leaves and meristems, we also consider axes and growth units (portion of an axis grown during a single period of activity of the meristem). The MTG scales are thus defined as follows: scale 1 for the whole plant, scale 2 for the branches, scale 3 for the growth units and finally, scale 4 for the internodes, leaves and meristems. Competition in the model occurs at scale 4. Axes and growth units do not interfere with the plant growth as they are not used in the allocation model in this version of the model. The usage of MTG facilitates the extraction of topological information about components, which is of major interest in our model (when demands are weighted down by their context function; see section 5.3.4). In particular, meristem demands may be a function of the order (number of axes separating a given plant component from the trunk; orders start at 0), rank (internodes separating a given plant component from the basis of its axis, ranks start at 1), height (number of internodes separating a given plant component from the basis of the plant; heights start at 1) and distance to apex (number of internodes separating the insertion point of the axis containing the considered component from the top of the bearing axis)

5.3.2 Demand allocation resource cost (DARC): a global allocation model

5.3.2.a. DARC notation

The model assumes the following general processes: plant functioning and growth consumes resources that are produced by the leaves. Resources are distributed according to the individual demand of each component. All the components compete for the same pool of resources that is produced by the leaves and stored into a common reserve pool (Kurth, 1994). The relative capacity of an organ to access the global pool of resources is weighted down by the competition induced by the presence of other organs (see section 5.3.4).

Every component, v , has a demand rate, $d_v(t)$, and may provide resource rate, $r_v(t)$. Demands and resources are expressed in units of resource per day (UR per day). This unit is not specific to carbohydrates; it is rather an abstract notion that includes different types of resources such as water and nitrogen. We consider 1 UR to be the amount of resource required for a meristem to produce a new standard metamer (i.e. leaves, axillary meristems and internode). So 1 UR is equivalent to the volume of a standard metamer (for a given specy), which is defined by a standard length and a minimal radius.

The total demand at each time step, Δt (expressed in days), is the sum of all individual demands:

$$D(t) = \sum_{v \in V(t)} d_v(t) \Delta t \quad (5.1)$$

and the total resource is

$$R(t) = \sum_{v \in V(t)} r_v(t) \Delta t \quad (5.2)$$

Then, at each time step, components receive resources according to the allocation model (see section 5.3.2.b) that distributes the total resource. The amount of resource per time unit allocated to a component, v , is denoted $a_v(t)$ and the total allocated resource is

$$A(t) = \sum_{v \in V(t)} a_v(t) \Delta t \quad (5.3)$$

Finally, components may require resources to be maintained alive or to grow. The individual cost for maintenance per time unit is denoted, $c_v(t)$, and the total cost is

$$C(t) = \sum_{v \in V(t)} c_v(t) \Delta t \quad (5.3)$$

The four quantities above are denoted by *DARC*. The *DARC* values are computed at each time step of the simulation. Note that $C(t)$ includes the living cost but may also include other processes such as secondary growth and reserve storage (see section 5.3.6). There *DARC* values must also respect particular consistency relationships. For instance, total allocation and total cost must always be less than the total resource (i.e., $A(t) \leq R(t)$ and $C(t) \leq R(t)$).

5.3.2.b. Allocation models

Different types of strategies can be defined to allocate carbon in the plant (Génard et al., 2008; Lacointe, 2000; Mathieu et al., 2008). Two important ones are the proportional and hierarchical strategies. At each time step, the *allocation function* computes the amount of allocated resource, $a_v(t)$, that should be distributed to each component, v , according to its demand. This function, f_a , depends on the total resource available and on the individual demands:

$$a_v(t) = f_a(R(t), D(t), d_v(t)) \quad (5.5)$$

In the case of a proportional allocation model, the procedure works as follows. First, individual demands and resources must be updated so as to compute the total demand, $D(t)$, and total resource, $R(t)$, and finally the normalised-individual demands, $\widetilde{d}_v(t) = d_v(t)/D(t)$. Then, the following proportional allocation function is used:

$$f_a^p(v, R, D) = \min(\widetilde{d}_v(t)R(t), d_{0,v}(t)) \quad (5.6)$$

where $d_{0,v}$ is the maximal demand of a component (see section 5.3.4). The minimum function is required to prevent a component to obtain more resource than its maximal demand $d_{0,v}(t)$. The demand may not be satisfied at each time step (e.g., $a_v < d_v$) due to a strong competition between components or a lack of resource (e.g., $D(t) > R(t)$). In the proportional model, all components get resource from the common pool. Therefore all meristems can grow and produce new branches. Only the introduction of a growth threshold and the possibility to send the unused allocated resource back to the common pool can prevent a meristem to grow, allowing the emergence of different branching patterns with such a proportional model.

Another allocation model is the hierarchical model. Similarly to the proportional model, individual demands and resources need to be up-to-date. For this, all demands are sorted so that the strongest one appears first. The component with the strongest demand is selected, and the following allocation function is used:

$$f_a^h(v, R) = \min(R(t), d_{0,v}(t)) \quad (5.7)$$

The total resource is updated ($R(t) = R(t) - a_v(t)$) and the next strongest component is selected. This procedure is applied while $R(t) > 0$. The main difference with the previous allocation model is that not all components will be satisfied when there is a lack of resource ($D(t) > R(t)$). So, some meristems will create new axes (branches) while some other will remain dormant until a more favored situation occurs. Various branching patterns naturally emerge from such an allocation model.

Nonetheless, there is one known issue with the hierarchical allocation model. When two components have exactly the same demand, they will still be sorted (from a pure computational point of view) leading to an undetermined situation. Indeed, if there is not enough resources for the two components, then only one will get resource and therefore, only that one will grow. We would rather wish the two components to share the resources if they have exactly the same demand. To avoid such biases, our model allows us to slightly perturbate the initial demands at each time step. This option is used throughout the rest of the paper when a hierarchical allocation model is used.

5.3.3 L-system and primary growth

The use of L-system production rules with MTGs was introduced by Godin et al. (2005). The L-system string is extended to encode extra scales. As in standard L-systems, the axiom string specifies the initial plant components:

Axiom: R B U A

where R stands for root, B for branch, U for growth unit and A for apical or axillary meristem. In the following examples and sections, we consider that a meristem produces a new metamer made of a single leaf and a single axillary meristem:

(1) $A \rightarrow I [L] [B U A] A$

(2) $A \rightarrow U A.$

Square brackets are used to delimitate branches (L-system branching points), L stands for leaf and I for internode. Obviously, if several leaves or branches are required at a given node, then the rule (1) needs to be adapted. In our model, this production rule is dynamic. Indeed, the number of leaves and/or branches is a model parameter given the number of potential number of branching axes per node. The rule (2) is used when a meristem has not grown for a while so as to delimitate the presence of a new growth unit.

The production rule is not applied at every time step but only at the end of a production time, $T_p^{(a)}$ (where p stands for production, and (a) for apices), and only if the accumulated-allocated resource over $T_p^{(a)}$ is greater than a pre-defined threshold, λ . The accumulated-allocated resource at the end of the production time is denoted $a_v^{T_p}(t)$. If $a_v^{T_p}(t) < \lambda$, then accumulated-resource can be either pooled into the global pool or kept by the component for the next production time. If $a_v^{T_p}(t) > \lambda$, then the production rule is applied. The final sizes of the leaves and internodes created are proportional to $a_v^{T_p}(t)$. Therefore, we must have

$a_v^{T_p} \leq 1$ to prevent internodes and leaves to be larger than a maximal size. Therefore the initial demand of a meristem must verify $d_{0,v}(t) \leq 1 UR/T_p^{(a)}$.

5.3.4 A context function to set demands

Plants are embedded within an environment, $\varepsilon(t)$, that contains data such as temperature and light. Each plant's component, v , can be fully described by (i) an internal state vector, denoted $S_v(t)$ and (ii) a context function denoted $C_v(\vec{\alpha})$, where $\vec{\alpha}$ is a list of parameters to be defined (e.g., rank, order, height, ...). The internal state of a component may be decomposed into two sub sets of information:

- a vector of measurable data, $X_v(t)$ (e.g., length, diameter);
- a vector of hidden variables, $Y_v(t)$ (e.g., physiological age)

The context function, $C_v(\vec{\alpha})$, isolates relevant information about the topology and the position of a component as well as local information such as micro environment (e.g., temperature, light interception). The context function encapsulates the position of the component within the tree (coordinates and relative position), the preceding units, the envioning organs... The vertex index, v , indicates the local property of this function. Note also that the local context function, $C_v(\vec{\alpha})$, is different from the global cost function, $C(t)$, introduced earlier.

Every organ expresses a demand $d_v(t)$ for resource that is a function of its internal state $S_v(t)$ and its context function, $C_v(\vec{\alpha})$:

$$d_v(t) = d_{0,v} f_d(S_v(t)) C_v(\vec{\alpha}) \quad (5.8)$$

where f_d is a function that depends on internal states of the component, and $d_{0,v}$ is the maximal demand. Both function f_d and $C_v(\vec{\alpha})$ must be in the range $[0, 1]$ to guarantee a demand in the range $[0, d_{0,v}]$.

The choice of the context function is arbitrary. In this version of the model, we use an additive context function that allows to have as many parameters as needed; we found the additive function to have a dynamics easier to manipulate than a multiplicative one. This function takes the following form:

$$C_v(\vec{\alpha}) = \frac{1}{2N} \sum_{i=1}^N f_w(p_i, \alpha_{p_i}) \quad (5.9)$$

where N is the number of components in $\vec{\alpha}$ and the weight function, f_w , is a function of a variable p and an adjustable parameter α_p .

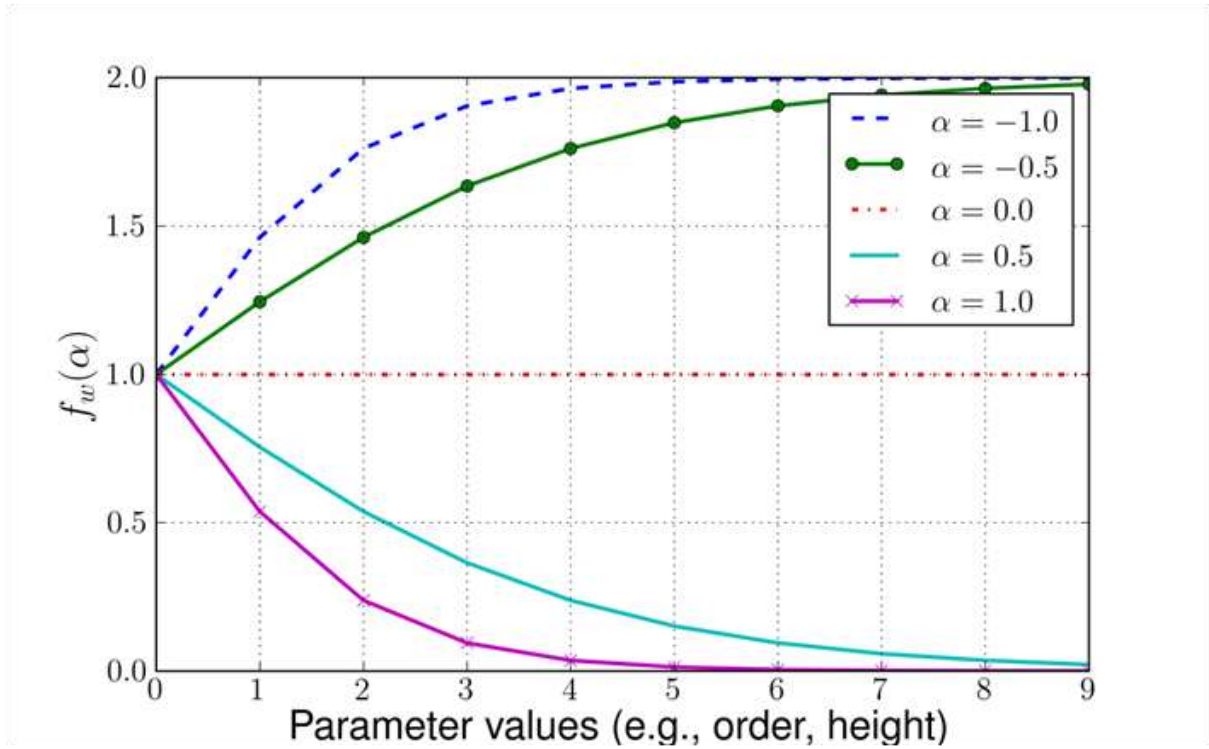


Fig. 5.1: Context function behaviour with a single parameter as in Equation (5.11). Positive values favour low values of the parameter. Conversely, negative values favour large values. $\alpha = 0$ means that the parameter has no effect (since $C_v(t) = 1$).

This weight function is:

$$f_w(p, \alpha_p) = 2 - \frac{2}{(1 + \exp^{-p\alpha_p})} \quad (5.10)$$

where α_p is a user parameter used to increase or decrease the importance of the parameter p . For instance, if we consider that the context function depends only on the rank parameter, r , then the context is simply:

$$C_v(\vec{\alpha}) = \frac{f_w(r, \alpha_r)}{2} = 1 - \frac{1}{(1 + \exp^{-r\alpha_r})} \quad (5.11)$$

The r value depends on the component. Its effect is illustrated in Fig. 5.1: large values of α_r favour components with small rank; conversely, small values of α_r favour components with large rank. More complex examples of context function and their influence on plant architecture are depicted in section 5.3.8.

5.3.5 Resource computation

To quantify the amount of carbon produced by a plant, physiologists have introduced a notion of light use efficiency, which considers that the amount of carbon photo-synthesized is roughly proportional to the leaf light exposure. We suppose that at each time step, leaves produce an amount of resources proportional to their surface (ideally, this production should take into account the real light exposure within the plant, as well as temperature). The individual resources for a leaf is computed as follows

$$r_v(t) = r_0 f_r(S_v(t)) \varepsilon_v(t) \quad (5.12)$$

where r_0 is the maximal production of a leaf when conditions are optimal and the leaf surface is maximal. The function f_r depends on the internal state, $S_v(t)$, that encapsulates the leaf area, the leaf production per surface, and the efficiency as a function of the age. It also depends on external parameters $\varepsilon_v(t)$ related to the light exposure, the temperature... The functions f_r and $\varepsilon_v(t)$ should be in the range $[0,1]$. Section 5.4.2 provides a specific example for leaf resource dedicated to apple trees.

5.3.6 Hierarchical processus

Resource provided by the plant is used for primary growth and for additional processus such as the secondary growth, reserve for the next year, and living cost (maintenance). These 3 processus can be switched on and off at will by the user.

The first processus is the maintenance, which takes into account the cost to maintain the plant's organ alive. This cost was set proportional to the external cambial layer in the case of

internodes. The thickness of this external cambial layer is a fraction, μ_c , of the internode's radius. Therefore, the cost, $c_v(t)$ for a given internode is

$$c_v(t) = \pi l_v^{(i)} r_v^{(i)^2} (2\mu_c - \mu_c^2) \quad (5.13)$$

where μ_c is a user parameter that must be in the range $[0,1]$. The parameters $l_v^{(i)}$ and $r_v^{(i)}$ are the internode's length and radius, respectively.

The second processus is the secondary growth. The girth growth is simulated using the pipe model (Shinozaki et al., 1964). In our model, we chose a pipe model parameter $\beta = 2.49$. At each time step, the pipe model is computed, and each internode is assigned a target radius $r_{v,target}^{(i)}$ using the following expression:

$$r_{v,target}^{(i)} = \max \left(\left(\sum_{child} r_{child}^{(i)}(t)^\beta \right)^{\frac{1}{\beta}}, r_v^{(i)}(t) \right) \quad (5.14)$$

The goal of each internode is to reach this target radius given a certain amount of resource taken from the global resource $R(t)$. So, the cost to build the pipe model is related to the new volume $dV(t)$ to be created:

$$dV(t) = \sum_{v \in V(t)} \pi (r_{v,target}^{(i)}(t)^2 - r_v^{(i)}(t)^2) l_v^{(i)}(t) \quad (5.15)$$

If $dV(t)$ is large, the plant growth will be penalised. If $dV(t) > R(t)$, the growth stops. In order to prevent this stop, the cost related to the pipe model is:

$$\zeta_p(t) = \min(dV(t), \mu_p R(t)) \quad (5.16)$$

where μ_p is the maximal amount of resource to be used at a given time step to build the cambial layers. So, it may take several steps to build the pipe model.

The third processus is a long-term processus related to the reserve. Indeed, in pluri-annual plant simulation, a reserve mechanism needs to be set up so that the next year can restart thanks to a subsequent initial resources. This reserve is implemented in a simplistic way using a sigmoid function. So, the reserve processus takes a fraction of the resource over a period $T/2$, where T is the period of growth:

$$\zeta_r(a_p) = \frac{\mu_r R(t)}{1 + \exp^{0.1(-(\frac{a_p - T}{2}) + \frac{T}{2})}} \quad (5.17)$$

where a_p is the plant age and μ_r is used to select only a fraction of the total resource. The reserve does not take any resource until the time $T/2$ is reached. Then reserve is more and more demanding to finish, at the end of the season by taking all remaining resource.

Table 5.1: Default model parameters. Upper script (a) stands for meristem, (l) for leaf and (i) for internode. Context parameters with value set to zero means that this parameter is not used. For hierarchical processus, $\mu = 0$ means that the processus is not used. Demand and resource that are not specified in this table are set to zero (e.g., internode resource).

Name	Symbol	Value (unit)
Time step	Δt	1 (d)
Initial resource	r_0	1 (UR)
Production time	$T_p^{(a)}$	3 (d)
Growth threshold	λ	0.1
Optimal Resource	$r_0^{(l)}$	0.15 (UR.d-1)
Maintenance cost fraction	μ_c	0
Pipe model fraction	μ_p	0.9
Reserve fraction	μ_r	0
Order (context)	α_o	1
Height (context)	α_h	0
Rank (context)	α_r	0
Age (context)	α_a	0
Distance to apex (context)	α_{d2a}	0
Light (context)	α_l	0

Table 5.2: Default internode parameters. d stands for days. See text for details.

Parameter	Symbol	Default value (unit)
Development duration	$T_{min}^{(i)}$	10 (d)
Radius (mininum)	$r_{min}^{(i)}$	0.001 (meters)
Length (mininum)	$l_{min}^{(i)}$	0.001 (meters)
Length (maximum)	$l_{max}^{(i)}$	0.03 (meters)
Growth rate	$\lambda^{(i)}$	1

Table 5.3: Default leaf model parameters . d stands for days, UR stands for unit resource (see text for details).

Parameter	Symbol	Default value (unit)
Optimal resource	$r_0^{(l)}$	0.2 (UR d ⁻¹)
Development duration	$T_m^{(l)}$	32 (d)
Growth rate	$\lambda^{(l)}$	1
Minimum final area	$S_{min}^{(l)}$	20 (cm2)
Maximum final area	$S_{max}^{(l)}$	30 (cm2)

5.3.7 Overview of a Growth Cycle and Model Parameters

First, we set a time step, Δt (in days) and a production time $T_p^{(a)}$ (in days), so that $\Delta t < T_p^{(a)}$. Therefore, the initial demand of meristems is $d_0 = 1/T_p^{(a)}$ (see section 5.3.3). In order to start the simulation, an initial resource is set to 1 UR (so 1 minimal optimal metamer can be built) and the leaf resource is set to 0.15 UR per day; the growth threshold is set to 0.1. Then, the relative cost of the hierarchical processus defined in the previous section are (μ_c, μ_p, μ_r) . An allocation model should be selected. Finally, the parameters $\vec{\alpha}_p$ of the context function are set up. In this version of the model, the context function depends on:

- 4 topological parameters: (1) rank, (2) order, (3) height and (4) distance to apices denoted $d2a$,
- 1 internal state variable that is the component age,
- 1 local environment variable that is the intercepted light by meristems.

The Tables 5.1 to 5.3 provide a list of the most relevant parameter of the model and their default values.

The model works as follows:

1. All $d_v(t)$ are computed as well as the total demand $D(t)$;
2. All $r_v(t)$ are computed as well as the total resource $R(t)$;
3. All maintenance cost are computed as well as the total cost $C(t)$. Update the total Resource: $R(t) = R(t) - C(t)$;
4. Compute the target radius of the internodes and the cambial growth cost, $\zeta_p(t)$. Update the total resource: $R(t) = R(t) - \zeta_p(t)$;
5. Compute the amount of resource to be sent to the reserve, $\zeta_r(t)$. Update the total resource: $R(t) = R(t) - \zeta_r(t)$;
6. Compute the context function, $C_v(\vec{\alpha})$, for each meristem and apply the allocation model, f_a . Update the total resource used by the primary growth : $R(t) = R(t) - A(t)$. There should be no more resource in the global pool at that time of the simulation.
7. Update the structure using the production rules of the model (see section 5.3.3).
8. Restart the procedure from step 1 until the end of the simulation is reached.

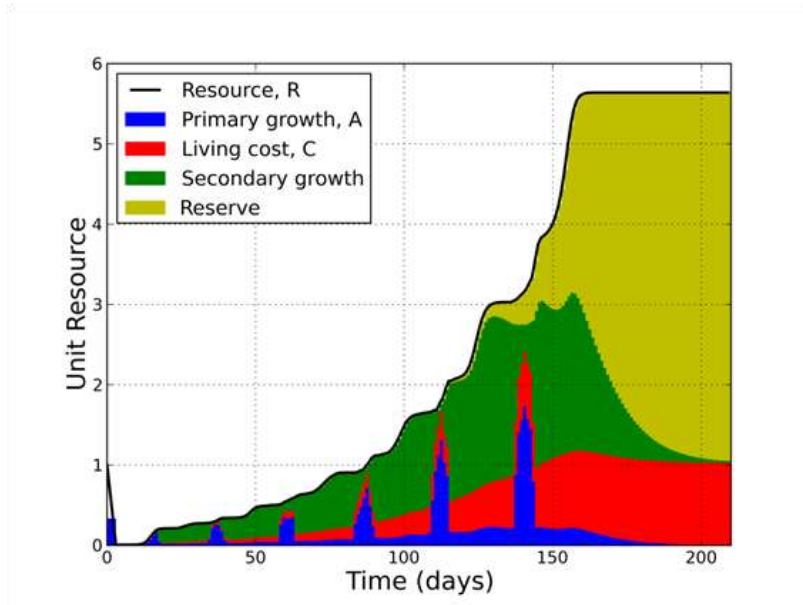


Fig. 5.2: DARC values over time. In this example, $R < D$, and lead to an alternance of primary and secondary growth within a plant. The effect of the reserve is also clearly visible once $t > 105$ days. In this example, the carbon allocation model is proportional, $\mu_c = 0.005$, and $\mu_r = 0$. Other parameters are the default values from Table 5.1



Fig. 5.3: Effect of the allocation model. Parameters are the default ones, except for $\alpha_h = -0.1$, and $r_0 = 0.2$ and $\lambda = 0.5$. The left figure uses a proportional allocation model and the right figure a hierarchical one. The plant on the left ends after 130 steps with a final height of 10 cm while the hierarchical plant ends with $H=1.10$ meter.

The model is fully coupled with data analysis and visualisation tools in OpenAlea that allows to track the status of the entire plant at each time step, as well as status of individual components. Fig. 5.2 shows the DARC values as well as secondary growth (pipe model) and reserve over the entire simulation. In the case of a proportional model, it clearly shows (1) how the primary and secondary growth compete for resource and (2) how the hierarchical processus, especially the reserve function takes all resource at the end of the simulation. The secondary growth decreases the amount of resource and primary growth until it is satisfied. Then, allocated resource increases until new metamers are built and so on. This competition may create a rhythm of branching pattern. Such rhythms have been emphasized in (Mathieu et al., 2008).

5.3.8 Examples

In this section, we use the default parameters provided in Table 5.1 and we change one or several of those parameters to illustrate their influence. In particular, we look at the allocation model, the leaf resource parameter, and the context parameters (order, height, light). Let us start with the allocation model parameter that can be either proportional or hierarchical. In Fig. 5.3, we only change the allocation model from proportional to hierarchical. With the context default parameters ($\alpha_o > 0$), the smallest order are favoured, so the apical meristem on the trunk starts its growth immediately. In the proportional case the apical meristem on the trunk has to share the resource available as soon as new meristems appear. Conversely, in the hierarchical case, the apical meristem has the best context and therefore carries on its growth even though competitors appear. The consequence is that in the proportional case, many branches of order 1 appear while, in the hierarchical case, new branches appear only when resource is available. The next examples use hierarchical models only.

In Fig. 5.4, we consider a different context function. This context still favours the low order, however, it also favours large rank and height ($\alpha_h < 0$ and $\alpha_r < 0$). The branching patterns are quite different from the previous examples. It does not look symmetric anymore. This is also due to the leaf parameter, r_0 , which is a limiting parameter for the plant growth. Here, we also change this parameter to observe its influence on the overall plant architecture. Indeed, it has a strong influence on the total resource available and therefore on the overall volume and number of branches.

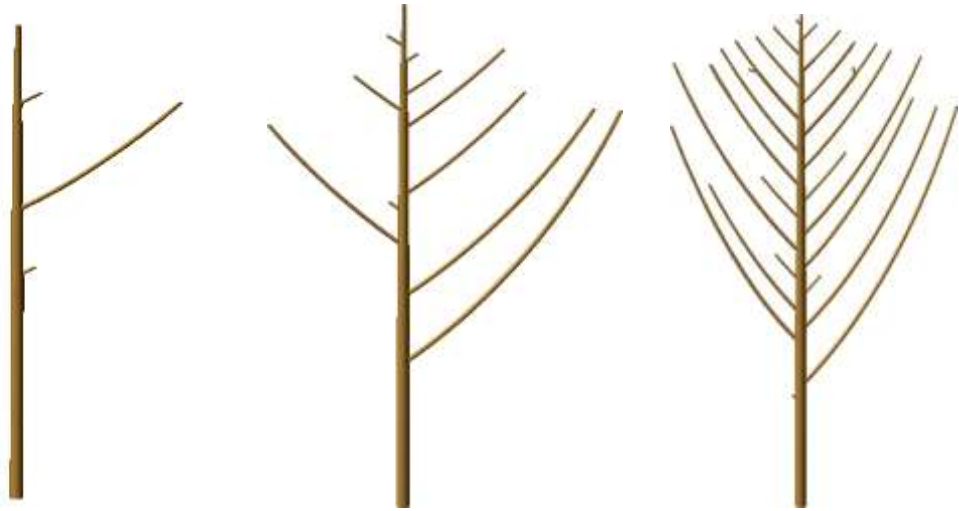


Fig. 5.4: Effect of the leaf parameter, $r_0^{(l)}$, for unit of resource acquisition. Default parameters are used except for $\alpha_o = 0.1$, $\alpha_r = -0.1$, and a leaf parameter that goes from $r_0^{(l)} = 0.10$ (left), 0.15 (middle) and 0.2 (right). Phyllotactic angle is set to 180 degrees to ease the interpretation. Simulations are stopped after 130 days.

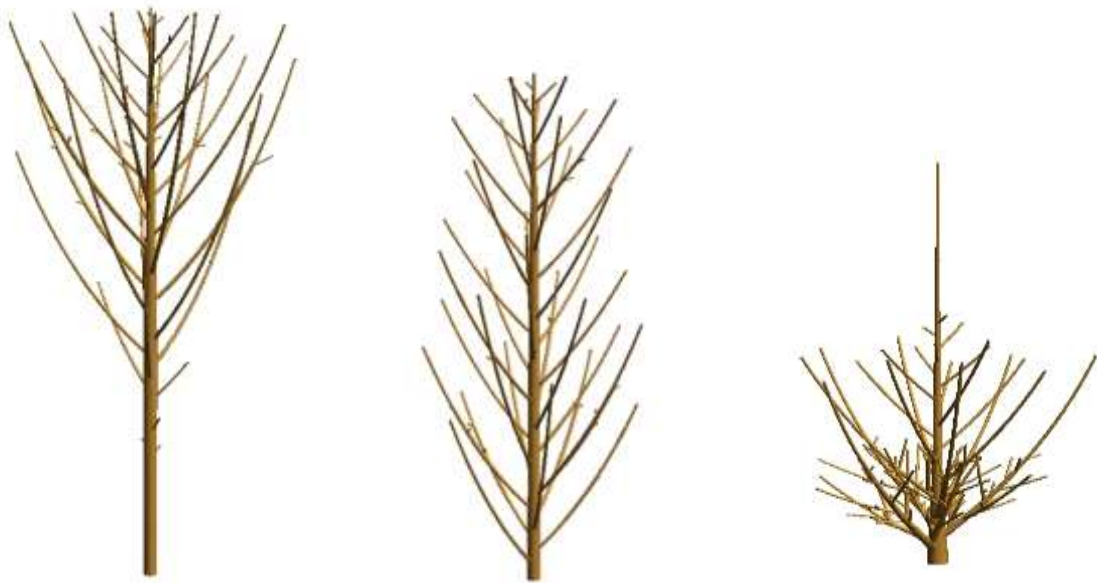


Fig.5.5: Effect of the context height parameter. Default parameter are used except for $\alpha_h = -0.1$ that is set to -0.1 (left) 0 (middle) and 0.1 (right).

The context function can depend on many parameters. We have seen the effect of a positive α_o on the previous example (trunk favoured). A negative value may be used, however, the plant architecture will be different and resemble those of Leuvenberg model (Hallé et al., 1978). In Fig. 5.5, we look at the effect of the height parameter on the plant architecture. Depending on the sign of this parameter, branches position will be uniformly distributed ($\alpha_h = 0$), or situated on the top or bottom of the plant. The context function is quite rich and many branching patterns can emerge from specific set of α_p parameters. A full scan of this parameter space would be of interest but is beyond the scope of this paper.

Beyond the topological parameters, the context function can also account for environment parameters, such as light. In Fig. 5.6, we illustrate this possibility by keeping the parameters of the previous example (order and height) and adding light within the context. As a result, it can be observed that branches in the shadow do not grow as easily as before and more branches grow close to the tip of the trunk.

5.4 Applications to pruning reaction in apple trees

In this section, we used the model presented in previous sections, and specialised its internode and leaf components. Based on experimental data from apple tree databases (Massonnet, 2004; Costes et al, 2008; Fumey et al., 2011), we defined more specific leaf and internode growth functions. The production time is $T_p^{(a)} = 3$ days (default value of the model), which is the measured apple tree production time (plastochron).

5.4.1 Internode growth function

Internodes require significant amount of carbohydrates for elongation growth, girth growth, storage and maintenance respiration (Lakso et al., 1999). In our model, internodes have a cylinder shape. The radius is denoted $r_v^{(i)}$ (where (i) stands for internode); it has a minimum value $r_{min}^{(i)}$. Similarly, the cylinder length is denoted $l_v^{(i)}$; it has a minimum value $l_{min}^{(i)}$ and a maximum value $l_{max}^{(i)}$.



Fig. 5.6: Effect of the light when included in the context function. Parameters are the same as in Fig. 5.5. See text for more details (Section 5.3.8 and 5.4.2).

As mentioned in section 5.3.3, the final size of an internode is proportional to the accumulated-allocated resource, $a^{T_p} \leq 1$, which was available at production time. The final length of an internode is a fraction, ϕ , of the maximum length, therefore the internode length is

$$l^{(i)}(t_a) = l_{min}^{(i)} + \frac{\phi l_{max}^{(i)} - l_{min}^{(i)}}{1 + \exp^{\lambda^{(i)}(-t_a + \frac{T_m^{(i)}}{2})}} \quad (5.18)$$

where t_a is the age of the component and $T_m^{(i)}$ the maturation time. Additionally, girth growth is simulated using the pipe model (Shinozaki et al., 1964) as explained in section 5.3.6.

5.4.2 Leaf growth function

Leaves perform net photosynthesis and assimilate carbohydrates assuming that water and nutrients are not limited. In our model, water, nutrients and carbohydrates are abstracted as resources, UR, (see section 5.3.2) that are produced by a leaf during a time unit Δt . The resource produced by a leaf is denoted $r^{(l)}(t, t_a)$, where t is calendar time, and t_a the leaf age. Leaf resource can be defined as follows (Massonnet et al., 2008):

$$r^{(l)}(t, t_a) = r_0^{(l)} \frac{S^{(l)}(t_a)}{S_{max}^{(l)}} \xi(t, t_a) \Delta t \quad (5.19)$$

where $r_0^{(l)}$ is the optimal amount of UR produced per day by a leaf of maximum size $S_{max}^{(l)}$, $S^{(l)}(t_a)$ is the leaf area, and $\xi(t, t_a)$ is the efficiency of a leaf in producing resources compared to an optimal situation.

Like for the internode component, the leaf area is not constant but starts from a minimum area $S_{min}^{(l)}$ and is programmed to reach a maximum value when it reaches maturity time, T_m^l . The leaf area in this example is a sigmoid function (as described in Massonnet, 2004):

$$S^{(l)}(t_a) = S_{min}^{(l)} + \frac{\phi S_{max}^{(l)} - S_{min}^{(l)}}{1 + \exp^{\lambda^{(l)}(-t_a + \frac{T_m^{(l)}}{2})}} \quad (5.20)$$

Function $\xi(t, t_a)$ depends on internal leaf states and environmental parameters. We also used a function that mimics the three life phases of a leaf (heterotrophic, autotrophic and senescence phases). This function is implemented as a tunable logistic function that depends on the age t_a of the leaf and time parameters that delimit the range of each phase. We also include light interception that affects the photosynthesis.

5.4.3 Model Outputs

The model allows us to store information about the dynamic and evolution of the plant components as well as geometrical data (e.g., branch and internode lengths) over the entire simulation, which allow us to compare the model outputs with measurements.

In order to tune our model, we focus on branching sequences on the main trunk. Branching expression is naturally expressed by sequences whose index parameter is the node rank, the attached variables qualifying either the parent entity (e.g., length of internode) or the offspring entities (types of axillary production) (Guédon et al., 2003).

Branching sequences are characterised by (i) the index parameter of the sequence (the metamer index) and (ii) the number and types of the measured variables attached to each successive node in the sequence. Here, we consider univariate sequences where a unique variable is chosen so as to qualify the type of offspring borne by a given entity. This variable is called *trunk-shoot type* in the following and is ordinal: type is chosen among latent bud (0), short shoot (1), medium shoot (2) and long shoot (3).

From the experimental data, we use a list of 40 univariate sequences for each cultivar available where the variable stores the *trunk-shoot type* variable mentioned earlier. In order to compare the model output with the experimental data, we use comparison methods described in (Guédon et al., 2003), that allows us to perform optimal alignment between sequences. The principle of sequence alignment is to seek the appropriate correspondence between the two sequences of different lengths by optimising over all possible correspondences that satisfy suitable conditions (e.g., deletion, insertion), such as preserving the order of the elements in the sequences. Dissimilarities between sequences is defined as the minimum sum of the costs attached to the three possible elementary operations, namely deletion, insertion and substitution required to transform one sequence into another. Finally, since sequence lengths may be different, we used a variant of sequence alignment called extremity-space free alignment (Gusfield, 1997) so that the two sequences coincide at one extremity. Here, we use an end free alignment.

5.4.4 Sensitivity analysis

Sensitivity analysis of a model provides information about which parameters have major influence on the model outputs. Sensitivity analysis has been performed on the model described in previous sections following the Morris method (Morris, 1991; Campolongo and Braddock, 1997).

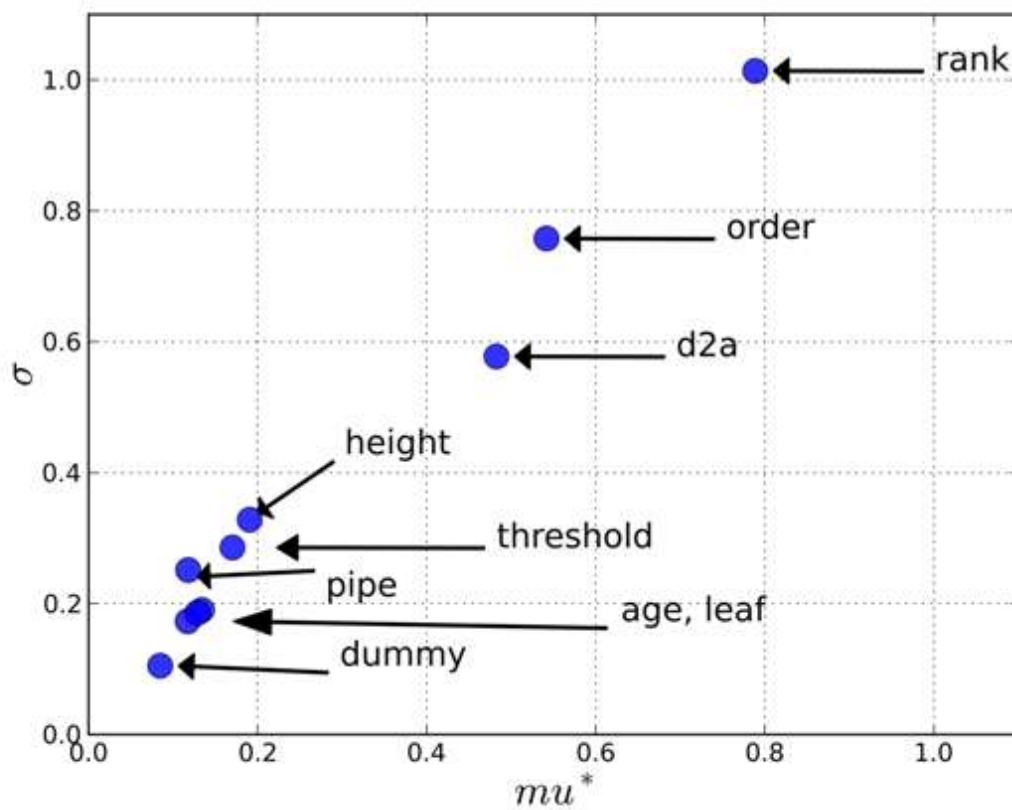


Fig. 5.7: Sensitivity analysis of the model using Morris method (see text for the model output). Large μ^* values indicates factors that have strong influence on the model output, here the distance between trunk-shoot branching sequences. So, the most important parameters (for the output selected) are the following context function parameters: rank, order, and distance to apex and height parameter. A dummy variable was added; it should have no effect on the output, which is confirmed by its position on the right-bottom corner.

This method aims to isolate the most important factors from amongst a large number that may affect a particular response. The screening method proposed by Morris requires an order of k evaluations where k is the number of model input factors. In practice, the range of values taken by a model parameter may be specified. Moreover, if the model output, $y = y(x)$, is a scalar function of the vector of input factors $x = (x_1, x_2, \dots, x_k)$, then components x_i can take a number of values or levels in the set $[0, p - 1]$.

The traditional Morris method is based on the definition of an elementary effect attributable to an input factor. For a given value of x , the elementary effect for the i th input factor is defined as

$$d_i(x) = y(x_1, \dots, x_i + \Delta, \dots, x_k) / \Delta \quad (5.21)$$

where Δ is an integer selected in $[1, p - 1]$ such that $x + \Delta$ is in Ω .

In the Morris method, an experimental plan is designed so as to collect random samples from each distribution F_i of elementary effects associated with each input factor.

Analysis of those distributions will assess the relative importance of the input factors. A large measure of the distribution mean value, μ^* , indicates an input factor with a high overall influence on the output, while a high value of the standard deviation, σ , indicates an input factor that is involved in interactions with other factors or whose effect is non-linear (Morris, 1991).

We performed a sensitivity analysis of our model using 9 input factors from table 5.1 the leaf parameter, $r_0^{(l)}$, the threshold, λ , the pipe model parameter, μ_c , and the context function parameters, α_i . Concerning the Morris method, we choose $p = 35$, and the output model that is studied is the distance between the trunk-shoot sequence of the simulated plant compared to a 40 trunk-shoot sequences of a cultivar, as explained in section 5.4.3.

The elementary effects μ^*, σ are summarised in Fig. 5.7. The analysis of the results shows that the parameters that have the most important effect on the output (distance between trunk-shoot sequences) are $\alpha_0, \alpha_r, \alpha_{d2a}, \alpha_{age}$.

Of course, these parameters are the most important for the output selected. If a different output (e.g., volume) is selected, the sensitivity analysis would give different results.



Fig. 5.8: Example of trees using the default parameters except for $r_0^{(l)} = 0.11$, $\alpha_r = -0.1$, $\alpha_a = -0.1$, $\alpha_{d2a} = 0.1$. Moreover, the left tree has $\alpha_o = 0.1$ (Braeburn-like) and the right tree has $\alpha_o = -0.1$ (Fuji-like). The reserve function is on.

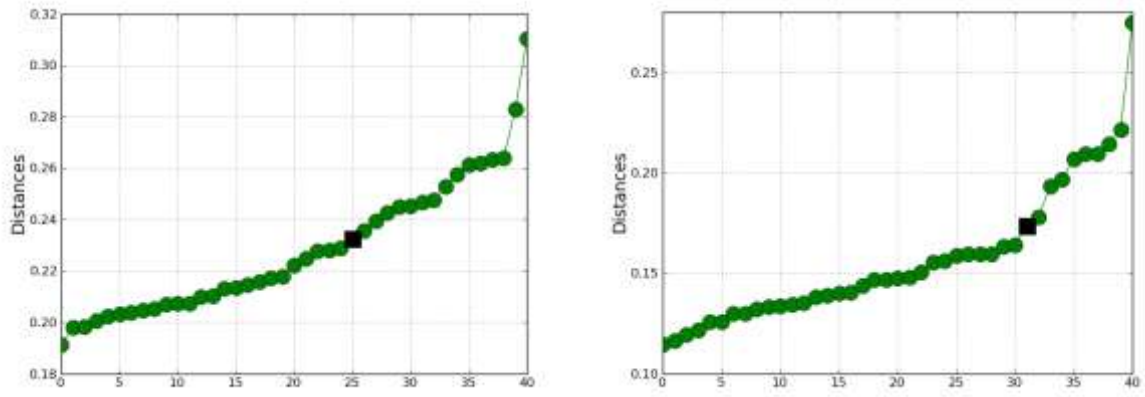


Fig. 5.9: Distances between experimental data: 'Braeburn' (top) and 'Fuji' (bottom) apple trees (see text) and trees from simulation (see text and Fig.5.8).

5.4.5 Parameter Optimisation

The Morris method gives us an insight about the importance of the model parameters, but is not sufficient to identify precisely the parameters that will give us a plant architecture similar to that of a predefined species. Instead, we should use optimisation method to figure out the values of those parameters. Our criteria will be the distance between the trunk-shoot sequence of the simulated plant and the same type of sequences from a given cultivar, as explained in sections 5.4.3 and 5.4.4.

The number of model parameters is large, however, the sensitivity analysis allows us to focus on a sub-set of these parameters that are the context function parameters. We performed a brute force optimisation where we scan the parameter space to identify parameter set for which the distance between the simulated and observed trunk-shoot sequences is small. A coarse study allowed us to identify sets of parameters suitable for the two cultivars. Using the default parameters and $\alpha_0 = 0.1$, $\alpha_r = -0.1$, $\alpha_{d2a} = 0.1$, $\alpha_{age} = -0.1$, $r_0^{(l)} = 0.11$, we obtain a plant architecture as shown in Fig. 5.8 (left).

Besides, the comparison method proposed in Section 5.4.3 is applied on the sequences of the two cultivars and shown in Fig. 5.9. We obtain a mean cost of $c^{(B)} = 0.23$ for ‘Braeburn’ and $c^{(F)} = 0.15$ for ‘Fuji’. The simulated tree (Braeburn type) gives a distance of 0.235 with the measured trees, which is close to the mean value $c^{(B)} = 0.23$ (see Fig. 5.9). Changing $\alpha_0 = -0.1$ we obtain a plant architecture as shown in Fig. 5.8 (right). The distance between the simulated tree and the measured trees (Fuji) is 0.17, which is close to the mean value $c^{(F)} = 0.15$ (see Fig. 5.9).

5.4.6 Virtual Pruning Experiments

Studies made in orchard (Fumey et al., 2008, 2010) showed that pruning induces local and distant reactions. Heading cuts of axes, either trunk or laterals, induced the local emergence of new axes, just below the cut. Several distant reactions were also highlighted, in particular the emergence of new axes along the trunks after the heading cut of laterals.

The model allows us to perform virtual pruning experiments: pruning provokes a simultaneous decrease of resources and competing sites, which creates a new hierarchy between growing axes and new axes. The context function as defined earlier prioritise oldest organs (growing), with large rank, low order and low distance to apex. Besides, pruning of branches reorganise hierarchy and thanks to the distance to apex parameter, growth of existing branches and organs below the apex are favoured. This mechanism reproduces partially pruning reactions observed in field experiments.

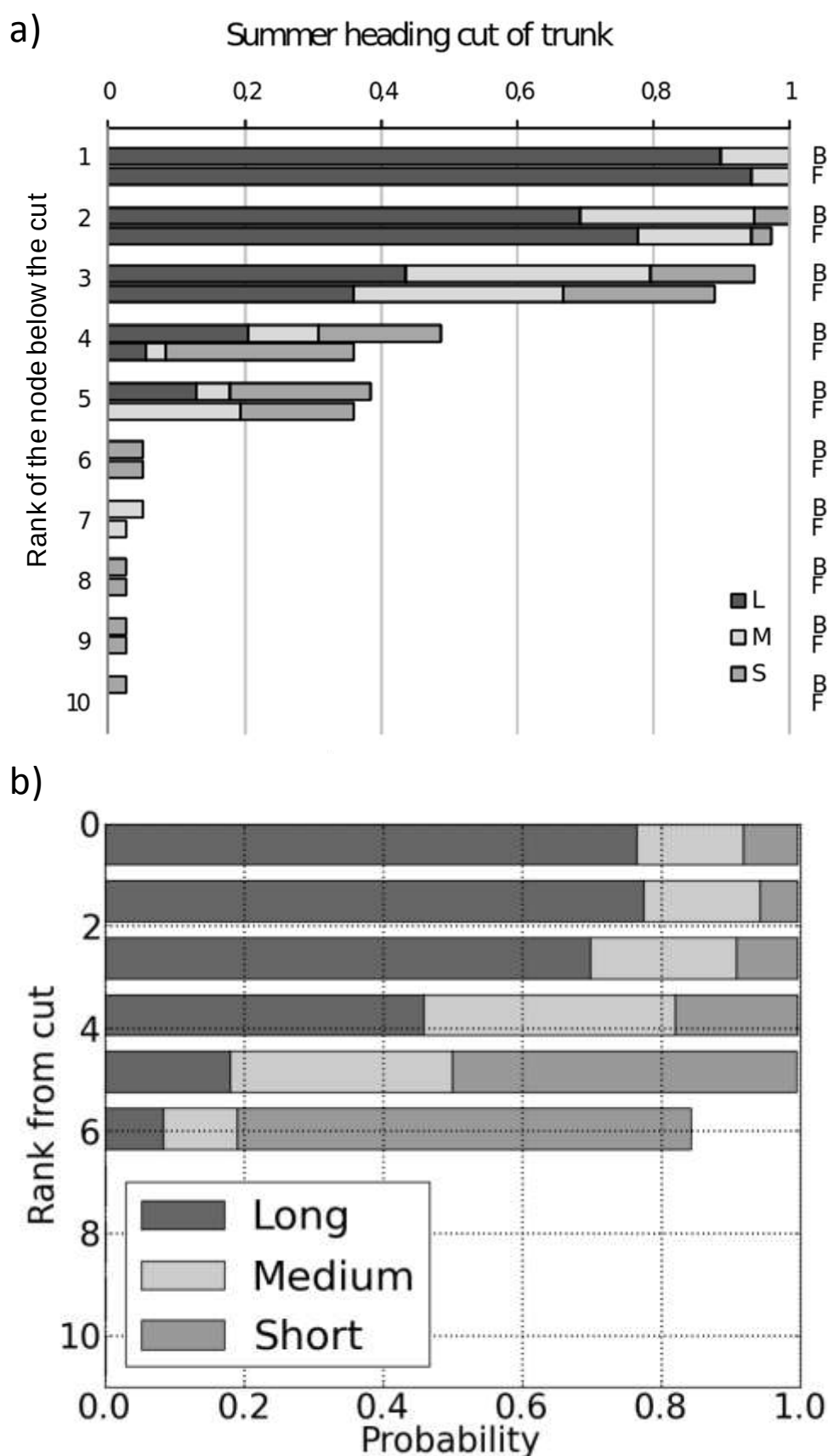


Fig. 5.10: Pruning reactions from experiment data (a), B for Braeburn; F for Fuji cultivar) and model (b), with parameters set for 'Braeburn'). The distribution represents the number and type of emerging branches function of the distance to the cut.

More precisely, as compared to control trees if sylleptic branches are removed then new axes emerge below the cut and if the main trunk is removed then new axes emerge in the vicinity of the cut (Fig. 5.10). The simulated trees have a final trunk's height that is smaller than the control tree's height, whose behaviour is similar to observation made on measured trees.

Experimental data provides the distribution of new emerging branches below the cut. For instance, from Fig. 5.10, we can see that there is a 90% chance for a new branch (long one) just below the cut, about 50% chance for a long emerging branch 3 ranks away from the cut, and so on. Virtual pruning experiments were made in the case of a set of parameters that reproduces the Braeburn cultivar trees. The distribution of new emerging branches is shown (for 400 head cut pruning made of the trunk) in Fig. 5.10. The agreement between experimental data and the simulated data is qualitatively good.

5.5 Discussion

The model presented in this paper is a competition-based model for resources that takes into account the context of each organ. The abstract notion of context was introduced to normalize the initial organ demand at the whole tree scale on the basis of organ topology and micro-environment. Presently, the context mainly encapsulates the organ position in the tree (e.g., order, rank or height), and the functions attached to each of the context parameter have the same empirical forms (see section 5.3). The empirical functions (for each context parameter) were combined in an additive way for calculating the overall context; a multiplicative choice would have led to a too large dynamic of the context function. Besides, one improvement that could be made is to specialise the empirical function for each parameter in order to take into account the dynamical range of parameters. For instance, the order parameter barely reach 10 while rank and height parameters do; yet context function investigated so far were identical for each parameter. Moreover, different forms of function and combinations could be built, possibly leading to different model behaviour. For instance, a multiplicative combination function would dramatically modify the dynamics/variation of the context function. Non strictly decreasing functions could also be considered. Therefore, a more in depth exploration of the possible options and their consequences on the model robustness and validity extent has still to be done, especially in relation with the model ability to represent a large range of vegetal forms, as described by Hallé et al. (1978).

In our model, the context function leads to a divergence of organ fates. Indeed, depending on each organ context, a demand is calculated that drives resource allocation. This divergence

can be reinforced by the consideration of other parameters than those related to meristem topology, such as a satisfaction function (Balandier et al., 2000) or the meristem ontogenic age (Gary et al., 1998). Even though a satisfaction function and the ontogenetic age were included in the context definition, these parameters were little-used in our examples. Similarly, the distance to apex, which complements the definition of organ position was introduced without fully exploring its effects on the model outputs. More generally, the notion of context could be enriched by other variables. A first example was provided with an environmental variable like the leaf light interception, because of its direct link with carbon acquisition. But other variables could be considered such as the organ temperature (Saudreau et al., 2009) or wetness (Leca et al., 2010). Variables describing the internal physiological status of the growing tissues could also be taken into account, such as nitrogen availability or hormonal concentrations, which may provide other decision rules for new organ production in the plant growth simulations.

In this study, two resource allocation models were compared, namely proportional and hierarchical. Our analysis revealed that a purely proportional model does not allow differential fates of meristems as being observed in most plants (Barthémémy et al., 2007). Indeed, in such a model, all meristems grow simultaneously and with a similar amount of resources, this preventing different architecture to emerge. By contrast, a hierarchical model appeared relevant for generating different bud fates and axes. It must be noticed that in addition to consider a hierarchy between organs, on the basis of the context function, the processes were also hierarchised. Indeed, resource is provided with a given order to the different processes: maintenance first, then pipe model, then reserves and finally new organ production. This choice was dictated by the experimental evidence of competitions and priorities between primary and secondary growth and fruiting (see Lauri et al., 2010 for a recent review). However, the order of priorities and their possible changes with ontogeny are still a matter of debate (Lacointe, 2000; Sterck and Bongers, 2001; Lauri et al., 2010). The order proposed herein results from the assumption that cambial growth must occur even if it may be responsible for growth cessation (Barnola and Crabbé, 1993; Costes et al., 2000). Despite priority between processes is likely to change over the season (Lauri et al., 2010), the chosen order allowed interesting emergent properties with respect to branching since patterns with series of latent buds mixed with series of developing axes were simulated (see Figure 5). Such patterns clearly resulted from the competition for resource between cambial growth, here represented by a simple pipe model, and new organ production. Similarity between the simulated patterns and those observed in one-year-old apple trees (Guédon et al., 2001) were estimated for a first evaluation of the model output. Acceptable distance values between

simulated and observed sequences of branching were obtained, which were consistent with cultivar differences. A large number of other variables (trunk sectionnal areas, tree volumes) and more complex data (sequences, non ordered and ordered trees) could be extracted from the simulated trees since they were saved as MTG. We thus consider that the model validation and sensitivity analysis presented herein are a first attempt that must be further developed. The model has been run over the first year only. However, growth resumption for a second year is made possible because of the reserve process. However, the model extension to further development stages would require the introduction of flowering. Even though the simulated branching patterns roughly mimics one-year old branching organisation in apple trees as described by Costes and Guédon (2002), flowering induction of meristems at specific locations along the shoots and in terminal locations, is a property that cannot emerge from the present model without considering additional assumptions. Including variables related to flowering gene expression or hormonal concentration in the physiological state of the meristems, could thus be a challenge for future versions of the model.

A strong assumption in the present model concerns the calculation of a resource pool, summed at the whole plant level. Considering a local versus global pool of resources is a major choice in FSPM (Lacointe 2000; Génard et al., 2008). Amongst models previously proposed, GreenLab used a common pool of resources available to all plant organs (Mathieu et al., 2008 and 2009) while transport network model, like L-Peach, allocate the resource on the basis of organ positions within an electric circuit (Prusinkiewicz et al. 2004; Lopez et al., 2008; Cieslak et al., 2010) or distances between pairs of organs (Balandier et al., 2000). The calculation of such distances or resistance networks may generate high computation time, especially when trees develop over years and become complex. This drawback can be overcome by a more global calculation of resources. However, allocation models based on individual organ distances make it possible re-allocations between neighbour organs with contrasting resources or demands. This allows differential growth of organs in particular locations of the trees, for instance after partial defruiting or defoliation experiments (Cieslak et al., 2010). It is likely that such results could not be generated from our model or others based on a common pool of resources since the demand of each organ does not depend on the demand of its neighbouring organs. By contrast, other emerging properties are allowed by a common pool of resources that in turn would probably not be generated without summing the resources of a set of organs. For instance, the development of new axes on unpruned parts of the tree is made possible thanks to the combination of context definition and the global allocation model only. Considering the respective drawbacks of the global versus local resource allocation it may be suggested that intermediate solutions, summing the resources by

sets of organs should be explored. In this perspective, the multi-scale structure of plant organs considered in our model is likely to allow such developments.

A main emergent property of the model is its ability to redistribute growth amongst buds after a pruning. Local reactions below a pruning cuts automatically appeared without specific rules to make they appear. Pruning reactions are thus simulated differently that what was previously proposed in L-Peach model (Lopez et al., 2008). However, we still have to check that the newly develop axes have morphological characteristics consistent with experiments. In particular, released axes should be reiterated, i.e. they should grow more than equivalent portions in unpruned trees while being included in the ontogenetic gradient (Fumey et al., submitted). In addition, further simulation must be carry out to analyse pruning reactions depending on the period of pruning. However, the present model provides a first tool to explore *in silico* the relationships between time or severity of pruning and pruning reactions, as well as between the amount of resource available, reserves and tree development.

5.6 Conclusion

The model presented in this paper is a new competition-based model for resources that takes into account the so-called *context* function of each organ, which is a local function that takes into account topological position of organs within the plant architecture but also its local environment.

Therefore, the model is not based on an explicit transport of resource within the plant. It rather considers an abstract notion of global resource. Besides, in the model presented bud fates do not depend on stochastic model but on a competition between buds. Nevertheless, the model is able to reproduce different tree architectures based on a small set of parameters. At the moment, the model considers basic physiological processes such a maintenance cost, secondary growth and reserve for pluri-annual trees such as fruit trees. Moreover, it is possible to get realistic reactions to pruning, as observed in field experiments, while training was made on freely growing plants. Pruning decreases the number of sink and sources in the structure. This does not modify the context of each meristem but does change the relative situation of these contexts within the plant structure. The model makes use of this re-normalising effect to dynamically reallocate resources to the different sinks according to their new normalized context. Finally, we qualitatively compared un-pruned and pruned simulated trees with real trees and could reproduce observed phenomena such as local and distant reactions. The next steps consist in (1) fully analyse the context function and (2) performing quantitative-comparative studies with the large database of field measurements available. In

particular, we will extend the analysis not only to an trunk sequences but also to variables such as organ numbers, biomass and sequences of emerging branching induced by pruning.

5.7 Acknowledgments

The authors thank Pierre-Éric Lauri for his helpful comments on biological aspects and G. Garcia, S. Feral and S. Martinez for their contribution to field measurements.

5.8 Funding information

This work was supported by Agropolis Fondation. The database collection and analysis is partly funded by grants from FAFSEA (Fonds national d'Assurance Formation des Salariés des Exploitations et entreprises Agricoles), ENESAD (Etablissement National d'Enseignement Supérieur Agronomique de Dijon) and CIFRE (Convention Industrielle de Formation par la Recherche).

6 Discussion générale et perspectives

6.1 De l'importance de l'expérimentation

6.1.1 Réactions locales versus distantes

L'expérimentation menée m'a permis d'étudier les réponses de jeunes pommiers à différentes modalités de taille durant leur phase d'établissement. Deux grands types de réactions ont été mis en évidence : des réactions locales et des réactions distantes. Les réactions locales se traduisent par le développement de complexes réitérés sous le point de coupe. L'analyse de la croissance primaire de différents axes sur trois périodes de végétation, correspondant aux trois premières années de croissance, a montré que ces réactions locales s'inscrivent dans l'évolution ontogénique de la croissance végétative. Plus précisément, les axes développés après taille ont eu un niveau de développement supérieur aux axes équivalents. Ces axes ont également eu des taux moyens de croissance plus élevés que les axes équivalents, tout au moins dans une première phase juste après leur apparition. De plus, les axes développés à un ordre supérieur ont une croissance plus faible, leurs réitérations étant moins développées que sur les axes d'ordre inférieur (e.g. le tronc). L'ensemble de ces résultats permet d'établir que la capacité de croissance de l'axe issu du bourgeon situé sous le point de taille est donc dépendante de la position de ce bourgeon dans l'arbre et peut s'interpréter comme des réitérations traumatiques, totales ou partielles selon leur position (Hallé & Edelin, 1986). Ces effets ont été observés quelle que soit l'époque d'intervention (hiver ou été) et sont cohérents avec les descriptions précédentes de gradient ontogénique le long d'un axe ou selon l'ordre de ramification, avec une diminution d'autant plus forte de la croissance des axes aux ordres supérieurs que le système est hiérarchisé ou excurrent (Brown et al., 1967). Un exemple concordant est d'ailleurs apporté par Jonkers (1982) par la taille de troncs à différents niveaux. Les réactions observées sous le point de taille sont également cohérentes avec la notion de topophysie selon laquelle un méristème, une fois déterminé, exprime des caractéristiques de croissance et de maturité différentes (e.g. orientation plagiotrope ou orthotrope, nombre d'organes fructifères) selon sa position dans la plante (Wareing, 1959 ; Borchert, 1976 ; Lauri 1988) et ces caractéristiques persistent après greffage ou bouturage (Poethig, 2010). Ces considérations me conduisent à proposer d'étendre la validité des résultats de l'expérimentation conduite d'une part aux réactions observées après des suppressions totales d'axes, et d'autre part à une période de développement de l'arbre plus grande. En effet, les axes développés au nœud sur lequel un latéral a été supprimé, ont eu une croissance primaire plus grande qu'un axe équivalent non supprimé, et équivalent voire

supérieur en longueur à l'axe principal qui les portent. Ils peuvent donc être eux-aussi considérés comme des axes réitérés, inclus dans un gradient ontogénétique en cours. L'extension de mes résultats à une période de développement plus large que la seule période d'établissement s'appuie également sur l'existence d'un gradient ontogénique chez le pommier, particulièrement rapide, qui se traduit par une forte diminution de la croissance en quelques cycles, et ceci de façon similaire entre ordres successifs (Costes et al., 2003 ; Renton et al., 2006). Le raisonnement proposé pourrait donc être prolongé au cours de la phase adulte de l'arbre, en particulier suite à l'arrivée de la fructification. Chez les espèces fruitières, le gradient ontogénique est accéléré par la présence de fruits, avec une diminution de la croissance végétative des axes en termes de longueur et de nombre d'entre-nœud (Abbott, 1984 ; Costes et al., 2003). La diminution de la croissance végétative s'explique en partie par le fait que la fructification, par l'augmentation du nombre de puits, modifie la compétition trophique au sein de l'arbre. En effet, 50% de la biomasse produite durant l'année peut être affecté à la production de fruits chez un jeune arbre alors qu'un arbre fruitier adulte peut en allouer jusqu'à 70% (Cannell, 1985 ; Lakso, 1994 ; Lenz, 2009). Dès lors, il semble raisonnable de penser que les réactions locales qui s'inscrivent dans le gradient ontogénique resteront présentes pendant la phase adulte, mais seront amoindries par la diminution générale de la croissance de l'arbre. Une expérimentation menée par Massetani, dans le cadre de son doctorat (Massetani, 2010) corrobore cette hypothèse. Cette étude a été conduite sur le matériel végétal utilisé dans mon expérimentation en troisième année de croissance, après l'arrivée des premières floraisons. Une population de pousses de bourses a été coupée à 5 ou 10 nœuds, et la présence et la croissance des réitérations produites ont été mesurées en fin d'année. La fréquence d'apparition des réitérations en fonction du rang du nœud sous le point de coupe ainsi que leur longueur (Massetani et al., 2010) sont inférieures à celles que j'ai mesurées les années précédentes sur le tronc ou sur les branches. De plus, aucune influence de l'angle de ramification des pousses n'a été trouvée sur le développement des méristèmes axillaires. Cette expérimentation confirme donc l'hypothèse selon laquelle les conclusions de mon étude peuvent être étendues à la phase de maturité de l'arbre, en se basant sur le concept de réitération traumatique, totale ou partielle selon sa position dans l'arbre (Hallé & Edelin, 1986).

Outre les réactions locales, des réactions distantes ont également été observées. Ces réactions sont plus diffuses dans l'arbre et se traduisent par une augmentation de la croissance primaire de certains axes et/ou l'augmentation ou la diminution du nombre de ramifications sur les axes non taillés. Ces effets ont été trouvés durant la période qui suit la taille et durant

le cycle végétatif suivant. L'augmentation de la croissance et de la ramification d'un axe ou le développement d'un nouvel axe à partir d'un bourgeon resté latent dont le contexte de croissance est modifié ramène à la notion de réitération adaptative (Edelin, 1984). Ce phénomène est connu en forêt sur des arbres avoisinant un chablis (Hallé & Crabbé, 1986) : suite à la modification abrupte de l'environnement lumineux, la cime des arbres est capable de s'adapter à ce nouvel éclairage dissymétrique. On observe alors le développement de bourgeons restés latents ou de branches déjà présentes. Dans ce dernier cas, les branches situées en position favorable dans l'arbre vis-à-vis de l'interception de la lumière, développent progressivement des ordres de ramification supplémentaire, accédant ainsi au statut de complexe réitéré. Dans l'expérimentation menée, l'environnement lumineux était non limitant (densité de plantation faible et arbres jeunes peu ramifiés). L'augmentation de la croissance des rameaux proleptiques suite à la suppression de toutes les branches sylleptiques ou suite à la coupe des branches sylleptiques en hiver, ou encore celle de la ramification du tronc suite aux tailles effectuées sur les branches sylleptiques, peuvent s'interpréter comme des phénomènes de réitération adaptative. De même, le taux moyen de croissance plus élevé des troncs au cours de la période juste après la coupe et la suppression des latéraux puis la persistance de l'effet sur le deuxième cycle de croissance (2008 pour la taille d'été effectuée en août 2007 et 2009 pour la taille d'hiver effectuée dans l'hiver 2007/2008) peuvent s'interpréter comme des indices de réitérations adaptatives en cours, le statut des ces axes au sein de l'arbre étant en train d'être redéfini.

Cependant, la plasticité induite par la taille, si elle englobe le phénomène de réitération s'avère plus large. En effet, des phénomènes de réduction de la ramification et de la floraison ont également été observés notamment chez 'Braeburn' sur les branches restantes suite à la suppression de la moitié des branches sylleptiques en été. Cette réduction peut s'interpréter comme le résultat d'une compétition entre les réitérations traumatiques en cours de développement et les branches restantes dans un contexte où la ressource de l'arbre est diminuée à cause de la suppression d'axes feuillés. Leur existence confirme aussi le statut dominant des complexes réitérés sur les autres axes au cours du processus de réitération. Les réductions induites sur les autres axes en croissance, clairement hors du concept de réitération, sont en accord avec les connaissances acquises par des travaux antérieurs ayant établi l'effet affaiblissant de la taille en vert. Cet effet est interprété comme la conséquence de la suppression de nombreuses feuilles et s'oppose aux réactions à la taille d'hiver qui entraîne des re-croissances plus importantes que celles des axes témoins (cf. Mika, 1986 ; Wertheim, 2005). En conclusion, deux concepts complémentaires sont nécessaires à l'interprétation de

l'ensemble des réactions observées (locales vs distantes, et augmentations de croissance observées suite à des tailles d'hiver vs réductions suite à des tailles d'été) : la réitération (traumatique, adaptative, totale ou partielle) et la compétition entre organes en développement.

6.1.2 Similarités et différences des réactions entre variétés

La plasticité architecturale liée au cultivar a été mise en évidence dans un ensemble de travaux portant sur une gamme variétale de pommiers (cf. Lauri et al., 1995; Costes et al., 2003). L'expérimentation a été menée sur deux cultivars présentant des architectures contrastées : 'Braeburn' & 'Fuji'. 'Braeburn' est une variété très ramifiée, présentant beaucoup de rameaux courts (« spurs ») avec une forte floraison latérale sur bois d'1 an alors que la variété 'Fuji' est peu ramifiée, développent peu de spurs les premières années (Tustin, 1994 ; Lauri, 2002). Dans la présente étude, une ramification plus importante a été observée chez 'Braeburn' (sylleptique et proleptique) que chez 'Fuji', ceci dès la phase d'établissement des jeunes arbres. Mes résultats confirment donc et étendent les études précédentes. Les deux cultivars étudiés ont réagi globalement de la même façon à la taille, en particulier en termes de réactions locales. La position et le nombre moyen de réitération sont semblables entre les deux cultivars. Cette homogénéité de réponse avait également été observée à des stades adultes notamment par l'étude conduite par Stefan et al. (2007) dans laquelle trois cultivars présentant des architectures contrastées ('Scarletspur Delicious', 'Golden Delicious' et 'Granny Smith', respectivement du type II, III et IV) ont été conduits selon deux modes différents (« central leader » vs « conduite centrifuge »). Dans cette expérimentation, les trois cultivars ont eu des réactions similaires, soit plus de rameaux développés en périphérie de l'arbre suite à la taille des branches fruitières, dans la modalité « central leader » par exemple.

En revanche, les caractéristiques intrinsèques à chaque cultivar se sont exprimées dans les réactions distantes. Ainsi, suite à une taille, 'Braeburn' a eu tendance à favoriser la ramification, i.e. plus de rameaux axillaires se sont développés sur les axes non taillés, alors que chez 'Fuji', la croissance primaire de ces axes a été plus importante que celle des axes équivalents sur les arbres témoins. Ces différences entre cultivars peuvent être expliquées par une hiérarchisation entre axes en termes d'allocation de ressources avec une priorité accordée plutôt aux méristèmes apicaux dans le cas de 'Fuji', alors que la priorité serait aux méristèmes axillaires dans le cas de 'Braeburn'. Ces résultats permettent d'étendre l'existence de différences variétales aux complexes réitérés, selon les mêmes modalités que celles

précédemment décrites pour la croissance et la ramification séquentielle (c'est-à-dire la ramification classique d'un ordre au suivant).

6.1.3 Limites expérimentales

L'expérimentation n'a pas inclus d'autres pratiques agronomiques usuelles en arboriculture fruitière. L'effet porte-greffe n'a notamment pas été retenu. Néanmoins, de nombreux travaux montrent que les porte-greffes ont une influence sur la croissance de l'arbre et sur la floraison (pour une revue, voir Webster & Wertheim, 2003). Les principaux effets sur la croissance sont des effets plus ou moins nanisants selon le porte-greffe utilisé (Barritt, 1992 ; Webster & Wertheim, 2003) avec une réduction de la taille de l'arbre (Tworkoski & Miller, 2007), du nombre d'entre-nœuds des pousses et une modification de la ramification (Seleznova et al., 2003 ; Lauri et al., 2006 ; Costes et al., 2006b). Les mécanismes physiologiques qui sous-tendent ces effets sont encore mal connus, mais plusieurs hypothèses ont été avancées : l'effet nanisant serait la conséquence d'une restriction de l'alimentation en eau et en minéraux de la partie aérienne à cause du point de greffe (Cohen & Naor, 2002) ainsi que la conséquence de l'altération des flux d'hormones au sein de la plante (Kamboj et al., 1997). La floraison se trouve également plus précoce sur des arbres greffés (Webster, 1995) et des études ont montré que les porte-greffes induisent la production de rameaux floraux (Costes et al., 2006b ; Seleznova et al., 2008). L'influence du porte-greffe sur la croissance végétative peut donc être interprétée, comme précédemment, dans le cadre d'une modulation du gradient ontogénique. Néanmoins, l'existence d'une interaction porte-greffe/cultivar en termes de développement architectural (Seleznova et al., 2003 ; Lauri, 2006 ; Costes et al., 2006b) induit la nécessité d'études complémentaires afin de quantifier cette interaction dans le cas de réactions à la taille.

En outre, d'autres interventions de conduite telles que l'arcure n'ont pas été étudiées. Des travaux sur l'arcure ont montré qu'elle favorisait la croissance de nouveaux axes dans la zone arquée (Champagnat, 1961 ; Crabbé, 1969, 1987 ; Champagnat & Crabbé, 1974, Lauri & Lespinasse, 2001), réduisait la croissance des rameaux situés en position distale (Lakhoua and Crabbé, 1975) et favorisait l'avortement des bourgeons situés dans la face interne de l'arcure (Han et al, 2007). Les axes qui se développent dans les zones d'arcure peuvent eux aussi être interprétés comme des réitérations. Toutefois, une différence existe entre le développement de ces complexes réitérés et ceux résultant d'une taille car dans le cas de l'arcure, le « réseau de corrélation » (Champagnat, 1974) et la dominance apicale de l'axe arqué, même diminuée, sont toujours présents. Lauri et Lespinasse (2001) ont également montré un effet cultivar dans les réactions à l'arcure ainsi qu'un effet temporel selon la période où a été réalisée l'arcure

(Lauri, communication personnelle). Comme précédemment, des principes généraux conducteurs portant sur les réactions à l'arcure pourraient être intégrés dans la démarche de modélisation mais des résultats quantifiés font défaut.

Des effets croisés entre différents types d'interventions sont probablement à considérer également dans la modulation du gradient ontogénique et de celles des réactions à la taille qui en découlent. En effet, un mode de conduite en verger constitue une combinaison de choix et de pratiques. Les différentes composantes de ce « puzzle » (Barritt, 1992) sont soit déterminées pour l'ensemble de la vie du verger comme le choix du porte greffe, ou encore la densité de plantation, soit répétées annuellement comme la taille (Lauri et al., 2009). De plus, certaines composantes du mode de conduite sont fortement liées aux autres. La densité de plantation est par exemple calculée selon la combinaison porte-greffe/variété donnée (Barritt, 1992) car des arbres exprimant une trop forte croissance végétative et plantés de manière trop serrée ne constitueraient pas un verger viable économiquement (problèmes d'entrelacement des branches, de microclimat inadéquat, etc.). Ainsi, les arbres plantés à haute densité ont un développement végétatif limité, dû d'une part à l'effet nanisant du porte-greffe et d'autre part aux phénomènes de gêne entre arbres, en particulier d'ombrage. En effet, l'interception de la lumière et la production de glucides qui en découle, sont différents selon la localisation des branches au sein de l'arbre (Weswood, 1993; Palmer & Jackson, 1977 ; Willaume et al., 2004) et en fonction du mode de conduite (Stephan et al., 2007 et 2008). Dans cette dernière étude, la conduite 'central leader' a favorisé le développement de pousses végétatives à la périphérie des arbres alors que la 'conduite centrifuge' a induit une floraison en périphérie.

Aussi, pour exprimer les réponses à la taille dans un mode de conduite particulier, l'ensemble des auteurs s'accordent à souligner qu'il est important de prendre en compte les caractéristiques architecturales et florifères du cultivar étudié, ainsi que des effets croisés avec les autres composantes du mode de conduite (densité de plantation, porte-greffe, arcure...). Il s'ensuit le plus souvent des descriptions très précises de chaque mode de conduite, mais principalement basées sur leurs conséquences sur la fructification, et souvent en les opposant les uns aux autres, avec des stratégies fondées sur une compréhension et la prise en compte du développement de l'arbre (comme dans la « conduite centrifuge », Lauri & Laurens, 2005) ou des approches fondées sur une gestion de rangées d'arbres (conduite en « mur fruitier », Trillot, 2002) ; « topping » ou « hedging », Jackson & Palmer, 1972). L'interprétation que je propose de l'expérimentation conduite et ses extensions possibles, donnent aujourd'hui un cadre conceptuel qui peut être utilisé pour interpréter les différents modes de conduite et les

réactions, locales ou distantes, qu'ils induisent. Elles fournissent également une base de connaissances (et de données quantitatives) qui a été utilisée pour la conception d'un modèle réactif sur lequel je reviendrai dans le paragraphe suivant.

6.2 La démarche de modélisation

6.2.1 Choix initiaux et conception du modèle

Les choix initiaux faits dans la démarche de modélisation entreprise au cours de ce travail ont mis l'accent sur les phénomènes de compétition entre organes. Les équipes partenaires avaient en effet une expérience approfondie de la modélisation du gradient ontogénétique (Durand et al., 2005 ; Godin et al., 2005 ; Renton et al., 2006), qui avait déjà été utilisée pour simuler le développement architectural du pommier (Costes et al., 2008). La démarche engagée répondait donc à une volonté de compléter les acquis par le développement d'un nouveau modèle de compétition entre organes. De plus, la décision de partir d'une modélisation « sources-puits » a été motivée par le fait que nous voulions un modèle de croissance réactif à des opérations de taille en termes de nombre d'organes (sources et puits) restants. Cette décision est une alternative à l'intégration explicite d'une liste de réactions décrivant toutes les réponses possibles à la taille dans une démarche purement déterministe. Une telle démarche a été choisie pour la modélisation du développement du pêcher (Lopez et al., 2008). Elle permet de rendre compte des réactions locales, quasi-déterministes, et s'appuie aussi sur le concept de réitération.

De nombreux modèles « sources-puits » explicitent le transport de ressources entre sources et puits (Bidel et al., 2000 ; Daudet et al., 2002 ; Allen et al., 2005 ; Prusinkiewicz, 2007 ; Cieslak et al., 2010) suivant une analogie électrique (Minchin et al., 1993). Cette explicitation permet d'allouer les ressources en fonction de la distance et de la demande relatives des organes (ou la force des puits), les uns par rapport aux autres, au sein de la structure entière de la plante. La contre-partie est un temps de calcul élevé, en particulier pour des arbres, au fur et à mesure que leur structure se complexifie. Une difficulté existe également concernant la définition et l'estimation des résistances traduisant le passage de la ressource dans un élément (Minchin & Lacoïnte, 2005). En effet, ces résistances peuvent dépendre du nombre de puits présents entre la source et le puits donné, mais aussi de la topologie de la plante ou des connections vasculaires entre les organes (Lacoïnte, 2000 ; Pallas, 2009). Une autre voie a donc été explorée, qui consiste à ne pas expliciter les phénomènes de transport afin de gagner en simplicité et en rapidité de calcul. De plus, à la notion de distance entre organes a été

substituée la notion de contexte, afin de différencier les méristèmes entre eux et de déterminer ceux qui ont la possibilité de se développer. Le contexte d'un méristème regroupe des informations liées à sa localisation au sein de l'arbre (ordre, rang sur la branche) ainsi que des caractéristiques propres comme son âge.

Dans le modèle proposé, l'allocation de ressources est basée sur la notion de « pool commun » (somme de toutes les quantités de ressources produites par les feuilles), c'est à dire que chaque méristème reçoit une quantité de ressources, selon son contexte et sa demande, prise dans ce pool de ressources. Cette notion se base sur l'idée que les résistances du circuit de transport entre les sources et les puits n'affectent pas la répartition de la biomasse (Wardlaw, 1990). L'utilisation d'un « pool commun » a été proposée dans plusieurs modèles sources-puits (Heuvelink, 1995, Marcelis, 1996 ; Fournier et Andrieu, 1999 ; Drouet et Pages, 2003 ; Yan et al., 2004 ; Luquet et al. 2006 ; Christophe et al., 2008 ; Mathieu, 2009) et confère des propriétés intéressantes. Dans le cas de la tomate, Heuvelink (1995) a montré que la distance entre les feuilles et la grappe de fruits n'a pas d'influence sur le développement des grappes. Aussi, la répartition de la biomasse a pu être simulée avec précision grâce à cette hypothèse (Heuvelink, 1999). Néanmoins, même si le « pool commun » s'avère pertinent pour simuler la répartition de la biomasse entre organes, il n'a été utilisé avec succès que sur plantes annuelles. Sur des plantes pérennes comme les arbres, il semble être peu approprié (Lacointe et al., 2004 ; Pallas et al., 2009). Cette adéquation du « pool commun » pour la simulation des flux de biomasses chez des plantes annuelles s'explique vraisemblablement par une circulation rapide des assimilats au sein de ces plantes et par les faibles distances topologiques entre organes. Dans ces cas de figure, le « pool commun » apparaît donc comme une bonne simplification.

L'allocation des ressources peut être effectuée selon différentes approches (cf. chapitre 2.6.1), dont les deux communément utilisées sont : l'approche hiérarchique et l'approche proportionnelle. L'approche hiérarchique est basée sur un ordre de priorité dans la répartition d'assimilats donné à posteriori entre organes (ici les méristèmes) alors que l'approche proportionnelle permet à tous les puits d'obtenir une fraction de ressources en fonction de leur force (i.e. leur demande en ressource dans notre modèle) et de la force totale de tous les puits (i.e. la somme de toutes les demandes). Dans le modèle implémenté, nous avons testé les deux approches d'allocation. L'approche la plus pertinente dans le cas de la modélisation du pommier apparaît être l'approche hiérarchique car elle permet de faire émerger des patterns de ramification, faisant apparaître l'hétéroblastie des axes (du bourgeon latent à l'axe long). En

effet, suivant l'approche hiérarchique, certains méristèmes (ceux présentant la plus faible demande) peuvent ne pas être satisfaits en ressources et donc resteront latents, alors qu'avec l'approche proportionnelle, ils auraient bénéficié d'une petite quantité de ressources à chaque itération qui aurait permis leur développement à un moment donné. L'approche hiérarchique permet également de favoriser l'émergence d'un ou de plusieurs troncs(s), ou plus généralement de favoriser le développement de certains méristèmes en fonction de leur contexte. Elle permet donc de générer des plans d'organisation de l'arbre plus divers.

En plus du caractère hiérarchique de la répartition de la ressource entre les méristèmes, le modèle développé utilise une hiérarchisation des processus. Pour rappel, différents processus sont pris en compte dans le modèle de croissance : la croissance primaire (mise en place des organes et à leur élongation), la croissance secondaire (accroissement en diamètre des axes), la maintenance (utilisation de ressources pour la respiration et la vie cellulaire) et la mise en réserve. La résolution de ces processus élémentaires au cours de la simulation suit un ordre de priorité prédéfini : ainsi, le processus de maintenance, correspond au phénomène de respiration, est prioritaire sur tous les autres processus. Viennent ensuite la croissance secondaire, le processus de mise en réserve, puis la croissance primaire. L'ordre défini a été choisi pour que la croissance secondaire et la mise en réserve puissent impacter la croissance. En effet, un arrêt de la croissance primaire est bien observé lorsque les processus de croissance secondaire et de mise en réserve deviennent prépondérants. D'autres ordres seraient également envisageables comme une allocation hiérarchisée entre processus telle que proposée par Baumgärtner et al. (1990) et Wardlaw (1990). Le compartiment fruit n'a quant à lui pas encore été intégré au modèle. Il pourrait être considéré comme étant un deuxième processus de réserve et positionné juste avant le processus de réserve déjà présent.

6.2.2 Adéquation du modèle aux données

L'optimisation des paramètres a été effectuée en comparant la distance entre les séquences des types de ramification des troncs des arbres mesurés et celles des arbres simulés. Cette optimisation a été basée sur une première étape correspondant à une étude de sensibilité des paramètres. Celle-ci a permis de déterminer les paramètres ayant la plus grande influence sur les variables de sortie du modèle. Par exemple, la distance entre l'arbre simulé et les arbres mesurés est principalement influencée par le paramètre du contexte correspondant à l'ordre du méristème. L'optimisation des paramètres a ensuite été conduite sur ceux considérés comme les plus influents (le rang, l'ordre et la distance à l'apex, voir chapitre 5). Pour ce faire, nous avons utilisé une méthode d'optimisation par force brute: pour chacun des paramètres

sélectionnés, la simulation parcourt toutes les valeurs de l'intervalle choisi, les autres paramètres étant fixés. Les valeurs optimales pour les paramètres du contexte ainsi que le paramètre de ressource des feuilles ont permis de reproduire des patterns de ramification du tronc équivalents à ceux trouvés pour chacun des cultivars. Il est à noter que la minimisation des distances entre les séquences de ramification du tronc permet également de s'assurer d'un nombre comparable d'entre-nœuds du tronc entre arbres simulés et observés, dans la mesure où le nombre d'opérations d'éditions utilisées par la comparaison impacte la distance calculée au premier ordre (Guédon et al. 2001). Une poursuite des travaux pourra être effectuée à l'aide de méthodes automatisées d'optimisation afin d'augmenter l'espace des paramètres et s'assurer du statut réellement optimal des valeurs retenues, en considérant plusieurs paramètres simultanément. De plus, la comparaison entre arbres simulés et arbres mesurés a été réalisée à l'aide des distances entre séquences de ramification du tronc seulement. Ici aussi, d'autres sorties du modèle pourraient être considérées. Il serait par exemple possible de comparer les arborescences complètes d'arbres simulés et d'arbres mesurés à l'aide de méthodes adéquates (Zhang, 1996 ; Ferraro & Godin, 2000 ; Ouangraoua et al., 2007 ; Segura et al., 2008).

En utilisant les paramètres optimaux ($r_0^{(l)} = 0.11$, $\alpha_r = -0.1$, $\alpha_a = -0.1$, $\alpha_{d2a} = 0.1$), le modèle permet de simuler différents patterns de ramification. En effet, en utilisant différents paramètres de contexte (comme les paramètres liés à l'ordre du méristème, son rang sur l'axe, sa distance à l'apex), le paramètre lié à l'âge du méristème ou le paramètre lié à la production de feuilles, des rameaux de différentes catégories (longs, moyens ou courts) émergent le long du tronc, alors que d'autres méristèmes ne se développent pas et restent à l'état latent. Parmi les paramètres utilisés, celui lié à l'ordre du méristème, α_o , permet de rendre compte de la différence entre les deux cultivars. En effet, le paramètre α_o , avec $\alpha_o = 0.1$ chez 'Braeburn' et $\alpha_o = -0.1$ chez 'Fuji', permet de favoriser les méristèmes d'ordre inférieur dans le premier cas, et les méristèmes d'ordre supérieur dans le second cas. Néanmoins, ce constat ne permet pas de mettre facilement en adéquation les observations biologiques et la signification des paramètres utilisés pour reproduire *in silico* le phénomène.

À l'aide du jeu de paramètres optimaux, le modèle simule les réponses à la taille, locales ou distantes. En effet, lorsqu'une taille virtuelle est effectuée (e.g. coupe du tronc), des rameaux apparaissent sous le point de coupe. Néanmoins, ces axes apparus ont une longueur et un nombre d'entre-nœuds plus faible que ceux mesurés. Simultanément, deux autres phénomènes se produisent sur les arbres taillés *in silico* : (i) les axes déjà présents se

développent plus que leurs équivalents observés, dans le cas de la coupe du tronc ; (ii) l'apparition de nouveaux axes le long du tronc lorsque l'on coupe ou lorsque l'on supprime les branches. Ces deux réactions correspondent à l'émergence de réactions distantes au sein des branches laissées intactes sur un arbre taillé. Cependant, seule la seconde réaction correspond à l'observation. La première peut s'interpréter d'un point de vue du modèle, et compte tenu du calcul du contexte, comme la résultante de l'avantage que possède un méristème d'ordre inférieur et déjà en croissance ayant une forte demande. Cette demande paraît entrer en compétition avec celle des nouveaux axes apparus sous le point de coupe et être supérieure à celle d'un méristème latent d'ordre supérieur. Enfin, les ramifications supplémentaires observées chez 'Braeburn' sur les branches non taillées d'ordre 2 n'ont pas pu être reproduites *in silico*. Il semble donc qu'une détermination plus aboutie des valeurs des paramètres et/ou une définition plus étendue de la notion de contexte doivent encore être recherchée pour rendre compte de l'ensemble des réactions distantes dans l'arbre. Il apparaît notamment que la notion d'ordre, si elle s'avère opérationnelle pour générer le plan d'organisation initial de l'arbre, se suffit pas à reproduire les phénomènes de réitération qui sont à un ordre supérieur mais se comportent comme leur axe porteur.

6.2.3 Les limites du modèle et améliorations possibles

J'ai déjà évoqué le fait qu'un pool commun de ressources n'est peut-être pas optimal dans le cas des arbres. De même, l'utilisation d'un pool commun de ressources ne permet pas de limiter la croissance d'un méristème si les conditions locales dans lesquelles il se trouve sont défavorables, comme par exemple dans le cas d'une défoliation partielle. Novoplansky (1989) a ainsi montré qu'une branche en condition défavorables (placée dans l'obscurité alors que le reste de la plante reste à la lumière) est encore plus défavorisée si les autres branches ont une croissance importante. Par ailleurs, si ces mêmes branches sont enlevées, la branche dans l'obscurité se développe. Ceci traduit le fait que la compétition trophique a deux composantes, l'une locale et l'autre globale. Un autre exemple de ce double aspect dans la compétition trophique est donné par Lauri et al. (1996) qui montrent que chez le pommier, les inflorescences qui présentent un faible nombre de feuilles ont un taux de nouaison faible. Ceci suggère un contexte trophique local. Mais lorsque le nombre d'inflorescence est diminué par éclaircissage le taux de nouaison des inflorescences restantes augmente (Lauri et al., 1999). Ce deuxième aspect traduit une compétition trophique globale. Pallas et al. (2010) montrent également que l'utilisation d'un pool commun de ressources pour l'allocation de la biomasse n'est pas suffisante pour traduire la plasticité du développement de la vigne et qu'il est préférable de considérer des distances topologiques entre sources et puits.

Balandier et al (2000) ont proposé une méthode d'allocation prenant en compte la notion de distance topologique au sein d'une approche proportionnelle en définissant des facteurs de résistance spécifiques aux éléments traversés par les assimilats entre les sources et un puits donné suivant l'analogie électrique (e.g. Thornley, 1969). Comme je l'ai précisé précédemment avec les modèles transport-résistances, il n'est toutefois pas aisé de définir précisément ces résistances. Ainsi, une autre approche pourrait consister à renseigner dans le calcul du contexte d'un méristème, les sources et puits situés à proximité, afin de traduire une certaine localité dans l'accès à la ressource. Dans cette perspective, l'intégration d'une information sur le niveau de compétition entre organes dans la notion de contexte pourrait s'appuyer sur la structure multi-échelle de l'arbre. Il serait en effet possible de renseigner si un méristème appartient à une unité de croissance ayant plus ou moins de méristèmes en développement, ou plus ou moins de fruits, etc. Cette information rendrait alors compte d'un niveau de compétition local entre méristèmes.

Une compétition plus globale est déjà prise en compte dans le modèle, via le pool commun d'assimilats. Mais une amélioration peut également être suggérée. Cette dernière consisterait à catégoriser les méristèmes en fonction de leur demande, puis à répartir la ressource globale à chaque catégorie de façon hiérarchique (l'une après l'autre), mais en proportion du nombre de méristèmes contenu dans chacune d'elles. Cette amélioration éviterait que deux méristèmes présentant le même contexte et ayant la même demande ne soient pas satisfaits de la même façon. Cependant, dans la mesure où cette solution obligerait à parcourir deux fois l'ensemble des méristèmes, un temps de calcul supplémentaire est attendu.

Le modèle développé pourra être facilement complexifié pour intégrer des fonctions représentant de façon plus réaliste la production de ressources au sein de la plante. L'ajout d'un module d'interception de la lumière en est un exemple (cf. Chap.4). De plus, la notion de ressources au sein de ce modèle n'a pas été explicitée dans la version actuelle. Pourtant ce paramètre pourrait être plus détaillé, en considérant d'une part la ressource produite par la photosynthèse (production de matière carbonée) et d'autre part la ressource correspondante à l'absorption racinaire (eau + éléments minéraux). Une telle distinction permettrait de prendre en compte la balance système aérien/système racinaire. Ceci constituerait une première étape dans la prise en compte des compartiments racinaires et fructifères, qui ne sont pas encore intégrés dans le modèle. Il serait toutefois intéressant de les modéliser afin de traduire plus fidèlement des phénomènes tels que le développement plus important des axes dans le second

cycle de croissance après une taille d'été où encore la balance entre croissance végétative et croissance fructifère.

Enfin, le modèle actuel ne permet pas de simuler la différenciation florale des méristèmes, ni donc les patterns de floraison. En effet, l'induction florale chez le pommier, comme chez la plupart des arbres fruitiers, dépend d'une série de facteurs comme des stimuli hormonaux, environnementaux, des indices de développement et des interactions avec la croissance végétative (voir Wilkie et al., 2008 pour une revue récente). Aussi afin de représenter le processus de floraison au sein du modèle, un couplage de l'approche sources-puits proposée avec une approche plus stochastique telle que celle qui a été utilisée pour le modèle MappleT (Costes et al., 2008), pourrait être envisagée. D'autres démarches basées sur l'explicitation des fonctions physiologiques sous-jacentes sont également possibles (voir par exemple Wenden, 2009).

6.3 Perspectives : Application à des outils pédagogiques

A l'issue de ce travail, plusieurs perspectives sont ouvertes qui permettraient d'améliorer un certain nombre de points laissés en suspens et aboutir à la valorisation du modèle de croissance en un prototype d'environnement informatique pour l'apprentissage humain ou EIAH (i.e. un logiciel spécifiquement conçu dans le but d'amener un apprenant à développer une activité favorable à l'atteinte des objectifs ; pour une définition plus complète, voir Tchounikine, 2009). De tels développements suscitent un certain engouement dans le monde de la formation professionnelle (Boudier & Dambach, 2010).

6.3.1 Perspectives de recherche

La base de données que j'ai constituée recèle de possibilités qui restent à explorer, notamment en analysant des structures plus complexes telles que des séquences d'évènements ou encore des arborescences (Guédon et al. 2001 ; Durand et al, 2005). Des analyses plus approfondies des patterns de ramifications suite aux différentes modalités de taille permettraient en effet d'aborder la question des distances entre méristèmes auxquelles s'appliquent les compétitions. L'existence de compétition entre nœuds voisins, déjà observée le long de troncs de pommier, pourrait notamment être revisitée dans le cadre des réactions à la taille. De plus, les associations de rameaux courts et longs apparus suite à des suppressions à un même nœud ou sur des nœuds successifs, pourraient être caractérisées plus finement.

Par ailleurs, j'ai observé les réactions à deux autres modalités de taille, combinant coupes et suppressions. Dans ces modalités, la moitié des latéraux sylpétiques avaient été supprimés en hiver 2007 puis, pour une modalité les troncs ont été coupés en été 2008, pour l'autre modalité, la moitié des branches restantes (2007 et 2008) ont à nouveau été supprimées. Cependant, je n'ai pas inclus dans les analyses les réactions des arbres à ces interventions, car ces modalités étaient beaucoup plus complexes ainsi que les réactions observées. Pour autant, il pourrait être envisagé d'utiliser les observations pour des phases ultérieures de validation du modèle. En effet, la simulation *in silico* de la combinaison de taille et de suppression est envisageable. La démarche de comparaison de ces arbres simulés avec les arbres observés reste néanmoins à définir.

6.3.2 Réalisation d'un simulateur pédagogique

A partir du modèle réactif qui a été développé lors de ma thèse, il serait envisageable de poursuivre le développement vers un didacticiel basé sur l'utilisation d'un simulateur, comme proposé par Atkins et al. (1996) ou Xia et al. (2009b).

Un simulateur peut être défini comme un dispositif technique (ici informatique) permettant de reproduire de façon virtuelle le comportement d'un phénomène réel au travers de l'évolution du modèle de ce phénomène. Des simulateurs sont largement utilisés pour l'apprentissage et l'entraînement dans plusieurs domaines : aviation (simulateur de vols), armée (simulateurs d'entraînement et de combat), santé (simulateur chirurgicaux, secourisme), etc.

La conception d'un simulateur pour l'apprentissage nécessite au préalable une méthodologie d'analyse de l'activité, permettant d'identifier les situations problématiques constituant la base de l'apprentissage. La didactique professionnelle propose une telle méthodologie d'analyse du travail en se donnant comme objectif l'élaboration de contenus et de situations de formation. La démarche a été résumée par Pastré (2005) : (i) analyser le travail avec pour objectif l'identification des « savoirs professionnels de référence » (Rogalski & Samurçay, 1994) ; (ii) analyser les apprentissages liés à ce travail, suivant le postulat que l'homme « apprend des situations de travail » en « étant confronté à la situation » et « par retour de l'action » (Pastré, 1999) ; (iii) concevoir la situation simulée grâce à un travail de transposition. La transposition didactique se base sur le fait qu'un professionnel dispose d'une structure conceptuelle pour traiter une situation de travail (Pastré, 2005). Cette structure conceptuelle, qui peut être aussi définie comme un réseau de règles et de concepts communs à une catégorie de situations (Samurçay, 1995), permet de définir la situation de référence (Rogalski & Samurçay, 1994). Cette dernière sert ensuite de base à l'élaboration de situations de formation visant à l'acquisition des savoirs de référence (Rogalski, 2005). Enfin, à partir

de ces situations de formation peuvent être définies les situations simulées basées sur des choix didactiques (transposition didactique) concernant les scénarii pédagogiques, le niveau de difficulté, l'environnement d'apprentissage, etc.

Dans le cas d'apprentissage de techniques liées au vivant tel que l'apprentissage de la taille du pommier, nous pouvons nous appuyer sur les travaux de recherche en didactiques professionnels de Sylvie Caens-Martin (2000, 2002), qui ont abouti à la réalisation d'un prototype de simulateur de taille de vigne puis d'un simulateur commercialisé (Fumey & Caens-Martin, 2006). L'analyse du travail de tailleurs de vignes a permis de définir les différentes compétences que doit mettre en œuvre un apprenti-tailleur comme par exemple la capacité de diagnostic de la vigueur d'un cep de vigne, de la charge en fruit de l'année passée ou encore de la présence de maladies. Ce travail pourrait être transposé à la taille de pommier. Pour cela, il est nécessaire d'analyser les différences existantes entre les deux types de sujets étudiés (vigne et pommier). En effet, d'une part, dans le cas de la vigne, l'opérateur/tailleur diagnostique le pied de vigne dans son ensemble avant de pratiquer une taille (afin d'estimer la vigueur, l'ancienne charge en fruits, la présence de maladies éventuelles...) alors qu'en arboriculture fruitière, même si l'arbre est diagnostiqué dans son ensemble et si la conceptualisation se fait au niveau de la plante entière (e.g. laisser un nombre de branches donné, créer un puits de lumière, etc.), la gestion de la taille s'effectue le plus souvent au niveau de la branche. En outre, dans le cas de la vigne, la taille a pour objectif de revenir à une situation d'équilibre où un sarment de l'année va être choisi pour porter les futurs sarments et les futurs fruits (taille de renouvellement) alors que pour la taille du pommier, l'opérateur doit prendre en compte le vieillissement de l'arbre et l'évolution de la structure pérenne qui se complexifie dans le temps avec en particulier un déplacement de la fructification.

Malgré ces différences, les travaux antérieurs restent transposables dans le contexte de l'arboriculture fruitière. De plus, une étude préalable basée sur une enquête de professionnels a permis de cerner les besoins de formation de la filière arboricole (Fumey & Caens-Martin, 2005). Cette étude, qui a été à l'origine du présent travail, a conclu qu'il existait un besoin important d'outils pédagogiques destinés à la formation professionnelle afin d'aider les exploitants qui font appel à une main d'œuvre de plus en plus saisonnière, de moins en moins rurale, souvent étrangère, ayant un besoin précis de qualifications sur certaines tâches (comme la taille).

6.3.3 Solutions techniques envisagées

Le modèle a été développé à l'aide de L-Py, module de simulation de L-systèmes en langage Python, sur la plate-forme OpenAlea. Ce modèle a été intégré au sein d'un dataflow permettant le paramétrage de la simulation et son lancement dans un viewer spécifique. L'utilisation d'OpenAlea permet de nombreux avantages par rapport à la création d'un simulateur. Par exemple, l'utilisation du langage Python au sein de cette plateforme ainsi que de modules logiciels interopérables permet de paramétrer différents types de logiciels suivant leur utilisation : ainsi il serait tout à fait envisageable de produire une application web se basant sur une architecture client-serveur ou une application stand-alone directement à partir du dataflow représentant l'ossature du simulateur. Enfin, la représentation d'un verger est également envisageable mettant ainsi l'accent sur un réalisme plus important.

Toutefois, plusieurs points restent à améliorer : le temps de calcul nécessaire à la simulation sur un cycle de croissance est exponentiel par rapport à l'année de croissance de l'arbre (voir tableau sur les temps de simulation). Un travail d'optimisation est en ce sens nécessaire afin de réduire le temps de calcul. Une solution technique serait de permettre la parallélisation des différents calculs sur différents processeurs, solution qui est en cours d'implémentation dans OpenAlea (Pradal, communication personnelle).

7 Conclusion

Le principal objectif de ce travail était double : d'une part acquérir les connaissances morphologiques concernant les réponses du pommier à la taille et d'autre part élaborer un modèle de croissance qui puisse rendre compte des réactions de l'arbre à la modification de son architecture en vue de son utilisation pour la simulation de la taille.

Au travers de l'expérimentation menée et des analyses effectuées, j'ai pu confirmer que la taille d'une partie du système caulinaire de jeunes pommiers induit différents types de réactions, qui s'expriment de façon locale mais aussi au sein de l'ensemble de la structure caulinaire. J'ai établi pour la première fois à ma connaissance, l'existence de réactions distantes. De plus, la démarche choisie, bien que lourde à porter, a été rigoureuse et a permis d'établir les premières quantifications des réactions à la taille chez le pommier. Des différences variétales dans les réactions ont également été caractérisées, ouvrant des hypothèses nouvelles sur différentes stratégies de gestion et de priorisation des ressources. Comme précédemment pour les travaux de Massonnet (2004), cette première caractérisation basée sur la comparaison de deux variétés contrastées pourrait amener de nouvelles études sur le déterminisme génétique de ces différences.

J'ai également montré ici que les réactions aux interventions de taille et de suppression peuvent être simulées à l'aide d'une hypothèse de compétition trophique traduite dans un modèle « sources-puits », en utilisant la notion de « contexte » du méristème afin de hiérarchiser l'allocation de ressources. Cette notion abstraite devra probablement être précisée et sa définition, soit les variables qu'elle inclut, devra être approfondie. Toutefois, le travail réalisé en collaboration avec Thomas Cokelaer pour la formalisation et la programmation de ce modèle constitue une première étape importante.

Au terme de ce travail, l'expérimentation qui a été menée et la conception d'un modèle de croissance réactif permettent aujourd'hui d'envisager la réalisation d'un prototype de didacticiel pour l'apprentissage de la taille en relation avec des situations d'apprentissage. Ce prototype pourra ensuite être une base de travail pour la création d'un simulateur voire d'un environnement informatique pour l'apprentissage humain.

8 Références bibliographiques

- Abbott DL. 1960.** The bourse shoot as a factor in the growth apple fruits. *Annals of Applied Biology* **48**: 434–438.
- Abbott DL. 1970.** The role of budscales in the morphogenesis and dormancy of the apple fruit bud. In: Luckwik LC, Cutting CV eds. *Physiology of Tree Crops*. Academic Press London.
- Abbott DL. 1984.** *The apple tree: physiology and management*. London, UK: Grower Books.
- Allen M, Prusinkiewicz P, DeJong T. 2005.** Using L-systems for modeling source-sink interactions, architecture and physiology of growing trees: The LPEACH model. *New Phytologist* **166**: 869–880.
- Allen M, Prusinkiewicz P, Favreau R, DeJong T. 2007.** L-PEACH, an L-system-based model for simulating architecture, carbohydrate source-sink interactions and physiological responses of growing trees. In Vos J et al. eds. *Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production*. Berlin: Springer, 139–150.
- Atkins TA, Hagan ROO, Rogers WJ, Pearson MW, Cameron EA. 1993.** Virtual reality in horticultural education: Pruning simulated fruit trees in a virtual environment. *Acta Horticulturae* **416**: 243–246.
- Aloni R. 1987.** Differentiation of vascular tissue. *Annual Reviews of Plant Physiology* **38**: 179–204.
- Balandier P, Lacoite A, Le Roux X, Sinoquet H, Cruiziat P, Le Dizès S. 2000.** SIMWAL: a structural-functional model simulating single walnut tree growth in response to climate and pruning. *Annals of Forest Science*, **57**: 571–585.
- Barczi JF, De Reffye P, Caraglio Y. 1997.** Essai sur l'identification et la mise en oeuvre des paramètres nécessaires à la simulation d'une architecture végétale. In Bouchon J. ed. *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Paris: INRA Editions, 205–254.
- Barnola P, Alatou D, Lacoite A. 1990.** Étude biologique et biochimique du déterminisme de la croissance rythmique du chêne pédonculé (*Quercus robur* L.). Effets de l'ablation des feuilles. *Ann. Sci. For.* **21**: 619–631.
- Barnola P, Crabbé J. 1993.** L'activité cambiale, composante active ou passive dans les roupe dérèactions de croissance de l'arbre. *Acta Botanica Gallica* **140**: 403–412.
- Barlow PW. 1994.** Rhythm, periodicity and polarity as bases for morphogenesis in plants. *Biol. Rev.* **69**: 475–525.
- Barthélémy D. 1988.** *Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales : le concept de floraison automatique*. PhD thesis. Univ. Montpellier II. France.
- Barthélémy D, Edelin C, Hallé F. 1989.** Architectural concepts for tropical trees. In Holm Nielsen LB, Nielsen LC, Balslev H. eds. *Tropical forests. Botanical dynamics, speciation and diversity*. London: Academic Press, 89–100.
- Barthélémy D. 1991.** Levels of organisation and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheorica* **39**: 309–323.
- Barthélémy D, Caraglio Y, Costes E. 1997.** Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. In: Bouchon J, De Reffye P, Barthélémy D, eds. *Modélisation et simulation de l'architecture des plantes*. Paris: INRA Editions, Science Update, 89–136.
- Barthélémy D, Caraglio Y. 2007.** Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach of plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* **99**: 375–407.

- Barritt BH. 1992.** *Intensive orchard management*. Washington, USA: Good Fruit Grower Press.
- Beck CB. 2005.** *An introduction to plant structure and development*. 2nd Ed. New York: Cambridge University Press.
- Bell AD, Bryan A. 2008.** *Plant Form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. Timber Press.
- Bernhard R. 1961.** Mise à fruit et alternance chez les arbres fruitiers. In 91^{ème} Congrès Pomologique de France. INRA, Paris, octobre 1960, 91–112.
- Bennett T, Leyser O. 2006.** Something on the Side: Axillary Meristems and Plant Development. *Plant Molecular Biology* **60**: 843–854.
- Beveridge CA. 2006.** Axillary bud outgrowth: sending a message. *Current Opinion in Plant Biology* **9**: 35–40.
- Beveridge CA, Dun EA, Rameau C. 2009.** Pea has tendrils in branching discoveries spanning a century from auxin to strigolactones. *American Society of Plant Biologists* **151**: 985–990.
- Bidel LPR, Pages L, Rivière M, Pelloux G, Lorendeau. JY. 2000.** MassFlowDyn I: A carbon transport and partitioning model for root system architecture. *Annals of Botany* **85**: 869–886
- Borchert R. 1976.** The concept of juvenility in woody plants. *Acta Horticulturae* **56**: 21–36.
- Borchert R, Honda H. 1985.** Control of development in the bifurcating branch system of *Tabebuia rosea* : a computer simulation. *Botanical Gazette* **145**: 184–195.
- Boudier V, Dambach Y. 2010.** *Serious Game : Révolution Pédagogique*. Cachan/London: Hermes-Lavoisier.
- Boudon F, Pradal C, Nouguier C, Godin C. 2001.** GEOM module manual. I. User Guide, CIRAD, Montpellier, France.
- Boudon F. 2004.** *Représentation géométrique multi-échelles de l'architecture des plantes*. PhD thesis. Univ. Montpellier II, France.
- Boudon F, Cokelaer T, Pradal C, Godin C. 2010.** L-Py, an open L-systems framework in Python. In *Proceedings of the 6th International Workshop on Functional-Structural Plant Models*. CA: UC Davis, 116–119.
- Byé P, Desplobins G. 1998.** Accumulation et sélection variétale : note sur le processus de domestication du pommier. In Byé P ed. *Domestiquer le végétal : construction et appropriation des techniques*. Montpellier, France : INRA, 13–42.
- Brown CL, Alpine-Mc RG, Kormanik PP. 1967.** Apical dominance and form in woody plants: a reappraisal. *American Journal of Botany* **54**: 153–162.
- Bugnon F. 1980.** Bases fondamentales pour l'étude de la ramification chez les végétaux. Principales modalités de ce phénomène. *Bulletin de la Société Botanique de France* **127**: 5–14.
- Buvat R. 1955.** Le méristème apical de la tige. *Année Biologique* **31**: 596–656
- Caens-Martin S. 1999.** Une approche de la structure conceptuelle d'une activité agricole : la taille de la vigne. *Éducation Permanente* **139**: 99–114.
- Caens-Martin S. 2000.** Les apprentissages professionnels en situation de stage : le cas de la taille de la vigne. *Initiatives de l'Enseignement Agricole* **1**: 29–33.
- Caens-Martin S. 2002.** Conception et réalisation d'un outil multimédia de formation à la taille. Rapport de recherche et transfert de technologie du contrat de plan État – Région Bourgogne. ENESAD, France.
- Campolongo F, Braddock R. 1999.** Sensitivity analysis of the IMAGE Greenhouse model. *Environmental Modelling and Software* **14**: 275–282.
- Campbell NA, Reece JB. 2004.** *Biologie*. Bruxelles: De Boeck Université.
- Cannell MGR. 1985.** Dry matter partitioning in tree crops. In Cannell MGR, Jackson JE. eds. *Attributes of Trees as Crop Plants*. UK: Inst. Terrestrial Ecology, 160–193.

- Cannell MGR, Dewar RC. 1994.** Carbon allocation in trees: a review of concepts for modelling. *Advances in Ecological Research* **25**: 59–104.
- Caraglio Y, Edelin C. 1990.** Architecture and dynamics of the growth of plane. *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) (Syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd. *Bulletin de la Société Botanique de France, Lettres Botaniques* **137**: 279–291.
- Caraglio Y, Barthélémy D. 1997.** Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires. In J. Bouchon, Ph. de Reffye et D. Barthélémy Eds, *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Science update, INRA Editions; 11-87.
- Champagnat P. 1954a.** *The pruning of fruit trees*. London: Crosby Lockwood and Sons.
- Champagnat P. 1954b.** Recherches sur les rameaux anticipés des végétaux ligneux. *Revue de cytologie et de biologie végétale* **15**: 1–51.
- Champagnat P. 1961.** Dominance apicale, tropisme, épinastie. In Ruhland W. ed. *Hanbuch der Pflanzenphysiologie*. Berlin: Springer Verlag, **14** : 872-908.
- Champagnat P. 1965a.** Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons : dominance apicale et phénomènes analogues. *Encyclopedia of plant physiology* **15** : 1106–1164.
- Champagnat P. 1965b.** Rameaux courts et rameaux longs: problèmes physiologiques. In Ruhland W. ed. *Differentiation and development. Part I. Encyclopedia of plant physiology* **15**:1165–1171.
- Champagnat P. 1974.** Introduction à l'étude des complexes de corrélation. *Revue de Cytologie et Biologie Végétale* **37**:175–208.
- Champagnat P. 1983.** Quelques réflexions sur la dormance des bourgeons des végétaux ligneux. *Physiol. Vég.* **21**: 607-618.
- Champagnat P. 1986.** Quelques modalités de la croissance rythmique endogène des tiges chez les végétaux ligneux. In Edelin C. ed. *Comptes rendus du colloque international sur l'arbre*. Montpellier, France: Naturalia Monspelienisia, 279–302.
- Champagnat P, Payan E, Champagnat M, Barnola P, Lavarenne S, Bertholon C. 1986.** La croissance rythmique déjeunes chênes pédonculés cultivés en conditions contrôlées et uniformes. In Edelin C. ed. *Comptes rendus du colloque international sur l'arbre*. Montpellier, France: Naturalia Monspelienisia, 303–337.
- Christophe A, Letort V, Hummel I, Cournède PH, De Reffye P, Lecoœur J. 2008.** A model-based analysis of the dynamics of carbon balance at the whole-plant level in *Arabidopsis thaliana*. *Functional Plant Biology* **35**: 1147–1162.
- Chuah MS. 1977.** *Exemples de corrélations quantitatives entre quelques paramètres déterminant la forme végétale*. Thèse de doctorat. Université des Sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, France.
- Cieslak M, 2010.** *Mathematical and computational methods for functional-structural plant modelling using L-systems and their applications to modelling the kiwifruit vine*. Ph.D. thesis. University of Queensland, Australia.
- Cieslak M, Seleznyova AN, Hanan J. 2010.** A functional-structure kiwifruit vine model integrating architecture, carbon dynamics and effects of the environment. *Annals of Botany*. doi: 10.1093/aob/mcq180
- Cline MG. 1997.** Concepts and terminology of apical dominance. *American Journal of Botany* **84**: 1064–1069.
- Cline MG. 2000.** Execution of the auxin replacement apical dominance experiment in temperate woody species. *American Journal of Botany* **87**: 182–190.
- Cline, MG, M Yoders, D Desai, C Harrington, W Carlson. 2006.** Hormonal control of second flushing in Douglas-fir shoots. *Tree Physiology* **26**: 1369–1375.
- Cline MG, Bhavé N, Harrington CA. 2009.** The possible roles of nutrient deprivation and auxin repression in apical control. *Trees* **23**: 489–500.
- Cohen D. 1967.** Computer simulation of biological pattern generation processes. *Nature* **216**: 246–248.

- Cohen S, Naor A. 2002.** The effect of three rootstocks on water use, canopy conductance and hydraulic parameters of apple trees and predicting canopy from hydraulic conductance. *Plant, Cell and Environment* **25**: 17–28.
- Cook NC, Rabe E, Keulemans J, Jacobs G. 1998.** The expression of acrotony in deciduous fruit trees: a study of the apple rootstock M.9. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* **123**: 30–34.
- Cook NC, Bellstedt DU, Jacobs . 2001.** Endogenous cytokinin distribution patterns at budburst in Granny Smith and Braeburn apple shoots in relation to bud growth. *Scientia Horticulturae* **87**: 53–63.
- Costes E, De Reffye P, Lichou J, Guédon Y, Audubert A, Jay M. 1992.** Stochastic modelling of apricot growth units and branching. *Acta Horticulturae* **313**: 89–98.
- Costes E. 1993.** Architecture aérienne de l'abricotier en développement libre. *Acta Botanica Gallica* **140**: 249–261.
- Costes E, Lichou J, Audubert A, Jay M. 1993.** Modelling growth of apricot cultivars under various conditions. *Acta Horticulturae* **349**: 247–252.
- Costes E, Lauri PÉ. 1995.** Processus de croissance en relation avec la ramification sylleptique et la floraison chez le pommier. In Bouchon J. ed. *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*. Paris: INRA Editions 74:41–50.
- Costes E, Lauri PÉ, Lespinasse JM. 1995.** Modélisation de la croissance et de la ramification chez quelques cultivars de pommier. In *Les colloques*. Vol. 74. Éditions INRA, 27–39
- Costes E, Fournier D, Salles JC. 2000.** Changes in primary and secondary growth as influenced by crop load effects in 'Fantasmew' apricot trees. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology* **75**: 510–519.
- Costes E, Guédon Y. 2002.** Modelling branching patterns on 1-year-old trunks of six apple cultivars. *Annals of Botany* **89**: 524– 513.
- 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, Lauri PÉ, Regnard JL. 2006a.** Analysing fruit tree architecture. Consequences for tree management and fruit production. *Horticultural Reviews* **32**: 1–61.
- Costes E, Garcia-Villanueva E, Jourdan C, Regnard JL, Guédon Y. 2006b.** Coordinated growth between aerial and root systems in young apple plants issued from in vitro culture. *Annals of Botany* **97**: 85–96.
- Costes E, Smith C, Renton M, Guédon Y, Prusinkiewicz P, Godin C. 2008.** MAppleT: simulation of apple tree development using mixed stochastic and biomechanical models. *Functional Plant Biology* **35**: 936–950.
- Cournède PH, Kang MZ, Mathieu A, Barczy JF, Yan HP, Hu BG, De Reffye P. 2006.** Structural factorization of Plants to compute their Functional and Architectural Growth. *Simulation* **82**: 427–438.
- Crabbé J. 1969a.** Étude préliminaire de la compétition entre deux pousses végétatives, chez des semis de pommier. Effets de leurs positions et de divers traitements affectant leur croissance. *Bulletin de Recherche agronomique de Gembloux* **4**: 189–197.
- Crabbé J. 1969b.** Observations sur la croissance initiale de pousses axillaires libérées durant la végétation, par pincement ou taille, chez le Pommier. *Bulletin de Recherche agronomique de Gembloux* **4**: 368–377.
- Crabbé J, Lakhoua H. 1978.** Arcure et gravimorphisme chez le Pommier. Mise en évidence d'effets gravimorphiques sur bourgeons isolés, après induction de ces effets en diverses conditions. *Annales des Sciences Naturelles – Botanique et Biologie Végétale* **19**: 126–140.
- Crabbé J. 1980.** Intervention de la dormance des bourgeons dans le développement de la ramification des végétaux ligneux. *Bull Soc Bot Fr-Actual* **127**, 71–78.
- Crabbé J. 1984.** Vegetative vigor control over location and fate of flower buds, in fruit trees. *Acta Horticulturae* **149**: 55–63.

- Crabbé J. 1987.** Aspects particuliers de la morphogenèse caulinaire des végétaux ligneux et introduction à leur étude quantitative. Bruxelles, Belgique: Editions IRSIA (Institut pour l'encouragement de la recherche scientifique pour l'industrie et l'agriculture).
- Crabbé J, Escobedo-Alvarez JA. 1991.** Activités méristématiques et cadre temporel assurant la transformation florale des bourgeons chez le Pommier (*Malus x domestica* Borkh., cv. Golden Delicious). In Edelin C ed. *L'Arbre, Biologie et développement*, 2ème Colloque International sur l'Arbre. Montpellier, France : Naturalia Monspelienisa, 369–379.
- Crabbé J. 1993.** La croissance rythmique des arbres, base de leur organisation temporelle. In *Le rythme de croissance, base de l'organisation temporelle de l'arbre*, Angers : Groupe d'étude de l'arbre Eds, 1–11.
- Crabbé J, Planchon V, Hasnaoui A. 1995.** Des fonctionnements méristématiques au développement de l'arbre fruitier. *Le Fruit Belge* 455: 77-82.
- Crabbé J. 2000.** Acrotonie, mésotonie, basitonie. In *Thesaurus de termes de morphologie et morphogenèse des arbres*. Saint Flour: Groupe d'Étude del'Arbre Ed., 3-7.
- Darwin C. 1880.** *The Power of Movement in Plants*. London: William Clowes and Sons.
- Daudet FA, Lacoïnte A, Gaudellière JP, Cruiziat P. 2002.** Generalized Münch coupling between sugar and water fluxes for modelling carbon allocation as affected by water status. *Journal of Theoretical Biology* 214: 481–498.
- De Crescens P. 1965.** *Les Profits Champêtres*. Paris: Chavane Éditions.
- De Reffye P. 1979.** *Modélisation de l'Architecture des Arbres Tropicaux par des Processus Stochastiques*. Thèse de Doctorat es Sciences, Université de Paris-Sud, Orsay, France.
- De Reffye P, Edelin C, Françon J, Jaeger M, Puech C. 1988.** Plants models faithful to botanical structure and development. *Computer graphics* 22: 151–158.
- De Reffye P, Elguero E, Costes E. 1991.** Growth units construction in trees: a stochastic approach. *Acta Biotheoretica* 39: 3-4.
- De Reffye P, Blaise F, Chemouny S, Jaffuel S, Fourcaud T, Houllier F. 1999.** Calibration of a hydraulic architecture-based growth model of cotton plants. *Agronomie* 19: 265–280.
- De Reffye P, Heuvelink E, Barthélémy D, Cournède PH. 2008.** Plant Growth Models. In *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier, 2824-2838
- De Reffye P. 2009.** *Production végétale et architecture des plantes*. Académie d'Agriculture de France. Séance du 28 janvier. 7 p.
- De Wit CT. 1959.** Potential photosynthesis of crop surfaces. *Netherlands Journal of Agricultural Sciences* 7: 141–149.
- Dejong TM, Negron C, Favreau R, Day KR, Lopez G, Costes E, Guédon Y. 2009.** Using concepts of shoot growth and architecture to understand and predict responses of peach trees to pruning. In *Proceedings of the 7th International Peach Symposium*. Lleida: ISHS.
- Dewar RC. 1993.** A root-shoot partitioning model based on carbon-nitrogen-water interactions and Münch phloem flow. *Functional Ecology* 7: 356–368.
- Dickman DI, Gold MA, Flore JA. 1994.** The ideotype concept and the genetic improvement of tree crops. *Plant Breeding Reviews* 12: 163–193.
- Drouet JL, Pagès L. 2003.** GRAAL: a model of GRowth, Architecture and carbon ALlocation during the vegetative phase of the whole maize plant Model description and parameterisation. *Ecological Modelling* 165:147–173.
- Dun EA, Ferguson BJ, Beveridge A. 2006.** Apical Dominance and Shoot Branching. Divergent Opinions or Divergent Mechanisms? *Plant Physiology* 142: 812–819.
- Dun EA, Brewer PB, Beveridge A. 2009.** Strigolactones: discovery of the elusive shoot branching hormone. *Trends in Plant Science* 14: 364–372.
- 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.

- Dzhangaliev AD. 2002.** The wild apple tree of Kazakhstan. In Janick J. ed. *Wild apple and fruit trees of central Asia*. Horticultural reviews. New York: John Wiley & Sons, 63–304.
- Edelin C. 1977.** *Images de l'architecture des Conifères*. PhD thesis. Univ. Montpellier II, France.
- Edelin C. 1984.** *L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale*. Thèse de Doctorat d'État, Univ. Montpellier II, France.
- Edelin C. 1986.** Stratégie de réitération et édification de la cime chez les conifères. In *Colloque international sur l'Arbre 1986*. Montpellier : Naturalia monspeliensia, 139–158.
- Edelin C. 1991.** Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de Plan d'organisation. In Edelin C. ed. *L'arbre, biologie et développement. Actes du 2ème Colloque international sur l'Arbre*. Montpellier: Naturalia monspeliensia, 127–154.
- Edelin C. 1993.** Aspect morphologique de la croissance rythmique chez les arbres tropicaux. In *Le rythme de croissance, base de l'organisation temporelle de l'arbre*. Groupe d'étude de l'arbre eds, Angers. 13–23
- Emberger L. 1960.** Les végétaux vasculaires. In *Traité de Botanique Systématique* Chadeaud M. et Emberger L. Eds. Tome II, Masson et Cie, Paris
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) 2008.** FAOSTAT home page (online). Available: <http://apps.fao.org/>
- Faust, M. 1989.** *Physiology of Temperate Zone Fruit Trees*, 275–305. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Fay PA, Throop HL. 2005.** Branching responses in *Silphium integrifolium* (Asteraceae) following mechanical or gall damage to apical meristems and neighbor removal. *American Journal of Botany* **92**: 954–959.
- Ferguson BJ, Beveridge CA. 2009.** Roles for auxin, cytokinin, and strigolactone in regulating shoot branching. *Plant Physiology* **149**: 1929–1944.
- Ferraro P, Godin C. 2000.** A distance measure between plant architectures. *Annals of Forest Science* **57**: 445–461.
- Ferree DC, Warrington IJ. 2003.** *Apple: botany, production and uses*. Wallingford, UK: CABI Publishing.
- Forshey CG, Elfving DC, Stebbings RL. 1992.** *Training and pruning apple and pear trees*. Alexandria, Virginia, USA: American Society for Horticultural Science.
- Foster T, Johnston R, Seleznyova A. 2003.** A morphological and quantitative characterization of early floral development in apple (*Malus x domestica* Borkh.). *Annals of Botany* **92**: 199–206.
- Foster TM, Seleznyova AN, Barnett AM. 2007.** Independent control of organogenesis and shoot tip abortion are key factors to developmental plasticity in kiwifruit (*Actinidia*). *Annals of Botany* **100**: 471–481.
- Fournier C, Andrieu B. 1999.** ADEL-maize: an L-system based model for the integration of growth processes from the organ to the canopy. Application to regulation of morphogenesis by light availability. *Agronomie* **19**: 313–327.
- Fumey D, Caens-Martin S. 2004.** SimulCep 3D – manuel du formateur. Dijon: Educagri Éditions.
- Fumey D, Caens-Martin S. 2005.** *Étude préalable au projet SimulArbo*. Communication interne. ENESAD-CNERTA.
- Fumey D, Caens-Martin S. 2006.** SIMULCEP 3D - Simulateur d'aide à l'apprentissage de la taille de la vigne. In Actes du 7^e colloque européen sur l'Autoformation « faciliter les apprentissages autonomes », ENFA, Auzeville, France.
- Fumey D, Lauri PÉ, Guédon Y, Godin C, Costes E. 2008.** Effects of pruning on the apple tree: from tree architecture to modeling. In: 9TH *International Symposium on Integrating Canopy, Rootstock and Environmental Physiology in Orchard Systems*, in press.

- Fumey D, Lauri PÉ, Guédon Y, Godin C, Costes E. 2011.** How trees cope with the removal of whole or part of shoots: an analysis of local and distant reactions to pruning in young apple trees. *American Journal of Botany*, in press.
- Fulford RM. 1965.** The morphogenesis of Apple Buds: I. the activity of the apical meristem. *Annals of Botany* **29**: 167–180.
- Fulford RM. 1966a.** The morphogenesis of apple buds. II. The development of the bud. *Annals of Botany* **30**: 27–38.
- Fulford RM. 1966b.** The morphogenesis of apple buds.- III - The inception of flowers. *Annals of Botany* **30**: 207–219.
- France J, Thornley JHM. 1984.** *Mathematical models in agriculture*. London: Butterworths.
- Garcia-Villanueva, Costes E, Jourdan C. 2002.** Comparing root and aerial growth dynamics of two apple hybrids own-rooted and grafted on M.9. *Acta Horticulturae* **658**: 61–67.
- Gardner WR. 1960.** Dynamic aspect of water availability to plants. *Soil Science* **89**: 63–73.
- Gary C, Le Bot J, Frossard JS, Andriolo JL. 1998.** Ontogenic changes in the construction cost of leaves, stems, fruits, and roots of tomato plants. *Journal of Experimental Botany* **49**: 59–68.
- Gatsuk LE., Smirnova OV, Vorontzova LI, Zaugolnova LB, Zhukova LA. 1980.** Age states of plants of various growth forms: a review. *J. Ecol.* **68**: 675–696.
- Gaudillière JP, Moing A, Carbonne F, Renaud R, Lespinasse JM. 1992.** Variations saisonnières des glucides de réserve chez le prunier - relation avec la vigueur. In *Cambium, production de bois et développement de l'arbre*. Groupe d'étude de l'arbre eds, Angers. 13-23
- Génard M, Pagès L, Kervella J. 1994.** Relationship between sylleptic branching and components of parent shoot development in the peach tree. *Annals of Botany* **74**: 465–470.
- Génard M, Pagès L, Kervella J. 1998.** A carbon balance model of peach tree growth and development for studying the pruning response. *Tree physiology* **18**: 351–362.
- Génard M, Dauzat J, Franck N, Lescourret F, Moitrier N, Vaast P, Vercambre G. 2008.** Carbon allocation in fruit trees: from theory to modelling. *Trees - Structure and Function* **22**: 269–282.
- Giavitto JL, Michel O. 2001.** MGS: a rule-based programming language for complex objects and collections. *Rule01*. Vol. 59, Electronic Notes in Theoretical Computer Science.
- Godin C, Costes E, Caraglio Y. 1997.** Exploring plant topology structure with the AMAPmod software: an outline. *Silva Fennica* **31**: 355–66.
- Godin C, Caraglio Y. 1998.** A multiscale model of plant topological structures. *Journal of Theoretical Biology* **191**: 1–46.
- Godin C, Guédon Y, Costes E. 1999.** Exploration of a plant architecture database with the AMAPmod software illustrated on an apple tree hybrid family. *Agronomie* **19**: 163–184.
- Godin C. 2000.** Representing and encoding plant architecture: a review. *Annals of Forest Science* **57**: 413–438.
- Godin C, Guédon Y. 2002.** *AMAPMod v1.8. Introduction and reference manual*. Technical report. Montpellier, France : CIRAD.
- Godin C, Costes E, Sinoquet H. 2005.** Plant architecture modelling - Virtual plants and complex systems. In Turnbull CGN ed. *Plant architecture and its manipulation*. *Annual PLant Review* **17**. Blackwell, 237-286.
- Gomez-Roldan V, Fermas S, Brewer PB, Puech-Pagès V, Dun EA, Pillot JP, Letisse F, et al. 2008.** Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature* **455**: 180–194.
- Gousseau, C. 2006.** *Rapport d'information fait au nom de la commission des Affaires économiques sur la filière arboricole*. N°437. 28 juin 2006. Sénat. pp. 49

- Grechi I, Sauge MH, Sauphanor B, Hligert N, Senoussi R, Lescourret F. 2008.** How does winter pruning affect peach tree–*Myzus persicae* interactions? *Entomologia Experimentalis et Applicata* **108**: 369–379.
- Greene DW, Lord WJ. 1983.** Effects of dormant pruning, summer pruning, scoring, and growth regulators on growth, yield, and fruit quality of ‘Delicious’ and ‘Cortland’ apple trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **108**:590–594.
- Grossman YL, Dejong TM. 1994.** Peach: a simulation model of reproductive and vegetative growth in peach trees. *Tree Physiology* **14**: 329–345.
- Grubb PJ. 1977.** The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* **52**: 107–145.
- Guédon Y, Barthélémy D, Caraglio Y, Costes E. 2001.** Pattern analysis in branching and axillary flowering sequences. *Journal of Theoretical Biology* **212**: 481–520.
- Guédon Y, Coccozza-Thivent C. 2003.** Nonparametric estimation of renewal processes from count data. *The Canadian Journal of Statistics* **31**: 191–223.
- Guédon Y, Heuret P, Costes E. 2003.** Comparison methods for branching and axillary flowering sequences. *Journal of Theoretical Biology* **225**: 301–325.
- Guédon Y, Caraglio Y, Heuret P, Lebarbier E, Meredieu C. 2007.** Analyzing growth components in trees. *Journal of Theoretical Biology* **248**: 418–447.
- Guingois G. 1982.** *Les arbres fruitiers: formes et tailles*. Paris: Dargaud Ed.
- 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 RAA. 1970.** Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Liège : Masson et C^{ie}.
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB. 1978.** *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Berlin: Springer-Verlag.
- Hallé F, Crabbé J. 1986..** In *Actes du 6e Colloque sur les recherches fruitières*, Bordeaux, 10-11 décembre,.
- Hallé F, Edelin C. 1986.** L'analyse architecturale des arbres. In *Actes du 6e Colloque sur les recherches fruitières*, Bordeaux, 10-11 décembre, 5-19.
- Hallé F. 2004.** *Architecture des plantes*. Montpellier: JPC Éditions.
- Hammer GL, Woodruff DR, Robinson JB. 1987.** Effects of climatic variability and possible climatic-change on reliability of wheat cropping: a modeling approach. *Agricultural and Forest Meteorology* **41**: 123–142.
- Hampson CR, Kemp H. 2003.** Characteristics of important commercial apple cultivars. In Ferree DC, Warrington IJ. eds. *Apples*. Cambridge: CABI Publishing, 61–90.
- Han HH, Coutand C, Cochard H, Trottier C, Lauri PÉ. 2007.** Effects of shoot bending on lateral fate and hydraulics – Invariant and changing traits across five apple genotypes. *Journal of Experimental Botany* **58**: 3537–3547.
- Hanan J. 1997.** Virtual plants - integrating architectural and physiological models. *Environmental Modelling & Software* **12**: 35–42.
- Harris SA, Robinson JP, Juniper BE. 2002.** Genetic clues to the origin of the apple. *Trends Genet.* **18**: 426–430.
- Hauagge R, Cummins JN. 1991a.** Phenotypic variation of length of bud dormancy in apple cultivars and related *Malus* species. *J Am Soc Hortic Sci* **116**: 100–106.
- Hauagge R, Cummins JN. 1991b.** Seasonal variation in intensity of bud dormancy in apple cultivars and related *Malus* species. *J Am Soc Hortic Sci* **116**: 107–115.
- Heide OM, Prestrud AK. 2005.** Low temperature, but not photoperiod, controls growth cessation and dormancy induction and release in apple and pear. *Tree Physiology* **25**: 109–114.
- Heuvelink E. 1995.** Dry matter partitioning in a tomato plant: one common assimilate pool? *Journal of Experimental Botany* **289**: 1025–1033.
- Heuvelink E. 1999.** Evaluation of a dynamic simulation model for tomato crop growth and development. *Annals of Botany* **83**: 413–422

- Hillman, J. 1984.** Apical dominance. In: Wilkins M. ed. *Advanced plant physiology*. London: Pitman, 127–148.
- Honda H. 1971.** Description of the form of trees by the parameters of the treelike body : Effect of the branching angle and the branch lenght on the shape of the tree-like body. *Journal of Theoretical Biology* **31**:331–338.
- Honda H, Tomlinson PB, Fisher JB. 1981.** Computer simulation of branch interaction: regulation by unequal flow rates in botanical trees. *American Journal of Botany* **68**: 569–85.
- Jackson JE, Palmer JW. 1972.** Interception of light by model hedgerow orchards in relation to latitude, time of year and hedgerow configuration and orientation. *J. Appl. Ecol.* **9**: 341–357.
- Janick J, Cummins JN, Brown SK, Hemmat M. 1996.** Apples. In Janick J, Moore JN. eds. *Fruit Breeding, Vol. I, Tree and Tropical Fruits*. New York: John Wiley & Sons, 1–77.
- Janick J. 2002.** History of Horticulture - Purdue University courses. <http://www.hort.purdue.edu/newcrop/history/>
- Janick J. 2003.** History of asian horticultural technology. *Acta Horticulturae* **620**: 19-32.
- Janick J. 2007a.** The origins of horticultural technology and science. *Acta Horticulturae* **759**: 41–60.
- Janick J. 2007b.** Fruits of the Bibles. *HortScience* **42**: 1072–1076.
- Johnson RS, Lakso AN. 1985.** Relationships between stem length, leaf area, stem weight, and accumulated growing degree-days in apple shoots. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **110**: 586–590.
- Johnson RS & Lakso AN. 1986a.** Carbon balance model of a growing apple shoot: I. Development of the model. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **111**: 160–164.
- Johnson RS & Lakso AN. 1986b.** Carbon balance model of a growing apple shoot: II. Simulated effects of light and temperature on long and short shoots. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **111**: 164–169.
- Jonkers H. 1962.** Pruning young apple trees and bending of branches. *Proc. XVIth Int. Hort. Congr.* **3**: 441–443.
- Jonkers H. 1982.** Testing Koopmann's rules of apple tree pruning. *Scientia Horticulturae* **16**: 209–215.
- Juniper BE, Watkins R, Harris SA. 1999.** The origin of the apple. *Acta Horticulturae*. **484**: 27–33.
- Juniper BE, Mabberley DJ. 2006.** *The story of the apple*. Portland, Oregon: Timber Press.
- Kamboj JS, Blake PS, Quilan JD, Webster AD, Baker DA. 1997.** Recent advances in studies on the dwarfing mechanism of apple rootstocks. *Acta Horticulturae* **451**: 75–82.
- Karwowski R. 2002.** Improving the process of plant modeling : The L+C modeling language. PhD thesis, University of Calgary.
- Kazarjan VO. 1969.** *Le vieillissement des plantes supérieures*. Navka, Moscou - Traduction française par Riebacker A, Nancy: INRA.
- Kikuchi T, Asada T, Shiozaki Y, Saito T, Kamata S. 1989.** Effect of summer pruning on the next season's shoot growth of young apple trees. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* **58**: 491–497.
- Kikuchi T, Shiozabi Y, Yassunaka FS. 1996.** Dry matter partitioning in young 'Fuji' apple trees on M. prunifolia rootstock as affected by pruning at planting. *Bull. Fac. Agric. Hirosaki Univ.* **59**: 47–53.
- Knight RC. 1934.** The influence of winter stem pruning and subsequent stem and root development in the apple. *Journal of Pomology* **12**: 1–14.
- Korban S, Skirvin R. 1984.** Nomenclature of the cultivated apple. *HortScience* **19**, 177–180.

- Kozlowski TT. 1992.** Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *The Botanical Review* **58**: 107–222.
- Kurth W. 1994.** Morphological models of plant growth: possibilities and ecological relevance, *Ecological Modelling* **75-76**, 299-308.
- Labuschagne IF, Louw JH, Schmidt K, Sadie A. 2002.** Genetic variation in chilling requirement in apple progeny. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **127**: 663-672.
- Lacointe A. 2000.** Carbon allocation among tree organs : A review of basic processes and representation in functional-structural models. *Annals of Forest Sciences* **57**: 521-534.
- Lacointe A, Isebrands J, and H. G.E. 2002.** A new way to account for the effect of source-sink spatial relationships in whole plant carbon allocation models. *Canadian Journal of Forest Research* **32**: 1838–1848.
- Lacointe A, Deléens E, Ameglio T, Saint-Joanis B, Lelarge C, Vandame M, Song GC, Daudet FA. 2004.** Testing the branch autonomy theory: a ¹³C/¹⁴C double-labelling experiment on differentially shaded branches. *Plant, Cell & Environment* **27**: 1159–1168.
- Lachaud S. 1989.** Participation of auxin and abscissic acid in the regulation of seasonal variations in cambial activity and xylogenesis, *Trees* **3**: 125–137.
- Lachaud S, Catesson AM, Bonnemain JL. 1999.** Structure and functions of the vascular cambium. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie / Life Sciences* **322**: 633-650.
- Lakhoua H, Crabbé J. 1975.** Arcure et gravimorphisme chez le pommier. I. Effets de divers degrés d'arcure sur la forme de la ramification et l'expression de la vigueur. *Bulletin de Recherche Agronomique de Gembloux* **10**: 43–54.
- Lakso AN. 1994.** Apple. In Schaffer B, Andersen PC. eds. *Handbook of environmental physiology of fruit crops*. University of Florida: CRC Press Inc., 3-35.
- Lakso AN, Wunsche JN, Palmer JW, Grappadelli LC. 1999.** Measurement and modeling of carbon balance of the apple tree. *HortScience* **34**: 1040–1047.
- Lang GA, Early JD, Martin GC and RL Darnell. 1987.** Endo-, para-, and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *Hortscience* **22**: 371–377.
- Larrive G., Lauri P. É., Lespinasse J., Ramonguilhem M. 2000.** Conduite centrifuge avec extinctions. *Réussir fruits et légumes* 182, 46-48.
- Lauri PÉ. 1982.** *Corrélations entre paramètres structuraux chez les plantes vasculaires – essai de vérification quantitative de la théorie de Durian*. Mémoire de DEA. Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, France.
- Lauri PÉ. 1992.** Données sur le contexte végétatif lié à la floraison chez le cerisier (*Prunus avium* L.). *Canadian Journal of Botany* **70**: 1848-1859.
- Lauri PÉ, Costes E. 1995.** Processus de croissance et ramification anticipée chez le Pêcher (*Prunus persica* (L.) Batsch). In Bouchon J. ed. *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*. Paris: INRA Editions 74: 61-67.
- Lauri PÉ, Térouanne 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.
- Lauri PÉ, Térouanne E, 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. 1997.** Relationship between the early development of apple fruiting branches and the regularity of bearing: an approach to the strategies of various cultivars. *Journal of Horticultural Science* **72**: 519–530.
- Lauri PÉ, Lespinasse J.M. 1999.** Apple tree training in France: current concepts and practical implications, *Fruits* **54**: 441–449.

- Lauri PÉ, Crabbé J. 2000.** Métamère. In Bonhomme M, Cruiziat P, Rageau R, Eds. *Thesaurus de termes de morphologie et morphogenèse des arbres*. Saint Flour, France : Groupe d'Étude de l'Arbre.
- Lauri PÉ, Lespinasse JM. 2000.** The vertical axis and solaxe systems in France *Acta Horticulturae* **513**: 287–296.
- Lauri PÉ, Lespinasse JM. 2001.** Genotype of apple trees affects growth and fruiting responses to shoot bending at various times of year. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **126**(2): 169–174.
- Lauri PÉ. 2002.** From tree architecture to tree training - An overview of recent concepts developed in apple in France. *Journal of the Korean Society for Horticultural Science* **43**: 782–788.
- Lauri PÉ, Willaume M, Larrive G, Lespinasse JM. 2004.** The concept of centrifugal training in apple aimed at optimizing the relationship between growth and fruiting. *Acta Horticulturae* **636**: 35–42.
- Lauri PÉ, Laurens F. 2005.** Architectural types in apple (*Malus x domestica* Borkh.). In Ramdan Dris ed. *Crops: growth, quality and biotechnology*. Helsinki, Finland: World Food Limited, 1300–1314.
- Lauri PÉ, Maguylo K, Trottier C. 2006.** Architecture and size relations: an essay on the apple (*Malus x domestica*, Rosaceae) tree. *American Journal of Botany* **93**: 357–368.
- Lauri PÉ, Bourdel G, Trottier C, Cochard H. 2008.** Apple shoot architecture - Evidence for strong variability of bud size and composition and hydraulics within a branching zone. *New Phytologist* **178**: 798–807.
- Lauri PÉ. 2009.** Developing a new paradigm for apple training. *Compact Fruit Tree* **42**: 17–20.
- Lauri PÉ, Costes E, Regnard JL, Brun L, Simon S, Monney P, Sinoquet H. 2009.** Does Knowledge on Fruit Tree Architecture and its Implications for Orchard Management Improve Horticultural Sustainability? An Overview of Recent Advances in the Apple. *Acta Horticulturae* **817**: 243–250.
- Lauri PÉ, Kelner JJ, Trottier C, Costes E. 2010.** Insights into secondary growth in perennial plants: its unequal spatial and temporal dynamics in the apple (*Malus domestica*) is driven by architectural position and fruit load. *Annals of Botany* **105**: 607–616.
- Lauri PÉ. 2011.** Concepts in fruit tree training and pruning, is there old versus new paradigms? Viewpoint of a biologist. In Ruas MP ed. *Histoire des fruits : Pratiques des savoirs et savoirs en pratiques*. Paris: Omnisciences (à paraître)
- Leca A, Saudreau M. 2010.** Physical modelling of leaf wetness duration at the leaf scale taking into account leaf wettability. In *Proceedings of the 6th International Workshop on Functional-Structural Plant Models*. CA: UC Davis, 132–134.
- Le Dizès S, Cruiziat P, Lacoite A, Sinoquet H, Le Roux X, Balandier P, Jacquet P. 1997.** A model for simulating structure-function relationships in walnut tree growth processes. *Silva Fennica* **31**: 313–328.
- Le Dizès S. 1998.** *Modélisation des relations structure-fonction du noyer - application à la taille*. Ph.D. Thesis, University of Orsay, France.
- Lenz F. 2009.** Fruit effects on the dry matter- and carbohydrate distribution in apple trees. *Acta Horticulturae* **835**: 25–38.
- Lespinasse JM. 1977.** *La conduite du Pommier. I—Types de fructification. Incidence sur la conduite de l'arbre*. Paris, France : Infulvec.
- Lespinasse JM. 1980.** *La conduite du pommier. II—L'axe vertical, la rénovation des vergers (2ème partie)*. CTIFL, Paris.
- Lespinasse JM, Delort F. 1986.** Apple tree management in vertical axis: appraisal after ten years of experiments. *Acta Horticulturae* **160**: 120–155.

- Lespinasse Y. 1992.** Le pommier. In: *Amélioration des espèces végétales cultivées*, INRA Paris. 579–594.
- Le Roux X, Lacoïnte A, Escobar-Gutiérrez A, Le Dizès S. 2001.** Carbon-based models of individual tree growth: A critical appraisal. *Annals of Forest Science* **58**: 469–506
- Leyser O. 2003.** Regulation of shoot branching by auxin. *Trends in Plant Science* **8**: 541–545
- Li KT. 2001.** *Physiological effects of summer pruning in apple trees*. PhD Thesis, Cornell University, New York, USA.
- Liang JL, Zhao L, Challis R, Leyser O. 2010.** Strigolactone regulation of shoot branching in chrysanthemum (*Dendranthema grandiflorum*). *Journal of Experimental Botany* **61**: 3069–3078.
- Lindenmayer A. 1968.** Mathematical models for cellular interactions in development. parts I and II. *Journal of Theoretical Biology* **18**: 280–315.
- Lockard RG, Schneider GW. 1981.** Stock and scion growth relationships and the dwarfing mechanism in apple. *Horticultural Review* **3**: 315–375.
- Lopez G, Favreau RR, Smith C, Costes E, Prusinkiewicz P, DeJong TM. 2008.** Integrating simulation of architectural development and source-sink behaviour of peach trees by incorporating markov chains and physiological organ function submodels into L-PEACH. *Functional Plant Biology* **35**: 761–771.
- Luckwill LC. 1970.** The control of growth and fruitfulness of apple trees. In Luckwill LC, Cutting CV. eds. *Physiology of Tree Crops*. London: Academic Press, 237–253.
- Luquet D, Dingkuhn M, Kim H, Tambour L, Clement-Vidal A. 2006.** *EcoMeristem*, a model of morphogenesis and competition among sinks in rice. 1. Concept, validation and sensitivity analysis. *Functional Plant Biology* **33**: 309–323.
- Luby J. 2003.** Taxonomic classification and history. In: Ferree D, Warrington I, eds. *Apples, botany, production and uses*. Wallingford, UK: CABI Publishing, 1–14.
- Lyndon RF. 1988.** *The Shoot Apical Meristem: Its Growth and Development*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mabberley D, Jarvis C, BE J. 2001.** The name of the apple. *Telopea* **9**: 421–430.
- Maggs DH. 1965.** Dormant and summer pruning compared by pruning young apple trees once on a succession of dates. *Journal of Horticultural Science* **40**: 249–265.
- Mäkelä A. 1986.** Implications of the pipe model theory on dry matter partitioning and height growth in trees. *Journal of Theoretical Biology* **123**: 103–120.
- Mäkelä A, Landsberg J, Ek AR, Burk TE, Ter-Mikaelian M, Ågren GI, Oliver CD, Puttonen P. 2000.** Process-based models for forest ecosystem management: current state of the art and challenges for practical implementation. *Tree Physiology* **20**: 289–298.
- Marcelis LFM. 1996.** Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *Journal of Experimental Botany* **47**: 1281–1291.
- Marcelis LFM, Heuvelink E. 2007.** Concepts of modelling carbon allocation among plant organs. In Vos J, Marcelis LFM, de Visser PHB, Struik PC Evers JB eds. *Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production*. The Netherlands: Springer, 103–111.
- Marini RP, Barden JA. 1982a.** Growth and flowering of vigorous apple trees as affected by summer or dormant pruning. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **107**: 34–39.
- Marini RP, Barden JA. 1982b.** Yield, fruit size, and quality of three apple cultivars as influenced by summer or dormant pruning. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **107**: 474–479.
- Marini RP. 2002.** Pruning Peach Trees. *Virginia Cooperative Extension publication* 422–020.
- Massetani F. 2010.** *Funzionalità delle gemme nelle piante da frutto*. Ph.D. thesis. Università politecnica delle Marche, Ancona, Italia.

- Massetani F, Lauri PÉ, Neri D. 2010.** Potatura verde su germogli di borsa: risposte indotte nelle cultivar Braeburn e Fuji. *Rivista di Frutticoltura* **11**: 32–38.
- Massonnet C. 2004.** *Variabilité architecturale et fonctionnelle du système aérien chez le pommier (malus domestica Borkh) : comparaison de quatre cultivars par une approche de modélisation structure-fonction*. Thèse de doctorat, Ecole nationale supérieure agronomique de Montpellier, France.
- Massonnet C, Regnard JL, Lauri PÉ, Costes E, Sinoquet H. 2008.** Contributions of foliage distribution and leaf functions to light interception, transpiration and photosynthetic capacities in two apple cultivars at branch and tree scales. *Tree Physiology* **5**:665–678.
- Mathieu A, Cournède PH, Barthélémy D, De Reffye P. 2008.** Rhythms and alternating patterns in plants as emergent properties of a model of interaction between development and functioning. *Annals of Botany* **101**: 1233–1242.
- Mathieu A, Cournède PH, Letort V, Barthélémy D, De Reffye P. 2009.** A dynamic model of plant growth with interactions between development and functional mechanisms to study plant structural plasticity related to trophic competition. *Annals of Botany* **103**: 1173–1186.
- Mech R, Prusinkiewicz P. 1996.** Visual models of plants interacting with their environment. In H. Rushmeier, editor, *SIGGRAPH 96 Conference Proceedings*, pages 397–410, New Orleans (Louisiana, USA), 1996. Addison-Wesley.
- Medford JI. 1992.** Vegetative apical meristems. *The Plant Cell* **4**: 1029–1039.
- Mehri H, Crabbé J. 2002.** Processus de croissance et d'organogenèse chez le pommier cv Golden Delicious. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* **6**: 39–49.
- Mika A, Growchowska MJ, Karaszewska A. 1983.** Effect of dormant and summer pruning, disbudding and growth retardantes on growth, flower bud formation and fruiting of young apple trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **108**:655–660.
- Mika A. 1986.** Physiological responses of fruit trees to pruning. *Horticultural Reviews* **8**: 337–378.
- Minchin PEH, Thorpe MR, Farrar JF. 1993.** A simple mechanistic model of phloem transport which explains sink priority. *Journal of Experimental Botany* **44**: 947–955.
- Minchin PEH, Lacomte A. 2005.** New understanding on phloem physiology and possible consequences for modelling long-distance carbon transport. *New Phytologist* **166**: 771–779.
- Morgan J. 2002.** *The New Book of Apples: The Definitive Guide to Over 2000 Varieties*. London: Ebury Press.
- Morris MD. 1991.** Factorial sampling plans for preliminary computational experiments. *Technometrics* **33**:161–174.
- Mudge K, Janick J, Scofield S, Goldschmidt EE. 2009.** A history of grafting. *Horticultural Reviews* **35**: 437–493.
- Nesme T, Plenet D, Hucbourg B, Fandos G, Lauri PÉ. 2005.** A set of vegetative morphological variables to objectively estimate apple (*Malus x domestica*) tree orchard vigour. *Scientia Horticulturae* **106**: 76–90.
- Nicolini É. 1997.** *Approche morphologique du développement du Hêtre (Fagus sylvatica L.)*. PhD Thesis, Univ. Montpellier II, France.
- Nicolini É. 1998.** Architecture et gradients morphogénétiques chez de jeunes hêtres (*Fagus sylvatica* L. Fagaceae) en milieu forestier. *Canadian Journal of Botany* **76**: 1232–1244.
- Nikinmaa E. 1992.** Analyses of the growth of Scots pine - matching structure with function. *Acta Forest Fennica* **235**: 1–68.

- Novoplansky A. 2003.** Ecological implications of the determination of branch hierarchies. *New Phytologist* **160**: 111–118.
- Novoplansky A, Cohen D, Sachs T. 1989.** Ecological implications of correlative inhibition between plant shoots. *Physiologia Plantarum* **77**: 136–140.
- Nozeran R, Bancilhon L, Neuville P. 1971.** Intervention of internal correlations in morphogenesis of higher plants. *Advances in Morphogenesis* **9**: 1–66.
- Nozeran R. 1984.** Integration of organismal development. In Barlow PW, Carr DJ. eds. *Positional controls in plant development*. Cambridge: Cambridge University Press, 375–401.
- Nougarède A. 2001.** Le méristème caulinaire des Angiospermes : nouveaux outils, nouvelles interprétations. *Acta Botanica Gallica* **148**: 3–77.
- O'Rourke D. 2003.** World Production, Trade, Consumption and Economic Outlook for Apples. In Ferree DC, Warrington IJ. eds. *Apples - Botany, Production and Uses*. Cambridge: CABI Publishing, 15–30.
- Oldeman RAA. 1974.** *L'architecture de la forêt guyanaise*. Mémoires 73, ORSTOM, Paris, France.
- Ouangraoua A, Segura V, Costes E, Ferraro P. 2007.** PLant architecture comparison methods: a review of existing algorithms and examples of application. In *Proceedings of The 5th International Workshop on Functional Structural Plant Models*. Napier, New Zealand.
- Pallas B, Christophe A, Cournède PH, Lecoœur J. 2009.** Using a mathematical model to evaluate the trophic and non-trophic determinants of axis development in grapevine. *Functional Plant Biology* **36**: 156–170.
- Pallas B, Christophe A, Lecoœur J. 2010.** Are the common assimilate pool and trophic relationships appropriate for dealing with the observed plasticity of grapevine development? *Annals of Botany* **105**: 233–247.
- Palmer JW, Jackson JE. 1977.** Seasonal light interception and canopy development in hedgerow and bed system apple orchards. *Journal of Applied Ecology* **14**: 539–549.
- Pastré P. 1999.** *Apprendre des situations*. Paris: Editions Education Permanente.
- Pastré P. 2005.** *Apprendre par la simulation. De l'analyse du travail aux apprentissages professionnels*. Toulouse: Octarès Éditions.
- Peix C. 2010.** Les origines de la pomme. Le Kazakhstan, terre de l'origine de certaines espèces. Documentaire vidéographique. Kri-Kor Films/Seppia Productions. <http://www.seppia.fr/fr/2010/04/les-origines-de-la-pomme/>
- Phattaralerphong J, Sinoquet H. 2005.** A method for 3D reconstruction of tree crown volume from photographs: assessment with 3D-digitized plants. *Tree Physiology* **25**: 1229–1242.
- Poethig RS. 2010.** The past, present, and future of vegetative phase change. *Plant Physiology*. **145**: 541–544.
- Power JA, Bernheim Brush AJ, Prusinkiewicz P, Salesin DH. 1999.** Interactive arrangement of botanical L-system models. In *Proceedings of the 1999 symposium on Interactive 3D graphics*. April 26–29, 1999. Atlanta. Georgia. United States. 175–182.
- Pradal C, Boudon F, Noguier C, Chopard J, Godin C. 2007.** *PlantGL : a Python-based geometric library for 3D plant modelling at different scales*. Rapport de recherche. INRIA.
- Pradal C, Dufour-Kowalski S, Boudon F, Fournier C, Godin C. 2008.** Openalea: A visual programming and component-based software platform for plant modeling. *Functional Plant Biology* **35**: 751–760.
- Pradal C, Boudon F, Noguier C, Chopard J, Godin C. 2009.** PlantGL: a Python-based geometric library for 3D plant modelling at different scales. *Graphical Models* **71**: 1–21.
- Prat JY. 2003.** *L'abc du Verger*. Paris: Éditions Rustica.

- Pratt C. 1988.** Apple flower and fruit: morphology and anatomy. *Horticultural Reviews* **10**: 273–308.
- Pratt C. 1990.** Apple trees: morphology and anatomy. *Horticultural Reviews* **12**: 265–305.
- Prusinkiewicz P, Lindenmayer A. 1990.** *The algorithmic beauty of plants*. New York: Springer Verlag.
- Prusinkiewicz P, James M, Mech R. 1994.** Synthetic topiary. *Proceedings of SIGGRAPH* 1994 351–358.
- Prusinkiewicz P. 1998.** Modeling of spatial structure and development of plants: a review. *Scientia Horticulturae* **74**: 113–149.
- Prusinkiewicz P, Karwowski R, Muech R, Hanan J. 2000.** L-studio/cpfg: A software system for modeling plants. In Nagl M, Schürr A, and Münch M. eds. *Applications of graph transformation with industrial relevance*. Berlin: Springer-Verlag, 457–464.
- Prusinkiewicz P. 2004.** Modeling plant growth and development. *Current Opinion in Plant Biology* **7**: 79–83.
- Prusinkiewicz P, Karwowski R, Lane B. 2007.** The L+C plant modelling language. In Functional-Structural Plant Modelling. In Vos J. et al. eds. *Crop Production*. Springer Science, 27–42.
- Puntieri J, Barthélémy D, Martinez P, Raffaele E, Brion C. 1998.** Annual-shoot growth and branching patterns in *Nothofagus dombeyi* (Fagaceae). *Canadian Journal of Botany* **76**: 673–685.
- Quellier F. 2000.** Les traités agronomiques « français » de la seconde moitié du XVII^e siècle. Reflets de l'arboriculture fruitière de la région parisienne ? In Autour d'Olivier de Serres – Pratiques agricoles et pensée agronomique du Néolithique aux enjeux actuels. In Belmont A. ed. *Actes du colloque du Pradel, 25-29 septembre 2000*, 225–239.
- Quellier F. 2003.** *Des fruits et des hommes. L'arboriculture fruitière en Île-de-France (vers 1600 – vers 1800)*. Rennes : Presses universitaires de Rennes.
- Quellier F. 2005-2006.** L'automne horticole du Moyen âge, permanences médiévales dans les traités de jardinage de la première modernité (1486-1652). In Ruas MP. Ed. *Cultures des fruits et lieux de culture de l'Antiquité, du Moyen âge et de l'époque moderne. Des savoirs et des pratiques, des mots et des images*. Toulouse : Archéologie du Midi médiéval, 109–117.
- Ragan, W.H., 1905.** Nomenclature of the apple: a catalogue index of the known varieties referred to in American publications from 1804 to 1904. *USDA Bur Plant Ind Bul* 56.
- Raven HP, Evert RF, Eichhorn SE. 2003.** *Biologie Végétale*. Paris : De Boeck Eds.
- Reich PB, Teskey RO, Johnson PS, Hinckley TM. 1980.** Periodic root and shoot growth in oak. *Forest Science* **26**: 590–598.
- Renton M, Hanan J, Burrage K. 2005.** Using the canonical modelling approach to simplify the simulation of function in functional-structural plant models. *New Phytologist* **166**: 845–857.
- Renton M, Costes E, Guédon Y, Godin C. 2006.** Integrating Markov chain models and L-systems to simulate the architectural development of apple trees. *Acta Horticulturae* **707**:36–70.
- Rey H, Godin C, Guédon Y. 1997.** Vers une représentation formelle des plantes. In Bouchon J, De Reffye P, Barthélémy D. eds. *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*. Paris: INRA éditions, 139-171.
- Richards D, Rowe RN. 1977.** Effects of root restriction, root pruning and 6-benzylaminopurine on the growth of peach seedlings. *Annals of Botany* **42**:729–740.
- Rivals P. 1965.** Essai sur la croissance des arbres et sur leurs systèmes de floraison (application aux espèces fruitières) I. *Journal d'Agriculture Tropicale Botanique Appliquée* **12**: 655–686.

- Rivals P. 1966.** Essai sur la croissance des arbres et sur leurs systèmes de floraison (application aux espèces fruitières) II. *Journal d'Agriculture Tropicale Botanique Appliquée* **13**: 91–122.
- Rivals P. 1967.** Essai sur la croissance des arbres et sur leurs systèmes de floraison (application aux espèces fruitières) III. *Journal d'Agriculture Tropicale Botanique Appliquée* **14**: 67–102.
- Robinson JP, Harris SA, Juniper BE. 2001.** Taxonomy of the genus *Malus* Mill. (Rosaceae) with emphasis on the cultivated apple, *Malus x domestica* Borkh. *Plant. Syst. Evol.* **226**: 35–58.
- Rogalski J, Samurçay R. 1994.** Modélisation d'un savoir de référence et transposition didactique dans la formation de professionnels de haut niveau. In: Arsac G, Chevalard Y, Martinand JL, Tiberghien A Eds. *La transposition didactique à l'épreuve*. Grenoble: La pensée sauvage, 35–71.
- Rogalski J. 2005.** Dialectique entre processus de conceptualisation, processus de transposition didactique de situations professionnelles et analyse de l'activité. In Pastré P. ed. *Apprendre des situations*. Toulouse : Octarès Éditions, 313–334.
- Room PM, Maillette L, Hanan JS. 1994.** Module and metamer dynamics and virtual plants. *Advances in Ecological Research* **25**: 105–157.
- Room PM, Hanan J, Prusinkiewicz P. 1996.** Virtual plants: new perspectives for ecologists, pathologists and agricultural scientists. *Trends in Plant Science* **1**: 33–38.
- Sabatier S, Barthélémy D. 1999.** Growth Dynamics and morphology of annual shoots, according to their architectural position, in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (PINACEAE). *Annals of Botany* **84**: 387–392.
- Sabatier S, Barthélémy D, Ducouso I, Germain E. 1999.** Allongement et morphologie de pousses annuelles issues de greffe chez le noyer commun, *Juglans regia* L. cv. Lara (Juglandaceae). *Canadian Journal of Botany* **77**: 1595–1603.
- Samurçay R.** Concevoir des situations simulées pour la formation professionnelle : une approche didactique. In Pastré P. ed. *Apprendre des situations*. Toulouse : Octarès Éditions, 221–240.
- Saudreau M, Marquier A, Adam B, Monney P, Sinoquet H. 2009.** Experimental study of fruit temperature dynamics within apple tree crowns. *Agricultural and Forest Meteorology* **149**: 362–372.
- Segura V, Cilas C, Laurens F, Costes E. 2006.** Phenotyping progenies for complex architectural traits: a strategy for 1-year-old apple trees (*Malus x domestica* Borkh.). *Tree Genetics and Genomes* **2**: 140–151.
- Segura V, Denancé C, Durel CE, Costes E. 2007.** Wide range QTL analysis for complex architectural traits in a 1-year-old apple progeny. *Genome* **50**: 159–171.
- Ségura V, Ouangraoua A, Ferraro P, Costes E. 2008.** Comparison of tree architecture using tree edit distances: application to 2-year-old apple hybrids. *Euphytica* **161**: 155–164.
- Seleznova A, Thorp G, White M, Tustin S, Costes E. 2003.** Application of architectural analysis and AMAPmod methodology to study dwarfing phenomenon: the branch structure of 'Royal Gala' apple grafted on dwarfing and non-dwarfing rootstock/interstock combinations. *Annals of Botany* **91**: 665–672.
- Seleznova AN, Tustin DS, Thorp TG. 2008.** Apple Dwarfing Rootstocks and Interstocks Affect the Type of Growth Units Produced during the Annual Growth Cycle: Precocious Transition to Flowering Affects the Composition and Vigour of Annual Shoots. *Annals of Botany* **5**: 679–687.
- Sievänen R, Nikinmaa E, Nygren P, Ozier-Lafontaine H, Perttunen J, Hakula H. 2000.** Components of functional-structural tree models. *Annals of Forest Science* **57**: 399–412.

- Simon S, Lauri PÉ, Brun L, Defrance H, Sauphanor B. 2006.** Does manipulation of fruit-tree architecture affect the development of pests and pathogens? A case study in an organic apple orchard. *Journal of horticultural science et biotechnology* **81**: 765–773.
- Sinoquet H, Rivet P, Godin C. 1997.** Assessment of the three-dimensional architecture of walnut trees using digitising. *Silva Fennica* **31**: 265–73.
- Smith C, Godin C, Guédon Y, Prusinkiewicz P, Costes E. 2007.** Simulation of apple tree development using mixed statistical and biomechanical models. In *Proceedings of The 5th International Workshop on Functional Structural Plant Models*. Napier, New Zealand.
- Shimizu-Sato S, Mori H. 2001.** Control of Outgrowth and dormancy in Axillary buds. *Plant Physiology* **127**: 1405–1413
- Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, and Kira T. 1964.** A quantitative analysis of plant form. the pipe model theory. I. basic analyses. *Japanese Journal of Ecology* **14**: 97–105.
- Sinclair TR, Murphy CE, Knoerr KR. 1976.** Development and evaluation of simplified models for simulating canopy photosynthesis and transpiration. *Journal of Applied Ecology* **13**: 813–829.
- Solar A, Stampar F. 2003.** Genotypic differences in branching pattern and fruiting habit in common walnut (*Juglans regia* L.). *Annals of Botany* **92**: 317–325.
- Stephan J, Lauri PÉ, Dones N, Haddad N, Talhouc S, Sinoquet H. 2007.** Architecture of the Pruned Tree: Impact of Contrasted Pruning Procedures Over 2 Years on Shoot Demography and Spatial Distribution of Leaf Area in Apple (*Malus domestica*). *Annals of Botany* **99**: 1055–1065
- Sprugel DG. 2002.** When branch autonomy fails: Milton's Law of resource availability and allocation. *Tree Physiologist* **22**: 1119–1124.
- Stephan J, Lauri PÉ, Dones N, Haddad N, Talhouk S, Sinoquet H. 2007.** Architecture of the pruned tree - Impact of contrasted pruning procedures over two years on shoot demography and spatial distribution of leaf area in apple (*Malus domestica* Borkh.). *Annals of Botany* **99**: 1055–1065.
- Stephan J, Sinoquet H, Donès N, Haddad N, Talhouk S, Lauri PÉ. 2008.** Light interception and partitioning between shoots in apple cultivars influenced by training. *Tree Physiology* **28**: 331–342.
- Streck FJ, Bongers F. 2001.** Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. *Journal of Ecology* **89**: 1–13
- Tardieu F. 2010.** Why work and discuss the basic principles of plant modelling 50 years after the first plant models? *Journal of Experimental Botany* **61**: 2039–2041.
- Taylor BH, Ferree DC. 1981.** The influence of summer pruning on photosynthesis, transpiration, leaf abscission, and dry weight accumulation of young apple trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **106**: 389–393.
- Tchounikine P. 2009.** *Précis de recherche en ingénierie des EIAH*. <http://membres-liglab.imag.fr/tchounikine/Precis.html>
- Thornley JHM. 1969.** A model to describe the partitioning of photosynthate during vegetative plant growth. *Annals of Botany* **33**: 419–430.
- Thornley JHM. 1972.** A balanced quantitative model for root:shoot ratios in vegetative plants. *Annals of Botany* **36**: 431–441.
- Thornley JHM. 1998.** Modelling shoot-root relations: the only way forward. *Annals of Botany* **81**: 165–171.
- Tobutt KR. 1985.** Breeding columnar apples at East Malling. *Acta Horticulturae* **159**: 63–68.
- Trillot M, Masseron A, Mathieu V, Bergougnoux F, Hutin C, Lespinnasse Y. 2002.** *Le Pommier*. France: CTIFL.
- Tromp J. 1992.** Lateral shoot formation in apple in the first year after budding as affected by air humidity and soil temperature. *Acta Horticulturae* **322**: 141–151.

- Tromp J. 1993.** Lateral shoot formation and flower-bud formation in apple in the first year after budding as affected by air temperature and exposure to red light. *Journal of Horticultural Science* **68**: 255–260.
- Tromp J. 1996.** Sylleptic Shoot Formation in Young Apple Trees Exposed to Various Soil Temperature and Air Humidity Regimes in Three Successive Periods of the Growing Season. *Annals of Botany* **77**: 63–70.
- Tromp J, Boertjes BC 1996.** The effect of air temperature in successive periods of the growing season on sylleptic shoot formation in young apple trees. *Plant Growth Regulation* **19**: 177–182.
- Thaler P, Pagès L. 1996.** Periodicity in the development of the root system of young rubber trees (*Hevea brasiliensis* Müell. Arg.): relationship with shoot development. *Plant Cell and Environment* **19**: 56–64.
- Tustin DS. 1994.** Orchard management challenges with Gala, Braeburn and Fuji. *Compact Fruit Tree* **27**: 105–106.
- Tworkoski T, Miller S. 2007.** Rootstock effect on growth of apple scions with different growth habits. *Scientia Horticulturae* **111**: 335–343.
- Ulam S. 1962.** On some mathematical properties connected with patterns of growth of figures. *Proceedings of Symposia on Applied Mathematics* **14**: 215–224.
- Vavilov NI. 1930.** Wild progenitors of the fruit trees of Turkestan and the Caucasus and the problem of the origin of fruit trees. In *Proceedings of the 9th International Horticultural Congress*. London, 271–286.
- Varenne F. 2003.** La simulation informatique face à la "méthode des modèles". Le cas de la croissance des plantes. *Natures Sciences Sociétés* **11**: 16–28.
- Varenne F. 2007.** *Du modèle à la simulation informatique*. Paris: Vrin Éditions.
- Vos J, Marcelis LFM, Evers JB. 2007.** Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production. In Vos J, Marcelis LFM, de Visser PHB, Struik PC Evers JB eds. *Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production*. The Netherlands: Springer, 1–12.
- Wardlaw IF. 1990.** The control of carbon partitioning in plants. *New Phytologist* **116**: 341–381.
- Wareing PF. 1959.** Problems of juvenility and flowering in trees. *J. Linn. Soc. London, Bot.* **56**: 282–289.
- Wareing PF, Hanney CEA, Digby J. 1964.** The role of endogenous hormones in cambial activity and xylem differentiation. In Zimmermann MH. Ed., *The Formation of Wood in Forest Trees*, Acad. Press, London, pp. 323–344.
- Way RD, Aldwinckle HS, Lamb RC, Rejman A, Sansavini S, Shen T, Watkins R, Weswood MN, Yoshida Y. 1990.** Apples. *Acta Horticulturae* **290**: 1–62.
- Webster AD. 1995.** Rootstock and interstock effects on deciduous fruit tree vigour, precocity, and yield productivity. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* **23**: 373–382.
- Webster AD, Wertheim SJ. 2003.** Apple rootstocks. In Ferree DC, Warrington IJ eds. *Apple: botany, production and uses*. Wallingford, UK: CABI Publishing, 91–124.
- Wenden B, Dun EA, Hanan J, Andrieu B, Weller JL, Beveridge CA, Rameau C. 2009.** Computational analysis of flowering in pea. *New Phytologist* **184**: 153–167.
- Wernecke P, Müller J, Dornbusch T, Wernecke A, Diepenbrock W. 2007.** The virtual crop-modelling system 'VICA' specified for barley. In Vos J, Marcelis LFM, de Visser PHB, Struik PC Evers JB eds. *Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production*. The Netherlands: Springer, 53–64.
- Wertheim SJ. 2005.** Pruning. In: J Tromp, AD Webster et SJ Wertheim, eds. *Fundamentals of temperate zone tree fruit production*. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers, 176–189.
- Westwood MN. 1993.** *Temperate-zone Pomology - Physiology and culture*. Portland: Timber Press.

- White J. 1979.** The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecological Systems* **10**: 109–145.
- Wilhelm, W. W., McMaster, G. S., 1995.** Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. *Crop Science* **35**: 1–3.
- Wilkie JD, Sedgley M, Olesen T. 2008.** Regulation of floral initiation in horticultural trees. *Journal of Experimental Botany* **59**: 3215–3228.
- Willaume M, Lauri PÉ, Sinoquet H. 2004.** Light interception in apple trees influenced by canopy architecture manipulation. *Trees* **18**: 713–705.
- Willaume M, Pagès L. 2006.** How periodic growth pattern and source/sink relations affect root growth in oak tree seedlings. *Journal of experimental botany* **57**: 815–826.
- Wilson BF. 2000.** Apical control of branch growth and angle in woody plants. *American Journal of Botany* **87**: 601–607.
- Xia N, Li BG, Deng XM, Guo Y. 2004.** Modeling the branching patterns of peach tree branches (*Prunus persica*) after being pruned. *Acta Botanica Sinica* **46**: 793–802.
- Xia N, Li AS, Zhu GZ, Niu XG, Hou CS, Gan YY. 2009a.** Study of branching responses of one year old branches of apple trees to heading using hidden semi-Markov chains. In *Proceedings of the 2009 Plant Growth Modeling and Applications*, Beijing. DOI 10.1109/PMA.2009.10
- Xia N, Li AS, Huang DF. 2009b.** Virtual apple tree pruning in horticultural education. In: Chang M et al. eds. *Edutainment 2009. LNCS 5670*. Berlin: Springer, 26–37.
- Yan HP, Kang MZ, De Reffye P, Dingkuhn M. 2004.** A Dynamic, Architectural Plant Model Simulating Resource-dependent Growth. *Annals of Botany* **93**: 591–602.
- Zhang K. 1996.** A constrained edit distance between unordered labeled trees. *Algorithmica* **15**: 205–222.

9 Annexes

9.1 Annexe A : Plan de parcelle

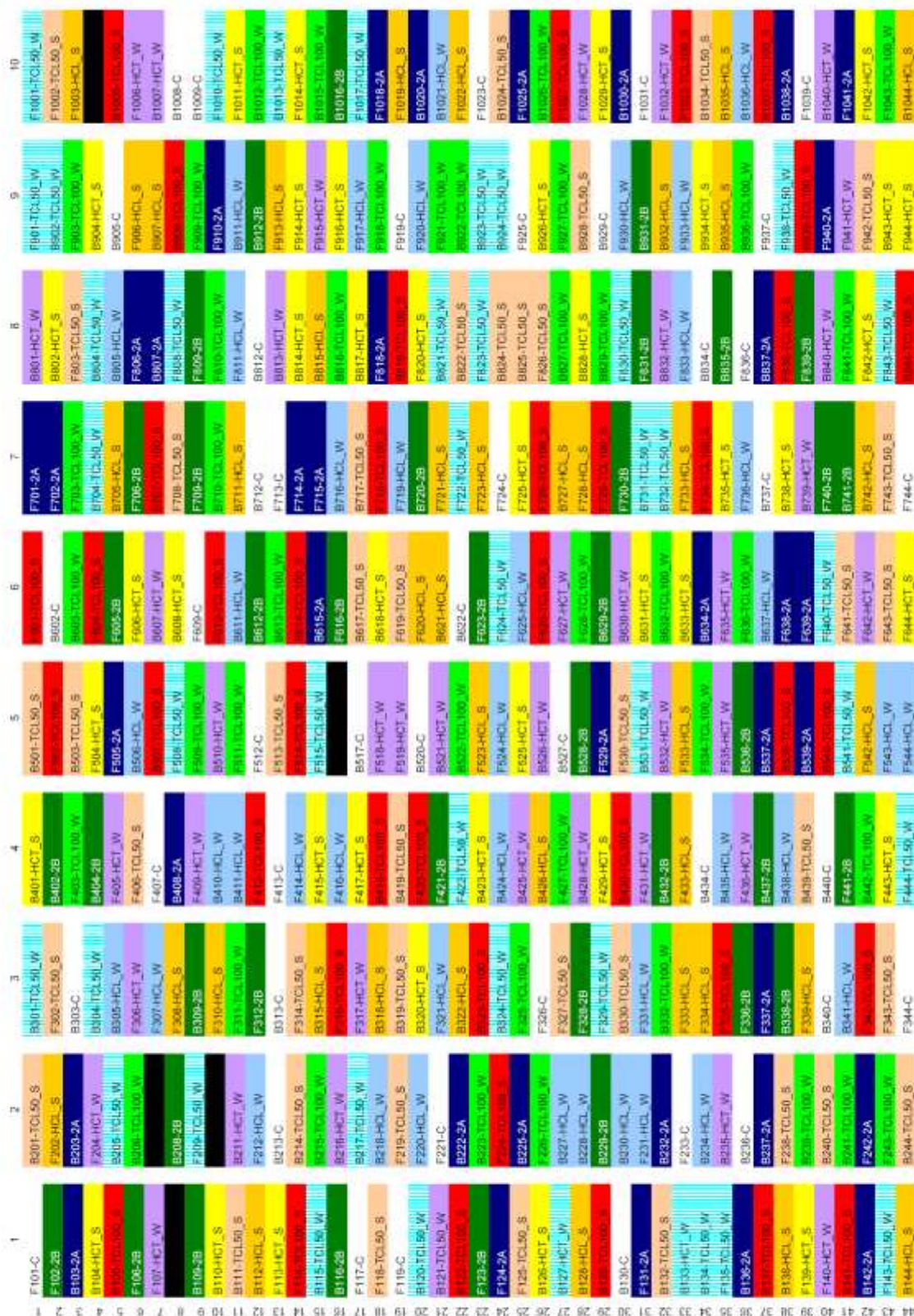


Fig. 9.1.1: Vue aérienne du domaine expérimental de Melgueil (INRA). Source : IGN, www.geoportail.fr

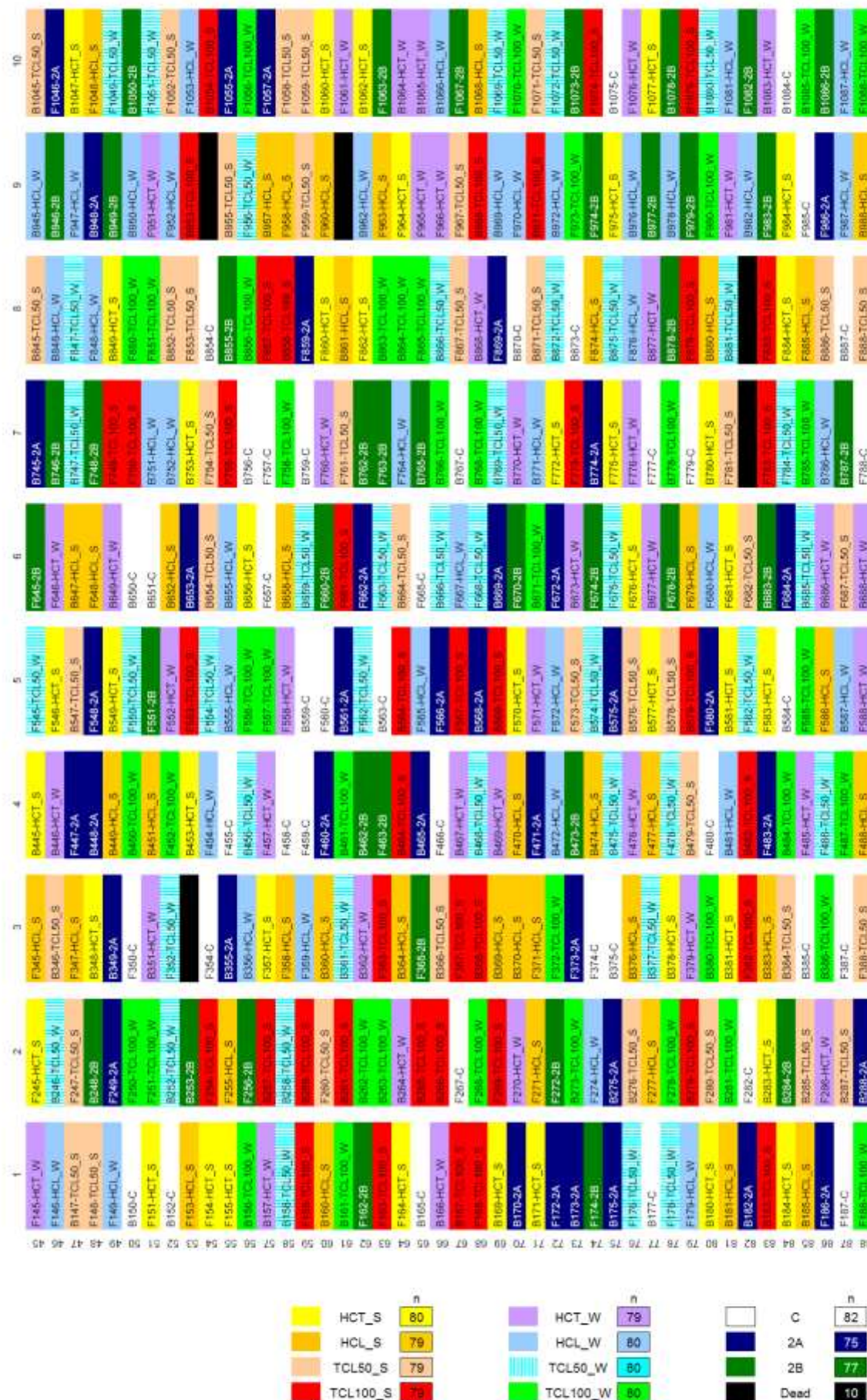
La parcelle expérimentale, représenté par le rectangle sur la Fig. 9.1.1 se situe dans le verger de l'unité expérimentale INRA de Melgueil, situé à Mauguio (au sud-est de Montpellier, 43°36'N 3°58'E).



Fig. 9.1.2: Photographie de la parcelle expérimentale en août 2008.



Approche architecturale de la réponse du pommier à la taille.



9.2 Annexe B : Exemple de fichier MTG

9.2.1 Entête du fichier MTG

CLASSES:

SYMBOL	SCALE	DECOMPOSITION	INDEXATION	DEFINITION
\$	0	FREE	FREE	IMPLICIT
f	1	FREE	FREE	EXPLICIT
b	1	FREE	FREE	EXPLICIT
L	2	PURELINEAR	FREE	EXPLICIT
M	2	PURELINEAR	FREE	EXPLICIT
S	2	PURELINEAR	FREE	IMPLICIT
I	3	FREE	FREE	EXPLICIT
J	3	FREE	FREE	EXPLICIT
U	3	FREE	FREE	EXPLICIT
W	3	FREE	FREE	EXPLICIT
C	3	FREE	FREE	EXPLICIT
E	4	FREE	FREE	EXPLICIT
F	4	FREE	FREE	EXPLICIT

DESCRIPTION :

LEFT	RIGHT	RELTYPE	MAX
L	L,M,S	+	?
L	L,M,S	<	1
M	L,M,S	+	?
M	M,S	<	1
S	L,M,S	+	?
S	S	<	1
U	U,W,I,J,C	+	?
U	U,W,I,J,C	<	1
W	U,W,I,J,C	+	?
W	U,W,I,J,C	<	1
I	U,W,I,J,C	+	?
I	U,W,I,J,C	<	1
J	U,W,I,J,C	+	?
J	U,W,I,J,C	<	1
C	U,W,I,J,C	+	?
C	U,W,I,J,C	<	1
E	E	+	?
E	E	<	1
F	F	+	?
F	F	<	1

FEATURES:

NAME	TYPE
Orient	ALPHA
Date	DD/MM/YY
Remark	ALPHA
Mod	ALPHA
Cultivar	ALPHA
Index_tree	REAL
BottomDia	REAL
TopDia	REAL
Long	REAL

9.2.2 Exemple de codage (arbre F101)

MTG:										
ENTITY-CODE		Orient	Date	Remark	Mod	Cult	ID_T	BottomDia	TopDia	Long
/F101			26/04/2007	T		f	101			
^/L1/U7			26/04/2007		T	f	101	3.46		
*			02/08/2007		T	f	101	14.22		
*			31/12/2007		T	f	101		3.35	165.5
*			18/11/2008		T	f	101	39.95		
^/E1<<E3			26/04/2007		T	f	101			
^<E4			26/04/2007		T	f	101			
+L1/U7		SE	26/04/2007		T	f	101			
*			31/12/2007		T	f	101	13.81	9.21	26.5
*			18/11/2008		T	f	101	19.47		
^/E1			10/05/2007		T	f	101			
^<E2<<E4			10/05/2007		T	f	101			
^<E5<<E7			15/05/2007		T	f	101			
^<E8<<E10			20/05/2007		T	f	101			
^<E11			23/05/2007		T	f	101			
^<E12<<E14			26/05/2007		T	f	101			
^<E15<<E17			02/06/2007		T	f	101			
^<E18<<E19			07/06/2007		T	f	101			
^<E20<<E22			14/06/2007		T	f	101			
+S1/C7			31/12/2007		T	f	101			1.0
^/E1<<E7			31/12/2007		T	f	101			
^<E23			20/06/2007		T	f	101			
+S1/C7			31/12/2007		T	f	101			4.0
^/E1<<E7			31/12/2007		T	f	101			
^<E24			20/06/2007		T	f	101			
+L1/W7			27/06/2007		T	f	101			
*			31/12/2007		T	f	101	5.84	5.13	6.5
^/E1			27/06/2007		T	f	101			
^<E2<<E5			27/06/2007		T	f	101			
^<E6<<E7			04/07/2007		T	f	101			
^<E8			24/10/2007		T	f	101			
+U7			24/10/2007		T	f	101			
*			31/12/2007		T	f	101	4.43	2.38	27.0
^/E1			24/10/2007		T	f	101			
^<E2<<E19			24/10/2007		T	f	101			
^<E20<<E24			31/12/2007		T	f	101			
^<E9			24/10/2007	D	T	f	101			
^<E25			20/06/2007		T	f	101			
+U7			27/06/2007		T	f	101			
*			31/12/2007		T	f	101	8.29	2.97	64.0
*			18/11/2008		T	f	101	11.8		
^/E1			27/06/2007		T	f	101			
^<E2<<E3			27/06/2007		T	f	101			
^<E4<<E5			04/07/2007		T	f	101			
^<E6<<E9			12/07/2007		T	f	101			
^<E10<<E13			19/07/2007		T	f	101			
^<E14<<E17			26/07/2007		T	f	101			
^<E18<<E22			02/08/2007		T	f	101			
^<E23<<E24			09/08/2007		T	f	101			
^<E25<<E27			17/08/2007		T	f	101			
^<E28			06/09/2007		T	f	101			
^<E29<<E33			13/09/2007		T	f	101			
^<E34<<E35			21/09/2007		T	f	101			
^<E36			27/09/2007		T	f	101			
^<E37			04/10/2007		T	f	101			
^<E38<<E40			15/10/2007		T	f	101			
^<E42			31/12/2007		T	f	101			
^<U8			18/11/2008		T	f	101			69.0
^/E1			18/11/2008		T	f	101			
^<E26			27/06/2007	D	T	f	101			
^<E5			30/04/2007		T	f	101			

9.3 Annexe C : Sorties graphiques du modèle réactif

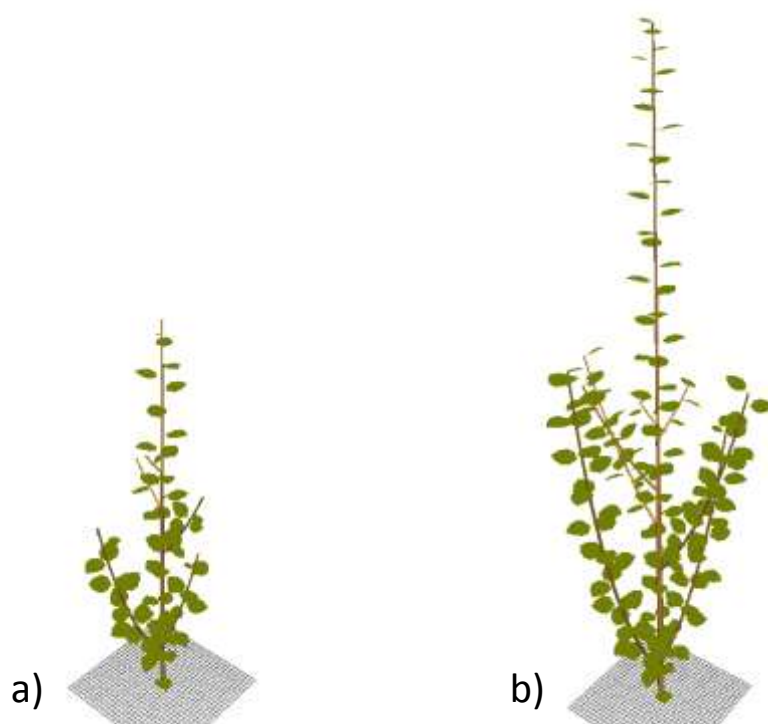


Fig. 9.3.1 : Représentation graphique d'un pommier 'Fuji' en août de la première année de croissance (a) et fin octobre de la même année (b)

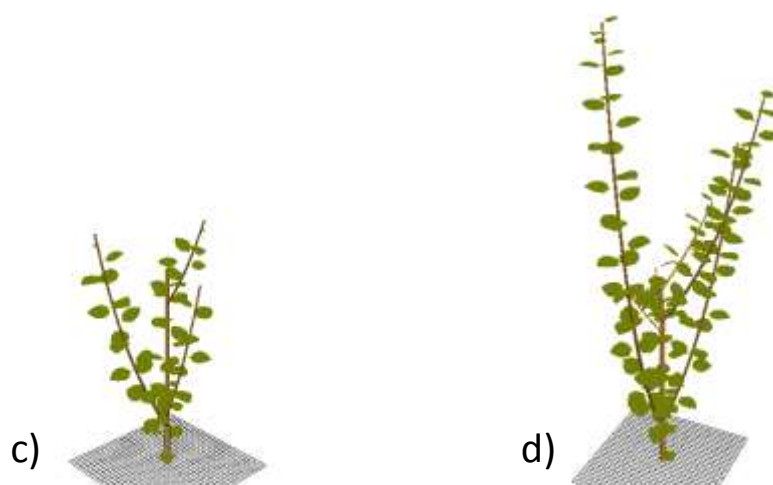


Fig. 9.3.2 : Représentation graphique d'un pommier 'Fuji' en août de la première année de croissance (a) et fin octobre de la même année (b) suite à la coupe du tronc, effectuée en été.

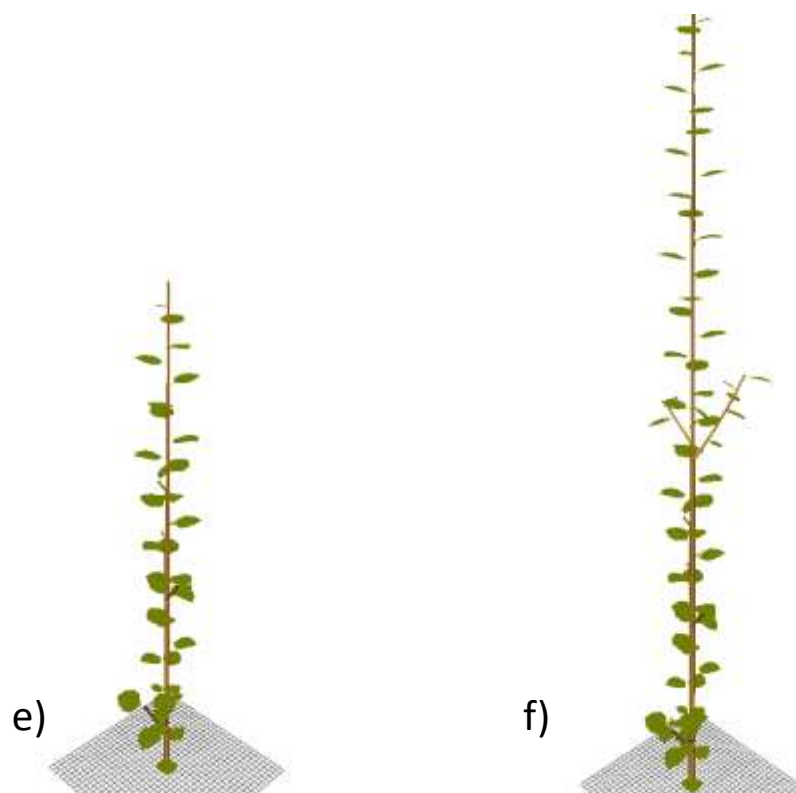


Fig. 9.3.3 : Représentation graphique d'un pommier 'Fuji' en août de la première année de croissance (a) et fin octobre de la même année (b) suite à la coupe des axes sylleptiques, effectuée en été.

Approche architecturale de la réponse du pommier à la taille : de l'expérimentation à l'élaboration d'un modèle réactif

La taille est essentielle à la conduite d'un verger pour obtenir une fructification abondante, régulière et de qualité. Cependant, face à la pénurie de main-d'œuvre qualifiée pour la réaliser, un besoin de formation existe. Dans ce contexte, l'objectif de cette thèse était de : i) quantifier les effets de la suppression totale ou partielle d'axes sur la redistribution de la croissance au sein de l'arbre au niveau temporel et spatial ; ii) développer un premier modèle réactif destiné à être intégré à un simulateur de taille du pommier utilisé à des fins d'apprentissage.

L'expérimentation a été conduite sur trois années consécutives, chez deux cultivars de pommiers, 'Fuji' et 'Braeburn'. Deux types de taille (coupe et suppression) ont été appliqués sur deux types d'axe (troncs, sylleptiques), à deux périodes (été, hiver). Des réactions locales quasi déterministes ont été observées sous les lieux de taille avec l'apparition de nouveaux rameaux. Leur intensité diffère cependant selon le cultivar et la période de taille. Leurs caractéristiques de croissance et de ramification, supérieures ou égales à celles des axes témoins, confirment leur statut réitéré. Des effets ont aussi été induits par certaines modalités sur des axes non taillés, démontrant ainsi des réactions distantes. Le diamètre basal des arbres taillés a été diminué, proportionnellement à la sévérité de la taille.

Un modèle « source-puits » a été développé, dans lequel la notion de contexte des méristèmes a été proposée pour allouer les ressources de façon hiérarchique. Une hiérarchie entre processus a également été considérée. Les premières simulations montrent que ce modèle rend compte des réactions locales et de certaines réactions distantes, ainsi que des différences variétales. Ce travail apporte un cadre conceptuel à l'interprétation des réactions à la taille chez les arbres fruitiers et ouvre des perspectives en modélisation qui sont discutées.

Mots clés : modélisation « structure-fonction », *Malus domestica*, allocation de ressources, croissance, ramification.

Architectural approach of pruning responses in apple tree: from experiment to the conception of a reactive model

Pruning is essential to orchard management for an abundant, regular and qualitative fruiting. However, given the lack of skilled labor to achieve it, a training need exists. In this context, the objective of this thesis was to: i) quantify the effects of the removal of whole- or part of shoots on the within tree redistribution of growth at both spatial and temporal levels; ii) develop a first reactive model to be integrated in an educational simulator of apple tree pruning.

The experiment was conducted over three consecutive years in two apple cultivars, 'Fuji' and 'Braeburn'. Two types of pruning (heading and thinning cuts) were applied on two axis types (main stems, sylleptics) at different periods (summer, winter). Quasi-deterministic local responses were observed in the vicinity of cuts, with the emergence of new shoots. However, their intensity differs depending on the cultivar and the pruning period. Their characteristics of growth and branching, greater or equal than that of axes in control trees, confirm their reiterated status. Effects were also induced by some treatments on unpruned axes, demonstrating distant responses. Basal diameter of pruned trees was decreased in proportion to the severity of pruning.

A "source-sink" model was developed, in which the notion of context of meristem was proposed to allocate resources in a hierarchical way. A hierarchy between process was also considered. First simulations show that this model captures the local responses and some of the distant responses and cultivar differences. This work provides a conceptual framework for interpreting the responses to pruning in fruit trees, and opens modeling prospects, which are discussed.

Key words: functional-structural plant modelling, *Malus domestica*, resources allocation, growth, branching.