



HAL
open science

Variabilité architecturale et fonctionnelle du système aérien chez le pommier (*Malus domestica* Borkh.): comparaison de quatre cultivars par une approche de modélisation structure-fonction

Catherine Massonnet

► To cite this version:

Catherine Massonnet. Variabilité architecturale et fonctionnelle du système aérien chez le pommier (*Malus domestica* Borkh.): comparaison de quatre cultivars par une approche de modélisation structure-fonction. Biologie végétale. Ecole nationale supérieure agronomique de Montpellier - AGRO M, 2004. Français. NNT : . tel-00010748

HAL Id: tel-00010748

<https://theses.hal.science/tel-00010748>

Submitted on 27 Oct 2005

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ECOLE NATIONALE SUPERIEURE AGRONOMIQUE DE MONTPELLIER

N° attribué par la bibliothèque

□□□□□□□□□□

THESE

Présentée pour obtenir le grade de :

DOCTEUR DE L' ECOLE NATIONALE SUPERIEURE AGRONOMIQUE DE MONTPELLIER

Ecole doctorale : Biologie des Systèmes Intégrés - Agronomie - Environnement

Formation doctorale : Développement et Adaptation des Plantes

UMR : Biologie du développement des Espèces Pérennes Cultivées

Equipe : Architecture et Fonctionnement des Espèces Fruitières

**VARIABILITE ARCHITECTURALE ET FONCTIONNELLE DU
SYSTEME AERIEN CHEZ LE POMMIER (*MALUS DOMESTICA*
BORKH.) : COMPARAISON DE QUATRE CULTIVARS PAR UNE
APPROCHE DE MODELISATION STRUCTURE-FONCTION**

Par

Catherine MASSONNET

Soutenue le 14 décembre 2004 devant le jury composé de :

Christian Jay-Allemand	Professeur, Université Montpellier II	Président du jury
Erwin Dreyer	Directeur de Recherche, INRA Nancy	Rapporteur
Jean-Claude Mauget	Professeur, INH Angers	Rapporteur
Franck Brignolas	Chargé de Recherche, INRA Orléans	Examineur
Serge Rambal	Ingénieur de Recherche, CNRS Montpellier	Examineur
Jean-Luc Regnard	Professeur, Agro Montpellier	Directeur de thèse

Résumé

Au delà de la diversité architecturale bien décrite entre variétés chez le pommier, une variabilité fonctionnelle est suspectée, encore très mal connue, qui pourrait se répercuter sur leur productivité et sur leurs capacités d'adaptation. Par ailleurs, il est postulé que la variabilité fonctionnelle des cultivars à une échelle intégrée dépend à la fois de l'organisation architecturale de leur système aérien et d'une variabilité du fonctionnement de leur feuillage.

La comparaison qui a été réalisée entre génotypes a porté sur 4 cultivars de pommier : Fuji et Braeburn d'une part, Ariane et X3305 d'autre part, dont les arbres étaient respectivement âgés de sept ans et de deux ans au début de l'étude. Les arbres ont été cultivés dans un verger expérimental irrigué et soumis à des pratiques culturales standard.

L'étude de la variabilité architecturale entre arbres a mis en évidence des différences de dynamique de mise en place de la surface foliaire entre individus jeunes et plus âgés. Des différences de composition raméale entre arbres de même âge ont également été révélées, ayant pour conséquence des différences d'efficacité d'interception lumineuse entre cultivars qui ont été quantifiées par le paramètre STAR (Silhouette to Total leaf Area Ratio). Une méthode de description de la structure des arbres en 3D, reposant sur une approche mixte de digitalisation et de reconstruction du feuillage, a été validée.

L'étude fonctionnelle à l'échelle foliaire a mis en évidence une diversité de la régulation stomatique des 4 génotypes en réponse aux facteurs abiotiques (modèle de Jarvis), alors que les paramètres photosynthétiques (modèle biochimique de Farquhar) s'avéraient peu variables.

Les caractéristiques architecturales et fonctionnelles de chaque cultivars ont été prises en compte dans la paramétrisation et l'utilisation du modèle structure-fonction RATP, afin d'évaluer l'impact de leur couplage sur les capacités d'interception lumineuse, de transpiration et d'assimilation de carbone à l'échelle intégrée de la branche fruitière. Une analyse de sensibilité du modèle pour le cultivar Braeburn a permis de mettre en évidence le rôle prépondérant de l'architecture des arbres dans la variabilité de fonctionnement à cette échelle.

Les perspectives ouvertes par cette approche écophysiological chez le pommier au moyen d'un modèle structure fonction sont discutées.

Mots clés : pommier ; interception lumineuse ; assimilation carbonée ; transpiration ; régulation stomatique ; variabilité génétique ; modèle structure-fonction.

Summary

Beyond the well-described architectural diversity between apple tree cultivars, a functional variability is suspected, still scarcely investigated, which could affect their productivity and adaptation potential. In other respects, it has been assumed that functional variability of different apple cultivars considered at an integrated scale could depend on the architectural organization of the aerial system and on the variability of foliage functions.

The comparison which was here carried out between genotypes included 4 apple cultivars: Fuji and Braeburn, on the one hand, and Ariane and X3305, on the other hand. The trees were respectively 7-years-old and 2-years-old at the beginning of this study. Trees were cultivated in an experimental orchard which was irrigated and submitted to standard professional practice.

Between-trees study of the architectural variability revealed different dynamics of foliage setting between younger and older trees. Some differences in shoot composition were also revealed between trees of the same age, resulting in different light interception efficiency which was quantified by the STAR parameter (Silhouette to Total leaf Area Ratio). A method for tree 3D-structure description was validated, which used a mixed approach of foliage digitalization and reconstruction.

Functional comparison at the leaf scale showed that parameters of stomatal regulation (Jarvis model) differed between the 4 genotypes, while photosynthetic parameters (biochemical model of Farquhar) showed little variation.

Architectural and functional characteristics of each cultivar were taken into account to parameterize and apply the RATP functional-structural model, and their coupling made it possible to simulate light interception capacity, transpiration and carbon gain at the branch scale. A sensitivity analysis of the model was applied to the Braeburn cultivar; it showed that architectural traits predominate when functional variability is considered at the branch scale.

The research prospects opened by this ecophysiological approach applied to the apple tree by means of a functional-structural model are discussed.

Keywords : apple tree; light interception; carbon assimilation ; transpiration ; stomatal regulation; genetic variability ; functional-structural model.

Remerciements ...

C'est après un peu plus de trois ans d'un difficile, comme chacun sait, mais également très enrichissant parcours qui est celui d'une thèse, que j'ai le plaisir de rédiger avec émotion ces quelques lignes afin de remercier toutes les personnes qui m'ont entourée et m'ont aidée pour finalement aboutir à ce manuscrit. D'avance pardon si j'en oublie...

En premier lieu, j'aimerais remercier Françoise DOSBA de m'avoir accueillie dans son laboratoire et m'avoir permis de travailler sereinement pendant ces trois années en mettant à ma disposition tous les moyens nécessaires au bon déroulement de cette thèse.

Je voudrais également remercier Jean-Luc REGNARD d'avoir accepté de m'encadrer même si parfois son emploi du temps le rendait quelque peu indisponible. Je le remercie pour son investissement au niveau expérimental quand l'emploi du temps devenait vraiment trop lourd et que mes petits bras ne me permettaient pas de mener toutes les expérimentations de front. Je le remercie aussi pour ses conseils, sa gentillesse et son appui notamment pour le 'démarchage' de nombreux appuis extérieurs nécessaires dans cette thèse.

J'aimerais remercier chaleureusement Evelynne COSTES de s'être impliquée dans mon travail, je la remercie pour sa gentillesse et sa disponibilité, son écoute, ses conseils avisés en période de doute et sa vision toujours très claire de mon travail.

Je remercie également les MEMBRES DU JURY qui ont accepté de libérer un créneau de leur emploi du temps souvent très chargé pour venir à Montpellier débattre de ce travail : tout d'abord merci à mes deux rapporteurs Erwin DREYER et Jean-Claude MAUGET mais également à Christian JAY-ALLEMANN, président de jury et Frank BRIGNOLAS, examinateur. Tous mes remerciements aussi à Serge RAMBAL pour sa disponibilité tout au long de ma thèse et pour avoir accepté de faire parti d'abord de mon comité de thèse puis de mon jury.

Merci aussi aux autres membres du COMITE DE THESE qui m'ont aiguillée au cours de ces trois années. Tout d'abord des remerciements particuliers à Hervé SINOQUET à qui je dois beaucoup dans cette thèse. Je le remercie pour sa disponibilité, sa gentillesse et pour son aide concernant toutes les modifications du modèle RATP nécessaires pour son adaptation au pommier (quelle sâle bête !).

Je remercie aussi Michel GENARD pour ses conseils lors des 2 comités de thèse.

Je remercie Michel DUCREY et Charles VALANCOGNE pour avoir gentiment accepté de nous dépanner avec leur Licor 6400.

Je remercie Frédéric BARET pour son aide concernant toutes les mesures et l'analyse des propriétés optiques foliaires.

Je remercie l'équipe du LEPSE pour l'aide au niveau des mesures micro-météorologiques et des analyses foliaires

Je remercie Pierre MONTPEID pour son aide dans l'analyse du modèle de Farquhar

*Je remercie aussi toute l'équipe AFEF et plus particulièrement,
Chantal et Lucie, pour leur dynamisme et leur bonne humeur communicative, ne changez pas les
filles!*

*Philippe, mon MCI préféré, pour sa gentillesse, ses animations lors des pauses thé, et son aide pour
la rédaction en anglais.*

Roselyne et Véronique, pour leur précieuse aide dans toutes les lourdes démarches administratives.

*Jean-Jacques, pour sa disponibilité lors des dépannages en urgence de toutes les frayeurs
informatiques que j'ai connues.*

Pierre-Eric, pour son aide dans la reconstruction des maquettes.

*Véronique Ripetti,, pour son aide sur toute l'étude histologique ainsi que toute l'équipe du CIRAD
pour leur accueil.*

*Je remercie enfin toute l'équipe technique particulièrement Jean-Claude que j'ai fait souffrir avec de
longues séances de digitalisation mais également Stéphane et Gilbert pour leur aide, leur gentillesse et leur
disponibilité.*

Je remercie tous MES AMIS, et plus particulièrement,

Séverine, toujours à l'écoute, merci pour ton amitié.

Isa pour tous les petits bavardages, fous-rires, sorties, voyages et pour tes corrections.

*Katia, pour tous les piques-niques qui ont agrémenté ces quelques années et qui m'ont servi de
défouloir quand ça n'allait pas toujours.*

*Je remercie aussi toute Ma FAMILLE, sans qui je ne serai certainement pas là où j'en suis
aujourd'hui. !*

*Tout d'abord mes parents qui m'ont toujours secondée et m'ont permis d'aller au bout de mes
ambitions.*

Mais aussi mes trois rayons de soleil : Sébastien, Malvina et Pierre-Austin et leurs parents.

*Et pour finir et non le moindre, un grand merci à MON HOMME qui a su m'épauler, me
conseiller, me comprendre dans toutes les périodes de doute, me motiver dans les moments de découragement
et supporter mes sautes d'humeur avec 'ZENisme'. MERCI pour tout et longue route à nous deux !!!!!*

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION GENERALE	1
I. SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE ET PROBLÉMATIQUE DE L'ÉTUDE	5
A. <i>Données écomonomiques sur le pommier</i>	5
B. <i>Biologie du pommier et mise en place de son système aérien</i>	5
1. Biologie du pommier	5
2. Mise en place du système aérien de l'arbre	7
a. Les bourgeons et leur méristème apical	7
b. Organogenèse et allongement d'une pousse végétative	8
c. Induction florale et développement des bourgeons floraux	10
3. Notion de branche fruitière en arboriculture fruitière	11
C. <i>Connaissances sur la variabilité de l'architecture entre les cultivars de pommier</i>	12
1. Notion d'architecture	12
2. Les composantes de l'architecture	12
3. Modèle architectural du pommier	14
a. Modèle général de l'espèce pommier	14
b. Variabilité architecturale du pommier en fonction du génotype	14
D. <i>Connaissances sur la plasticité fonctionnelle des arbres fruitiers en réponse à l'environnement : approche écophysiological</i>	15
1. Les déterminants de la production végétale	15
2. Fonctionnement hydrique et carboné	16
a. Le stomate : organe clé de la régulation du fonctionnement	16
b. La photosynthèse	17
c. La transpiration	19
3. Facteurs influençant le fonctionnement hydrique et l'assimilation carbonée des arbres	20
a. Effet de la lumière	20
b. Effet de la température	22
c. Effet de l'eau	24
d. Evolution diurne et saisonnière des échanges gazeux	26
e. Influence des fruits	26
D. <i>Modélisation des capacités fonctionnelles des arbres. L'apport d'un modèle structure-fonction pour la simulation du fonctionnement intégré d'un arbre.</i>	27
1. Modèle de transfert radiatif et d'interception du rayonnement	27
2. Modèles d'acquisition du carbone	29
3. Les modèles structure-fonction	31
E. <i>Problématique et objectifs de l'étude.</i>	33
II. ÉTUDE COMPARATIVE DE LA CROISSANCE ET DE L'ARCHITECTURE AÉRIENNE AU NIVEAU RAMEAL ET FOLIAIRE DE 4 CULTIVARS DE POMMIER	35
A. <i>Introduction</i>	35

B.	<i>Matériel et méthodes</i>	36
1.	Matériel végétal	36
2.	Analyse de la composition raméale des arbres et de leurs caractéristiques foliaires et raméales.	38
a.	Méthodes de description architecturale des arbres	38
b.	Détermination de la composition raméale des arbres	41
c.	Relations d'allométrie foliaire et raméale	41
3.	Méthodes d'étude de la croissance primaire des rameaux	43
4.	Reconstruction de la dynamique de mise en place de la surface foliaire des arbres.	45
5.	Analyse statistique des données	46
C.	<i>Résultats</i>	46
1.	Composition raméale des arbres.	46
2.	Analyse foliaire et raméale comparée des différent types de rameaux	47
a.	Relations d'allométrie à l'échelle foliaire	47
b.	Nombre moyen de feuilles, surface foliaire moyenne par rameau et surface foliaire moyenne individuelle pour chaque type de rameaux.	48
c.	Relations d'allométrie à l'échelle des rameaux	49
d.	Distribution de la surface foliaire en fonction du rang	50
e.	Orientation des feuilles	52
3.	Croissance primaire des rameaux longs et des rameaux courts des arbres	52
4.	Dynamique de mise en place de la surface foliaire des arbres	56
D.	<i>Discussion</i>	57
E.	<i>Conclusion</i>	64
III	ETUDE COMPARATIVE DE LA STRUCTURE ET DES PROPRIETES FONCTIONNELLES DE LA FEUILLE ISOLEE CHEZ 4 CULTIVARS DE POMMIER	66
A.	<i>Introduction</i>	66
B.	<i>Comparaison de la structure foliaire des 4 cultivars</i>	67
	Comparison between four apple tree cultivars of leaf structural changes in response to shade	68
C.	<i>Comparaison du fonctionnement foliaire des 4 cultivars</i>	83
	Between-cultivar variations in photosynthetic capacity and stomatal regulation of apple tree leaves	84
D.	<i>Comparaison des propriétés optiques foliaires des 4 cultivars</i>	102
1.	Prélèvement	102
2.	Mesures	102
3.	Analyse des données	102
4.	Analyse statistique des données	103
5.	Résultats et discussion	103
E.	<i>Conclusions</i>	104

IV. COMPARAISON DES CAPACITES D'INTERCEPTION LUMINEUSE ET DES ECHANGES GAZEUX DE 4 CULTIVARS DE POMMIER PAR L'UTILISATION D'UN MODELE STRUCTURE-FONCTION	105
<i>A. Introduction</i>	105
<i>B. Matériel et méthodes</i>	106
1. Mesures fonctionnelles à l'échelle intégrée de la branche fruitière	106
a. Transpiration	106
b. Assimilation carbonée	107
2. Méthode de reconstruction du feuillage	108
3. Estimation sur les maquettes	109
a. Estimation de l'interception du rayonnement par le STAR avec le logiciel VegeSTAR	109
b. Estimation de l'interception du rayonnement, de la transpiration et de la photosynthèse des branches par le modèle RATP	111
4. Evaluations des reconstructions et des estimations	117
a. Evaluation de la qualité des reconstructions du feuillage	117
b. Evaluation des estimations du modèle RATP	118
<i>C. Résultats</i>	120
1. Les échanges gazeux à l'échelle des branches	120
a. Mesures de transpiration	120
b. Mesures de photosynthèse	121
2. Reconstruction des maquettes	122
a. Evaluation des reconstructions 'Makepom' à l'échelle des rameaux	122
b. Evaluation des reconstructions 'Makepom' à l'échelle des branches	123
c. Exemples de visualisation des maquettes	124
3. Estimations de l'interception lumineuse, de la transpiration et de la photosynthèse sur les maquettes	124
a. Interception lumineuse par les branches	124
b. Estimations de la transpiration des branches par le modèle RATP	127
c. Estimations de la photosynthèse des branches par le modèle RATP	130
4. Analyse de sensibilité du modèle RATP	131
5. Comparaison des architectures et du fonctionnement des cultivars	136
<i>D. Discussion</i>	139
<i>E. Conclusions</i>	150
CONCLUSIONS GENERALES	152
PERSPECTIVES	154
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	157
ANNEXES	174



Introduction générale

Introduction générale

La biologie des arbres fruitiers présente de nombreuses particularités qui rendent son étude délicate : pérennité, grandes dimensions et complexité architecturale. La présence de fruits a une incidence importante sur un grand nombre de processus physiologiques dont la photosynthèse et la régulation stomatique, ce qui peut complexifier également l'étude. La couronne des arbres constitue un système ramifié de volume et de porosité variables, captant l'énergie lumineuse grâce à sa surface foliaire, transformant cette énergie en biomasse grâce à la photosynthèse et répartissant les assimilats produits aux différents organes de l'arbre.

Le développement d'un arbre et de sa production fruitière résultent donc de l'interaction entre structures et fonctions sur lesquelles les facteurs environnementaux peuvent interagir (Frossard et Cruziat, 1995). Les effets des variables environnementales sur la structure foliaire et le fonctionnement physiologique des arbres et notamment des arbres fruitiers ont été largement étudiés au cours de ces 30 dernières années. De nombreuses études, particulièrement chez le pommier, se sont attachées à caractériser le budget carboné et l'équilibre hydrique des arbres fruitiers ainsi que les effets des facteurs biotiques et abiotiques sur l'acquisition des ressources qui est déterminante pour la productivité de l'espèce.

Paradoxalement, on recense peu de travaux portant sur la comparaison des processus écophysiologiques entre cultivars au sein de l'espèce pommier. Pourtant, il existe chez cette espèce une variabilité de la productivité entre géotypes. Jusqu'à présent, les programmes d'amélioration génétique du pommier n'ont pas pris en compte explicitement la plasticité fonctionnelle des géotypes ou leurs réponses aux changements climatiques qui pourtant jouent un rôle essentiel vis à vis du fonctionnement du système aérien et de la qualité des fruits. Les programmes actuels d'amélioration génétique du pommier en France, principalement développés à l'INRA Angers (UMR GenHort), reposent sur 3 objectifs principaux : la qualité des fruits, la résistance durable aux bio-agresseurs et la recherche d'une architecture de l'arbre générant régularité de production et économie de main d'œuvre. Complémentairement à ces travaux, il devient nécessaire de développer l'étude des relations géotypes * environnement, afin de sélectionner des variétés répondant à la fois aux attentes des consommateurs quant à la qualité des fruits, et satisfaisant les demandes des producteurs pour une culture peu exigeante en intrants et en main d'œuvre afin de limiter les coûts de production, mais présentant aussi une bonne régularité de production quelles que soient les modifications climatiques. L'épisode caniculaire 2003, a récemment illustré notre manque de connaissances quant à la plasticité fonctionnelle de l'espèce. Les conditions climatiques ont

affecté la production du pommier en France, avec une intensité variable selon les cultivars : altération des capacités fonctionnelles du feuillage, diminution du calibre final des fruits, diminution des processus de mise en réserves (Kleiber et Weibel, 2003).

Dans le cas des arbres forestiers, le couplage d'études écophysiologicals et de génétique quantitative a débuté depuis quelques années. Ces études ont permis, notamment chez le pin maritime (Brendel *et al.*, 2002) ou chez le châtaignier (Casasoli *et al.*, 2004), d'identifier des QTLs de croissance ou de discrimination isotopique du carbone, le deuxième trait étant lié à l'efficacité d'utilisation de l'eau. Ce type d'approche devrait fortement se développer notamment chez le peuplier (espèce *Populus trichocarpa* Torr. et A. Gray), plante ligneuse modèle, dont le séquençage complet du génome vient d'être achevé.

En arboriculture fruitière, une démarche de recherche couplant génétique et écophysiological a été engagée notamment sur le pêcher avec le développement d'un modèle s'appuyant sur l'intégration de divers processus physiologiques déterminants pour la qualité des fruits, ce qui devrait permettre de définir des critères de sélection plus sûrs et plus pertinents (Kervella *et al.*, 1998).

Les efforts de compréhension des mécanismes intervenant dans la croissance et de la capacité d'adaptation des arbres aux conditions environnementales se sont également accompagnés d'un effort de quantification et de modélisation. Dans ce domaine, deux approches se sont développées :

- la première est basée sur l'architecture comme élément clé pour la compréhension et l'analyse de la croissance et du développement du végétal. Elle a notamment produit des applications logicielles comme AMAPmod (Godin *et al.*, 1999b) qui s'appuient sur une représentation précise multi-échelles de l'architecture des plantes (topologie et géométrie des organes), permettent de les reconstruire virtuellement et de les explorer à l'aide d'un langage mathématique approprié.

- la seconde est basée sur un point de vue fonctionnel pour la compréhension de la croissance et du développement. Elle a donné naissance à des modèles de fonctionnement de type « big leaf » comme PEACH (Grossman and DeJong, 1994), modèles à compartiments dans lesquels de nombreuses règles d'acquisition et d'allocation des ressources carbonées sont définies, mais où aucun élément précis de la structure n'intervient.

Les deux approches n'étant pas exclusives l'une de l'autre, l'émergence de modèles structure-fonction a été possible, permettant le couplage entre l'architecture des plantes et leurs paramètres de fonctionnement.

C'est dans ce contexte que cette étude de la comparaison du comportement écophysologique de plusieurs cultivars de pommier a été engagée.

Partant de l'hypothèse que la productivité d'un arbre dépend à la fois de la croissance de son système aérien, de l'organisation spatiale de cette croissance et des propriétés fonctionnelles des entités qui le composent (taux d'acquisition du carbone et de transpiration, efficacité d'utilisation de l'eau), il a été postulé que la diversité inter-génotypique du pommier résultait à la fois des variations de structure du système aérien des arbres et des variations de fonctionnement de son feuillage. Au plan architectural, d'une part, les comparaisons entre variétés ont permis de caractériser les variétés par des différences d'organisation topologique de la ramification (Lespinasse, 1977 ; Costes *et al.*, 2003). D'autre part au niveau fonctionnel, une étude préliminaire portant sur 2 cultivars a mis en évidence quelques différences notamment en matière de régulation stomatique (Constant, 1999). Il semblait important de valider ce type de résultats à l'échelle de la feuille, mais aussi d'examiner la variabilité fonctionnelle du pommier à un niveau plus intégré, en prenant en compte la diversité architecturale des variétés et des individus.

Partant de ces observations, ce travail de thèse a donc consisté à comparer le comportement de quatre cultivars de pommiers, pour mieux discriminer la part de variabilité imputable aux aspects structurels et fonctionnels. L'opportunité de développer une telle approche écophysologique de la diversité génotypique du pommier a été confortée par le développement d'outils de description des structures en 3D, et de modèles du fonctionnement des couverts, pour en caractériser l'hétérogénéité spatiale. Ces outils permettent, dans le même temps, d'explorer la variabilité intra-individu. C'est dans cette double perspective, inter- et intra-génotypique qu'une démarche utilisant un modèle structure-fonction a été engagée.

Ce manuscrit comporte 4 chapitres :

i) La première partie présente une synthèse bibliographique permettant de faire un état des lieux des connaissances actuelles en rapport avec le sujet. Ce chapitre s'achève par une présentation de la problématique et de la stratégie employée dans cette étude.

Les trois autres parties ont été organisées de manière indépendante les unes des autres, et sont présentées au format d'articles, chacune comportant une introduction, une description des matériels et des méthodes, une présentation des résultats, une discussion et une conclusion.

ii) La deuxième partie de ce travail présente, sur la base d'une digitalisation en 3D et d'un suivi de croissance raméale, une comparaison des caractéristiques architecturales et foliaires de quatre cultivars de pommier.

iii) La troisième partie présente une comparaison à l'échelle foliaire des caractéristiques structurelles et fonctionnelles des quatre cultivars, ceci sous la forme de deux articles soumis pour publication.

iv) La quatrième partie présente une comparaison du fonctionnement des 4 cultivars à l'échelle intégrée de la branche fruitière, en utilisant un modèle de type structure-fonction.

Enfin, ce manuscrit se termine par une conclusion reprenant les principaux résultats de cette thèse et les perspectives de travail qu'elle permet d'envisager.



- Chapitre I -

Synthèse bibliographique

et

Problématique de l'étude

I. Synthèse bibliographique et problématique de l'étude

A. Données économiques sur le pommier

Le pommier est une espèce fruitière cultivée sur tous les continents (récolte d'environ 58 millions de tonnes en 2003), avec une présence prédominante dans l'hémisphère nord, qui regroupe près de 90% de la production mondiale. Il est particulièrement adapté à une culture en zone tempérée. Au cours de la dernière décennie, l'importance de la culture du pommier s'est accrue, principalement suite à la forte augmentation de la production en Chine aujourd'hui devenue premier pays producteur mondial (20 à 25 millions de tonnes). En Europe, où la récolte annuelle est comprise entre 8 et 10 millions de tonnes (Trillot *et al.*, 2002), la France est l'un des pays leaders, avec une production moyenne de 1,8 à 2,0 millions de tonnes pour 53 000 hectares cultivés. La France est également le premier exportateur mondial de ce fruit avec 760 000 tonnes (2002). La production de pommes concerne de nombreuses régions françaises, mais le bassin Rhône – Méditerranée est la principale zone de culture. Ce bassin comprend principalement la région Provence-Alpes-Côtes d'Azur (538 000 tonnes) et la région Languedoc-Roussillon (127 000 tonnes).

Les variétés cultivées dans le monde restent dominées par les variétés unicolores jaunes, rouges et vertes de type Golden Delicious, Delicious Rouges, Granny Smith, mais une montée en puissance des variétés bicolores de type Gala, Fuji, Braeburn, Jonagold et Cripps Pink est observée, ces variétés étant très appréciées par les consommateurs. Ces dernières années, la consommation de pommes en France s'est maintenue à un niveau voisin de 14 kg de produit frais par personne et par an.

B. Biologie du pommier et mise en place de son système aérien

1. Biologie du pommier

Le pommier appartient à l'ordre des Rosales, à la famille des Rosacées, sous-famille des *Maloideae* et au genre *Malus*. Il comprend entre 25 et 47 espèces, selon les approches taxonomiques (Robinson *et al.*, 2001). Le genre *Malus* a été identifié comme datant de l'ère tertiaire. Selon Vavilov (1930), le pommier cultivé *Malus pumila* Mill. serait originaire du Caucase et d'Asie Mineure. Il serait apparu en Europe à partir de la préhistoire et aurait subi l'évolution grâce à l'hybridation avec d'autres espèces présentes en Europe. Par la suite, la sélection créatrice aurait complété les processus d'évolution naturelle. Plus récemment,

certain auteurs ont considéré que le pommier cultivé actuel dériverait par hybridation de l'espèce *Malus sieversii* Lebed. M. Roem., qui est endémique des montagnes d'Asie Centrale, au sud du Kazakhstan (Juniper *et al.*, 1999; Forte *et al.*, 2002). L'approche génétique par marquage moléculaire de Harris *et al.* (2002) a également démontré la proximité de l'espèce cultivée et de *M. sieversii*. L'espèce cultivée est aujourd'hui couramment dénommée *Malus x domestica* L. Borkh (Korban et Skirvin, 1984).

L'ensemble des pommiers cultivés actuellement sont à l'état greffé, ce qui a donné lieu à un grand nombre d'études sur les interactions entre porte-greffes et greffons. Le volume des arbres, ainsi que leur longévité, dépendent à la fois du génotype du greffon et de celui du porte-greffe (Pratt, 1990). 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.

Les rameaux du pommier portent des bourgeons qui peuvent être végétatifs ou inflorescentiels. Sur ces rameaux, les feuilles sont caduques, alternes, simples, entières et dentées sur les bords. Elles portent 2 stipules à la base du pétiole. Les fleurs du pommier sont hermaphrodites, et la reproduction de l'espèce est assurée avec une allogamie prédominante. L'inflorescence du pommier est un corymbe à floraison centrifuge (Pratt, 1988). La fleur est pentamère et présente 5 sépales, 5 pétales, 20 étamines à filets libres et un gynécée comportant 5 styles soudés à leur base. L'ovaire comprend 5 carpelles infères soudés renfermant chacun 2 ovules (Brown, 1975). Les anthères ont une déhiscence longitudinale qui s'effectue quelques heures après l'ouverture de la fleur. Elles libèrent un pollen lisse, peu adapté au transport par le vent du fait de son poids (diamètre des grains de pollen voisin de 30 à 36 μm , Le Lezec et Thibault, 1986). Les dates de la floraison dépendent des variétés et des conditions environnementales : elles s'étalent de fin mars à fin mai dans l'hémisphère nord (Le Lezec et Thibault, 1986). La réussite de la fécondation conditionne la tenue et le développement harmonieux (symétrie) du fruit, ainsi que sa qualité en général ; la parthénocarpie n'est qu'exceptionnellement observée. Les variétés sont pour la plupart auto-incompatibles, ce qui nécessite la présence d'une autre variété pour assurer la fécondation croisée. Le principal agent pollinisateur est l'abeille domestique.

Le nombre chromosomique de base de l'espèce cultivée est de 17. Les variétés sont principalement diploïdes ($2n = 34$ chromosomes) ou parfois triploïdes (51 chromosomes). Dans le cas des variétés diploïdes, ce qui est le cas de celles qui font l'objet de notre étude, les pollens et les ovules sont normalement constitués (Brown, 1975). Les grains de pollen ont un pouvoir germinatif élevé (90% à 95%). La réceptivité des stigmates et les possibilités de fécondation sont à leur optimum au stade d'ouverture de la fleur. Le tube pollinique atteint

l'ovule entre 2 et 8 jours après pollinisation (Pratt, 1988). L'ovaire de la fleur et les tissus soudés qui l'environnent (base des filets, des pétales et des sépales) se développent pour former un fruit charnu complexe, de couleur et de goût variable suivant les variétés.

2. Mise en place du système aérien de l'arbre

Le développement de l'arbre, lorsqu'il est issu de semis, comporte 2 phases successives (Crabbé, 1987) :

- Une phase juvénile assez longue chez les arbres (de 4 à 8 ans) qui se caractérise par un développement exclusivement végétatif (Pratt, 1990). Le nombre de méristèmes actifs est encore faible, et l'utilisation des assimilats est limitée à la mise en place de nouveaux axes aériens et souterrains afin d'assurer la pérennité. Le développement racinaire est important. Selon les espèces, différents marqueurs morphologiques de la juvénilité ont été identifiés au niveau du système aérien (Barthélémy *et al.*, 1997). Dans le cas du pommier, la période juvénile se caractérise par différentes caractéristiques morphologiques et agronomiques : présence d'épines et de broussins, vigueur du développement végétatif, et absence de floraison. Cette phase est variable suivant les génotypes.

- Une phase adulte pendant laquelle l'arbre passe à un développement reproducteur, lorsqu'il a bien colonisé le milieu grâce à la mise en place de son système aérien. Le nombre de sites de croissance est alors plus important ainsi que la capacité d'assimilation du carbone. L'arbre dispose alors de suffisamment de ressources pour assurer simultanément son développement végétatif et reproducteur.

Les arbres fruitiers issus du greffage, ce qui est le cas des arbres de notre étude, sont physiologiquement matures, résultant de l'association d'un porte-greffe le plus généralement obtenu par marcottage et d'un greffon prélevé sur un pied-mère adulte. Leur délai de première mise à fruits est rapide, et n'excède pas 2 ou 3 ans.

a. Les bourgeons et leur méristème apical

Le bourgeon est un axe caulinaire peu développé et temporairement bloqué dans sa croissance. Il porte à son extrémité le méristème qui l'a produit et qui poursuit le développement de l'arbre lorsque les conditions deviennent favorables. Il perçoit les informations du milieu extérieur ou de l'arbre lui-même et répercute ces informations dans sa structure et son fonctionnement (Crabbé, 1987). Ainsi, en conditions favorables, il peut développer une activité végétative ou florale, dont le déroulement est synchronisé avec les

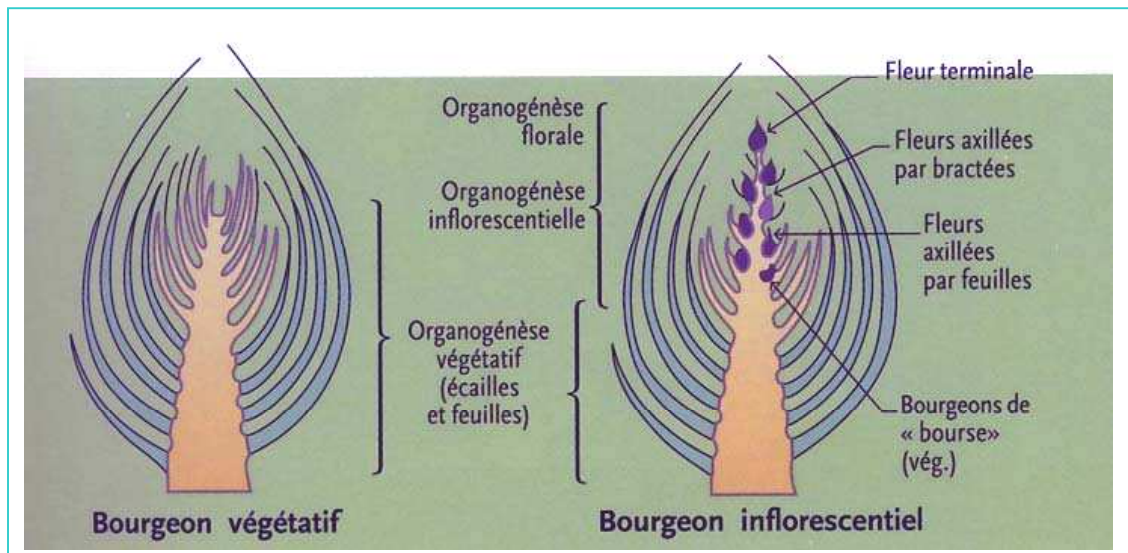


Figure I.1. Structures anatomiques comparées d'un bourgeon végétatif et d'un bourgeon inflorescentiel (D'après Abbott, 1984; Trillot et al., 2002)

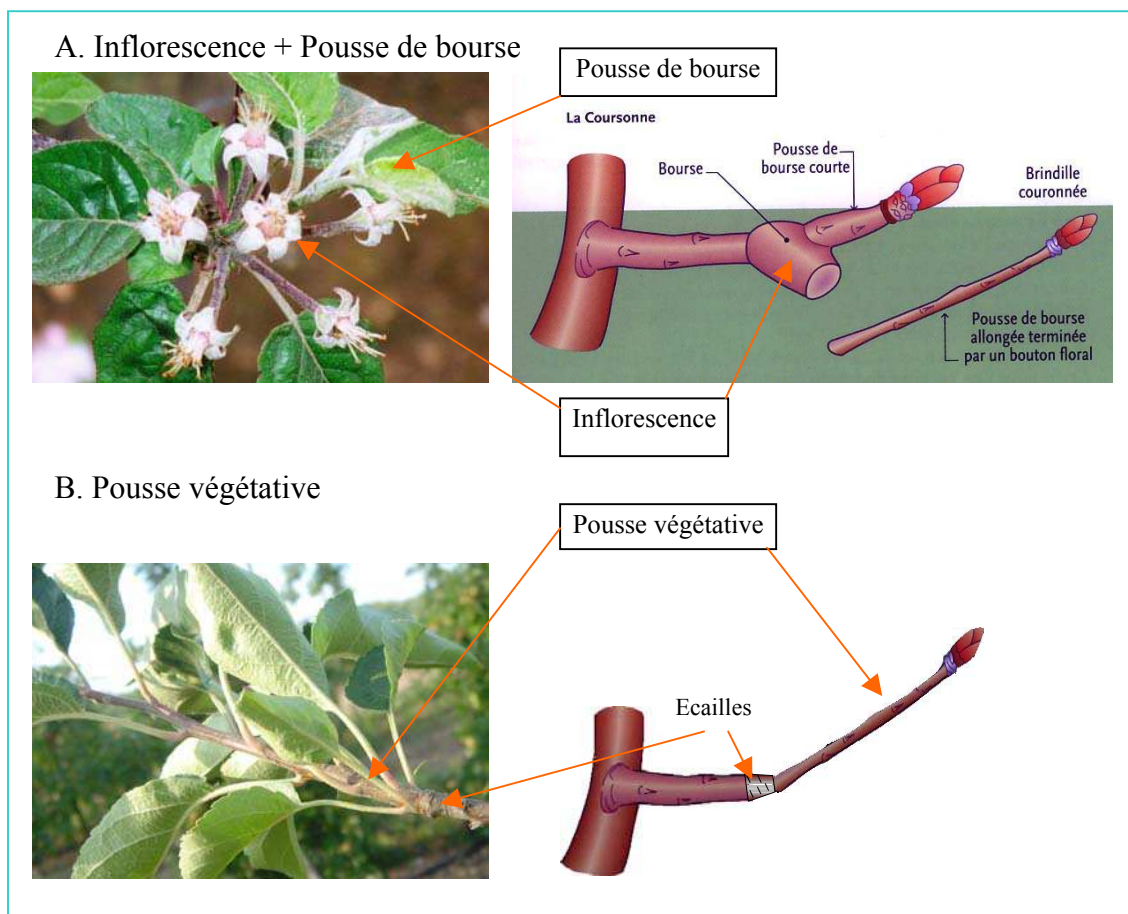


Figure I.2. Photographies et schémas représentant la différence entre pousse de bourse (A) et pousse végétative (B). (Schémas d'après Trillot et al., 2002).

saisons. Le bourgeon est caractérisé par l'alternance de phases d'activité et de repos. A la reprise de végétation, l'année qui suit la formation du bourgeon, l'arbre pourra limiter ses activités méristématiques par économie et conserver des bourgeons latents, tandis que les autres se développent. Selon les cultivars de pommier, il est aujourd'hui reconnu qu'une proportion variable de bourgeons latéraux aux axes demeurent latents (Lauri *et al.*, 1995).

Deux types de bourgeons coexistent :

- les bourgeons dits végétatifs (Fig. I.1), dont la croissance donne une pousse végétative (Fig. I.2) de dimension variable (*cf. infra*).

- les bourgeons floraux (ou inflorescenciel) (Fig. I.1) dont le développement produit une inflorescence qui peut ultérieurement porter des fruits. L'axe de l'inflorescence, qui devient charnu en accumulant des réserves, est appelé ensuite 'bourse'. A l'aisselle d'une feuille de l'inflorescence, une à deux ébauches de bourgeon axillaire permettent le plus souvent le développement d'une 'pousse de bourse' (Fig. I.2). Ce relais de croissance sympodiale, ainsi porté par les points de fructification, produit à son extrémité à son tour un bourgeon terminal végétatif ou floral.

La température joue un rôle clé dans la vie du bourgeon à trois moments de la saison chez le pommier (Lakso, 1994) :

- i) au printemps, au moment du débourrement des bourgeons, car un développement rapide et précoce au début de la saison (époque de la floraison – pollinisation – nouaison), accompagné de températures élevées, permet une meilleure productivité des arbres.

- ii) à l'automne, la diminution progressive des températures permet aux bourgeons d'entrer en phase d'endo-dormance.

- iii) pendant l'hiver, les températures froides subies par les arbres éliminent la dormance, conditionnant la reprise de croissance à la saison de végétation suivante.

b. Organogenèse et allongement d'une pousse végétative

Les rameaux sont constitués d'unités élémentaires répétables appelées métamères (White, 1979), constituées par une feuille, le nœud d'insertion de la feuille et l'entre-nœud sous-jacent (Nougarède, 1965; Lauri et Térouanne, 1995). La croissance d'une pousse feuillée résulte de deux mécanismes complémentaires : l'organogenèse et l'allongement. Le processus d'organogenèse résulte du fonctionnement simultané des différentes zones du méristème caulinaire de manière répétitive et indéfinie tant que les conditions restent favorables à son

fonctionnement. Dans la zone latérale, des divisions actives s'organisent pour former les primordia foliaires. La disposition spatiale des primordia successifs dépend des règles de phyllotaxie de l'espèce (2/5 dans le cas du pommier). Entre les insertions des différents primordia foliaires, la zone subapicale produit des cellules destinées aux tissus des entrenœuds de la tige permettant l'allongement de la pousse. La zone axiale du méristème constitue une réserve de cellules pour les autres zones du méristème, sauf lorsque le méristème devient floral (Crabbé, 1987).

Les primordia foliaires forment en se développant une boursouffure cellulaire qui se divise en 3 lobes : les deux extérieurs donnent les stipules des feuilles situés à la base du pétiole et le lobe médian donne le pétiole et le limbe (Devadas et Beck (1972) cité par Pratt (1990)). Les divisions cellulaires dans la zone du limbe, puis une phase de différenciation complexe, aboutissent à la formation des différents tissus foliaires : les parenchymes palissadiques et lacuneux, les tissus conducteurs des nervures, les épidermes et les stomates (Pratt, 1990). Lorsque le développement des 2 lobes extérieurs du primordium foliaire prend le dessus, les deux stipules forment une écaille protectrice. Les feuilles une fois formées et développées sont le siège d'une activité métabolique indispensable pour la croissance caulinaire. C'est aussi par l'intermédiaire du métabolisme foliaire (métabolisme de l'assimilation carbonée et réponses morphogénétiques) que la plante a des réactions de croissance en réponse aux facteurs environnementaux (Crabbé, 1987).

A l'aisselle des feuilles, quelques cellules méristématiques résiduelles peuvent s'organiser pour former le méristème axillaire. Certains axillaires des rameaux longs de l'année se développent sans délai pour donner de nouvelles pousses : on parle alors de pousses 'anticipées' ou sylleptiques. Dans le cas contraire, un bourgeon axillaire est formé.

Selon les conditions environnementales pendant la période de croissance, la dimension finale du rameau est variable. En conditions favorables au niveau d'un apex, c'est à dire lorsque les besoins en eau et en nutriments nécessaires à l'activité organogénétique, à l'allongement et à la formation des feuilles sont satisfaits, une pousse longue (auxiblaste) se développe. Mais si les conditions réduisent la capacité d'allongement des entrenœuds par manque d'eau et de glucides, on aboutit à un rameau court (brachyblaste). 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, puis on assiste à la formation des écailles. Sous les écailles du bourgeon, une activité organogénétique reprend temporairement et aboutit à la production d'un nombre réduit d'ébauches foliaires. Lorsque la croissance reprend, le plus souvent à la saison de

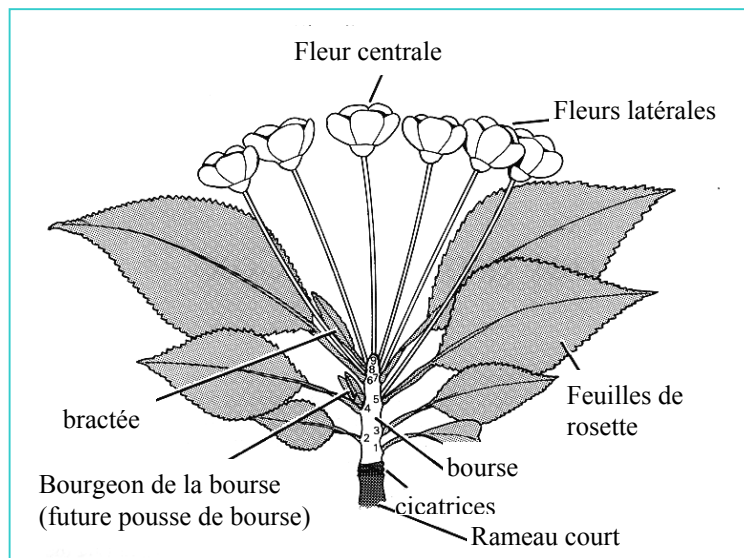


Figure I.3. Schéma d'une inflorescence de pommier
(D'après Abbott, 1984)

végétation suivante (débourrement) après une phase de repos des bourgeons, ces ébauches constituent la portion préformée du nouveau rameau. La portion du rameau pouvant se former au delà de cette portion, à la faveur d'une éventuelle reprise de l'activité organogénétique apicale, est qualifiée de néoformée. Le nombre moyen de feuilles préformées d'un rameau est compris entre 9 et 11 chez le pommier (Rivals, 1965; Rivals, 1966). Mais il a été montré récemment que le nombre d'organes préformés dans un bourgeon était fonction de sa position dans l'arbre (Costes, 2003). Chez le pommier, les bourgeons terminaux des rameaux sont des sites privilégiés de floraison car ils bénéficient de l'effet stimulateur des feuilles distales, qui sont favorisées en ce qui concerne l'environnement lumineux. Ces bourgeons sont fréquents à l'extrémité des rameaux courts qui sont alors dénommés lambourdes. D'une manière générale, le développement rapide des rameaux courts permet l'acquisition précoce d'une autotrophie carbonée (Johnson et Lakso, 1986), qui est favorable à l'initiation florale en position apicale.

c. Induction florale et développement des bourgeons floraux

Chez le pommier, l'induction florale se produit à partir du mois de juin dans l'hémisphère nord, au sein des bourgeons en cours de différenciation sur les rameaux de l'année. Elle dépend de l'âge de l'arbre, de facteurs environnementaux (eau, température, lumière) et de facteurs internes à l'arbre (messagers hormonaux, corrélations inter-organes). Les fruits et les pépins qu'ils renferment sont au contraire inhibiteurs de l'induction florale (Chan et Cain, 1967). La transition physiologique du bourgeon vers l'état floral implique de profonds changements morphogénétiques (Foster *et al.*, 2003). Les bourgeons floraux achèvent leur différenciation en automne, puis hivernent comme les bourgeons végétatifs. La floraison se produit habituellement au printemps, sur les rameaux alors âgés d'un an.

L'inflorescence du pommier (Fig. I.3) est constituée d'un axe (future bourse), qui porte de la base à son sommet 2 ou 3 feuilles de transition à stipules longues souvent caduques, et 2 à 8 feuilles à limbe développé qui sont les futures feuilles de rosette (Pratt, 1988). A l'aisselle de certaines des feuilles proximales de la rosette, de petits méristèmes végétatifs sont maintenus et immédiatement après épanouissement de l'inflorescence peuvent se développer pour former une pousse feuillée relais, appelée « pousse de bourse ». Deux à trois feuilles de ces pousses seraient préformées au sein du bourgeon floral (Pratt, 1988). Quelques fleurs sont axillaires des feuilles de rosette les plus distales. A l'extrémité de l'axe de l'inflorescence, les feuilles sont réduites à des bractées et supportent également des fleurs à leur aisselle. Une inflorescence porte en moyenne 6 fleurs (Abbott, 1984). Le taux de

fructification chez le pommier (nombre de fruits/nombre de fleurs) est habituellement de 5% à 10%. (Le Lezec et Thibault, 1986).

Lors de l'apparition de la floraison, en position terminale sur un axe, on passe donc d'une croissance monopodiale avec fonctionnement d'un méristème unique à une croissance sympodiale avec le fonctionnement en relais d'un ou plusieurs méristèmes sous-jacents à l'inflorescence.

3. Notion de branche fruitière en arboriculture fruitière

La branche fruitière est considérée comme l'unité de production de base en arboriculture. Elle représente une entité plus ou moins autonome vis à vis du reste de l'arbre pendant la saison de végétation, selon l'approche des praticiens. De nombreuses études se sont attachées à décrire ces unités par l'analyse de leur croissance (Lauri et al, 1995), de leur ramification (Costes *et al.*, 1995b), de leur floraison et de leur fructification, notamment chez le pommier (Lespinasse *et al.*, 1995) et le pêcher (Génard et Bruchou, 1992). Dans le cas du pommier, l'échelle de la branche fruitière est prédominante dans le raisonnement de la conduite de l'arbre. Les pratiques d'éclaircissage prennent en compte sa vigueur (surface de section) ou sa surface foliaire pour ajuster la charge en fruits (Larrive *et al.*, 2000). L'autotrophie carbonée de la branche n'a cependant pas été clairement démontrée, et elle n'est généralisable ni à l'ensemble de la saison ni à toutes les situations. En effet, en début et en fin de saison, périodes de remobilisation et de stockage des réserves, l'ensemble des structures de l'arbre interagissent. Il a été démontré chez diverses espèces fruitières, comme le kiwi (Lai *et al.*, 1988) ou le pêcher (Ben Mimoun *et al.*, 1998), que les situations de déséquilibre sources/puits pouvaient entraîner des transports d'assimilats de branche à branche. Des études de double marquage ^{14}C et ^{13}C sur de jeunes noyers comportant deux branches éclairées de façon hétérogène ont montré une autonomie presque totale de chacune d'elles en fin d'été, tandis que des transferts notables de branche à branche ont été notés à la reprise de croissance au printemps suivant (Lacointe *et al.*, 2004).

C. Connaissances sur la variabilité de l'architecture entre les cultivars de pommier

1. Notion d'architecture

Les arbres se développent en 2 temps : une phase d'édification des axes caulinaires pour explorer le milieu, vers les strates supérieures du couvert végétal si l'individu est cultivé en peuplement, puis une phase de développement latéral de la couronne. La façon dont l'arbre édifie et organise ses différents organes dans le temps et dans l'espace constitue l'architecture de l'arbre (Costes *et al.*, soumis).

Les prémices de la notion d'architecture datent du début du siècle avec la description des diverses formes de ramifications existantes d'une tige lignifiée (Troll, 1937), reprise plus tard dans une tentative de classification de différents types d'organisation des végétaux ligneux par Rauh (1939). Mais la notion d'architecture a véritablement été fondée par Hallé et Oldeman (1970) et Hallé *et al.* (1978), aboutissant à la description d'une vingtaine de modèles architecturaux chez les arbres tropicaux. Ces auteurs se sont basés sur l'étude des ramifications et des différenciations morphologiques des axes végétatifs pour établir cette classification. L'analyse de ces principaux critères architecturaux leur a permis de définir des modèles généraux parmi lesquels les différentes espèces peuvent être classées, quelles que soient les variations rencontrées. Ces critères sont reliés à la physiologie et au développement du bourgeon et plus précisément de son méristème, soulignant ainsi également le fait que celui-ci constitue un élément central pour comprendre le développement d'un arbre.

2. Les composantes de l'architecture

La description de l'architecture d'une espèce se base sur cinq critères morphologiques liés à l'activité du méristème (Hallé et Oldeman, 1970 ; Costes *et al.*, soumis) :

- La direction de la croissance des axes : orthotropes ou plagiotropes (Fig. I.4).

Les rameaux d'un arbre peuvent avoir un développement orthotrope ou plagiotrope, suivant leur développement plutôt vertical ou horizontal. Les axes plagiotropes sont caractérisés par une phyllotaxie alterne ou distique et un plan de symétrie bilatéral. Les axes orthotropes sont caractérisés par une phyllotaxie spiralée et une symétrie axiale.

Selon les espèces, ce caractère d'orthotropie / plagiothropie peut évoluer au cours du développement. Ainsi, un arbre peut passer d'une croissance orthotrope à une croissance plagiotrope comme c'est souvent le cas des arbres fruitiers dont les branches s'arquent sous

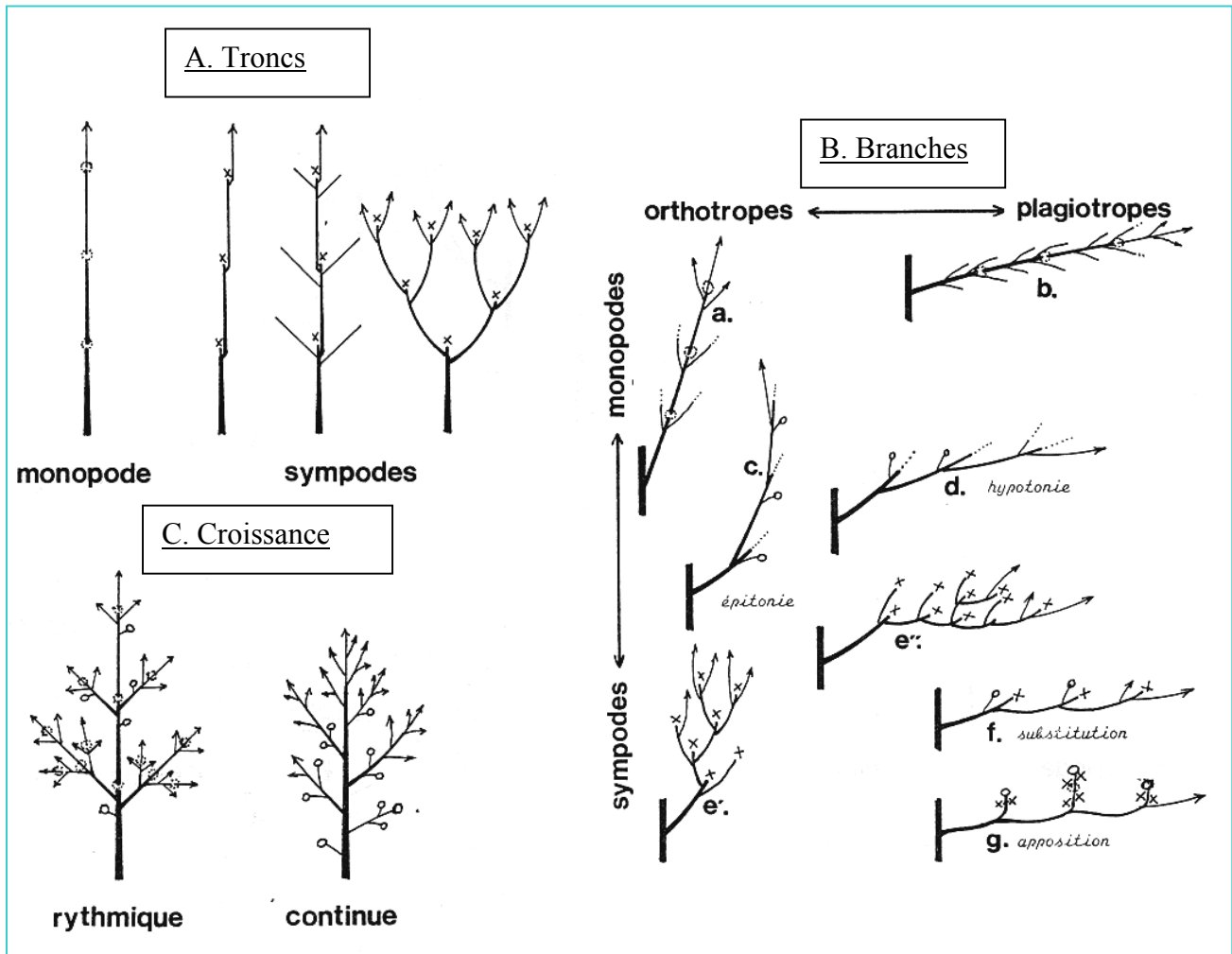


Figure I.4. Caractéristiques morphologiques permettant de décrire l'architecture des arbres : A. monopodie ou sympodie ; B. orthotropie ou plagiotropie ; C. croissance rythmique ou continue. (D'après Crabbé, 1987)

leur propre poids et sous le poids des fruits au cours des années successives de production. L'incidence de la charge des axes sur leur flexion a été étudiée et modélisée dans le cas de l'abricotier par Alméras (2001).

- Le rythme de croissance : rythmique ou continue (Fig. I.4).

La ramification est dite rythmique lorsque les branches latérales produites par le tronc sont situées en groupes à des étages distincts. Elle est dite continue lorsque la plupart des méristèmes axillaires se développent pour donner des ramifications latérales.

- le type de ramification (monopode ou sympode) (Fig. I.4), sa position (acronote ou basitone) et sa dynamique (proleptique ou sylleptique).

Un arbre peut présenter une ramification de type monopodiale ou sympodiale suivant que le méristème terminal de l'axe a un fonctionnement indéfini ou défini. Un système ramifié monopodial est caractérisé par un fonctionnement plus ou moins continu du même méristème apical. Lorsqu'un axe a une croissance monopodiale, il est constitué d'un axe unique qui assure l'assise de l'arbre, conditionnant sa résistance mécanique et sa croissance en hauteur. Un système ramifié sympodial est au contraire constitué de plusieurs axes empilés d'ordre croissant. Dans ce cas, le méristème apical terminal avorte ou produit une inflorescence et la croissance est assurée par des méristèmes axillaires qui prennent le relais.

Selon la position de la ramification dans l'arbre, on parle de ramification basitone ou acrotone. Une ramification de type basitone correspond au développement préférentiel des ramifications dans la partie proximale de la branche porteuse. Une ramification de type acrotone correspond au développement préférentiel des ramifications dans la partie distale de celle-ci.

La ramification peut être proleptique ou sylleptique suivant l'année de sa formation par rapport à l'axe porteur. On parle de prolepsie si elle s'est développée après une phase de repos du bourgeon axillaire (souvent l'hiver en zone tempérée). La ramification est dite sylleptique si le méristème axillaire qui la forme est entré en croissance sans délai, simultanément à l'axe porteur.

- la différenciation sexuelle des méristèmes.

Un méristème peut passer d'un développement végétatif et indéfini à un développement reproducteur et défini.

- le polymorphisme des axes.

Différents types de rameaux ont été identifiés en fonction de leur longueur : les rameaux courts (ou brachyblastes), les rameaux moyens (mésoblastes) et les rameaux longs (auxiblastes).

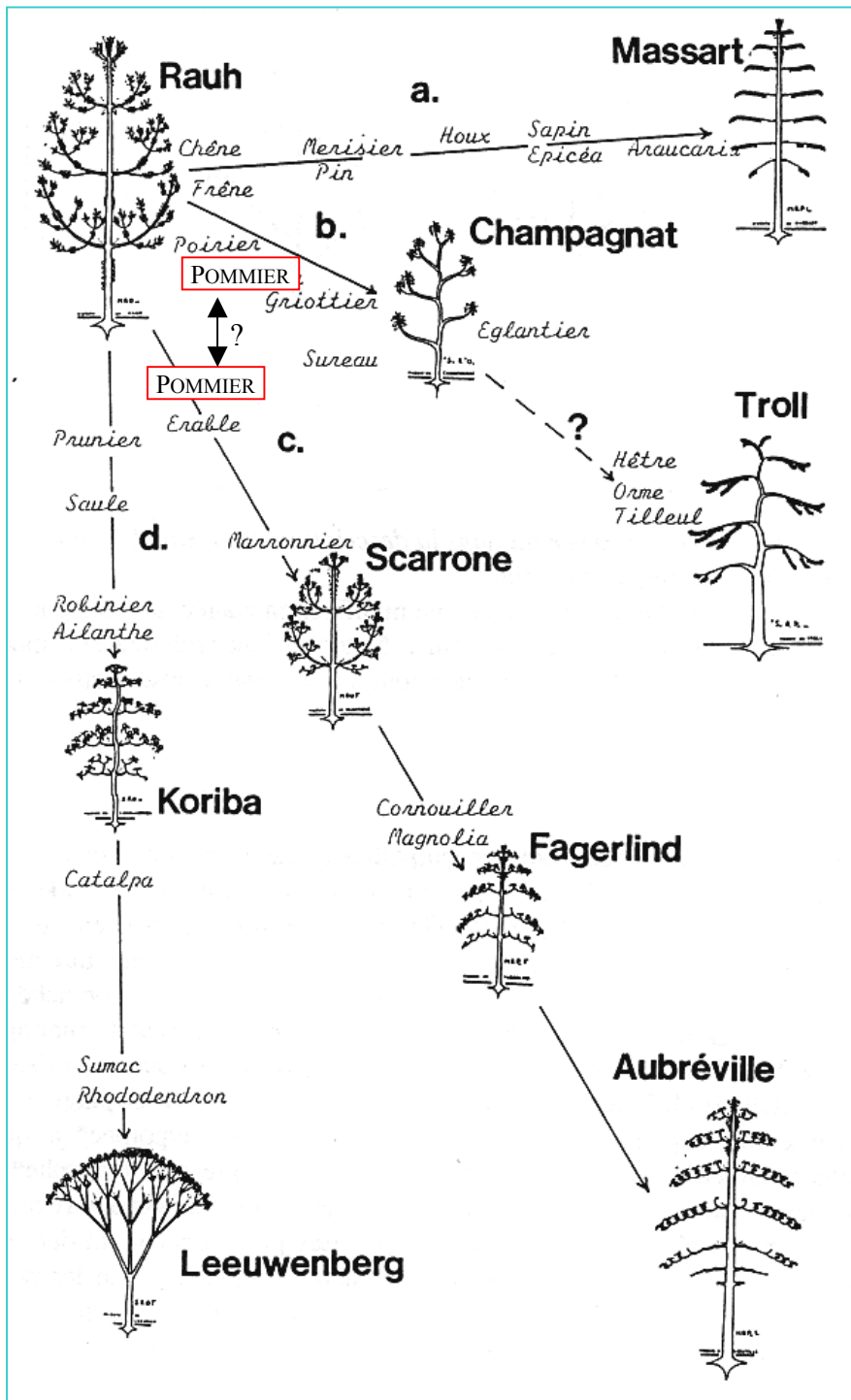


Figure I.5. Classification des modèles architecturaux de quelques arbres dont le pommier (dans Crabbé, 1987, d'après Hallé et Oldeman, 1970)

3. Modèle architectural du pommier

a. Modèle général de l'espèce pommier

Suivant les cinq critères précédemment décrits, un modèle de développement pour l'espèce pommier a pu être établi. Le pommier se caractérise d'abord par des axes tous orthotropes. La ramification est rythmique et à croissance rythmique, elle est monopodiale avant la floraison et sympodiale après. La floraison est principalement terminale.

Selon les auteurs, le pommier est proche du modèle de Champagnat (Crabbé, 1987), ou intermédiaire entre les modèles de Rauh et de Scarrone (Lauri, 2002), suivant le génotype et l'âge de l'arbre. Les modèles de Champagnat et de Scarrone dérivent du modèle de Rauh par courbure des axes liée à leur manque de résistance mécanique sous le poids des fruits (Fig. I.5).

b. Variabilité architecturale du pommier en fonction du génotype

Une variabilité architecturale est observée entre les différents génotypes de pommier. Une sous-classification a donc été établie au sein de l'espèce pommier en s'appuyant sur les critères suivants : l'angle d'insertion des branches sur le tronc, la distribution des branches, la distribution des fruits sur les branches et le type de rameaux porteurs des fruits. Ainsi les différents cultivars de pommier ont été classés en 4 groupes (Lespinasse, 1977; Lespinasse et Delort, 1986), cette classification ayant ensuite été modifiée par Lespinasse (Lespinasse, 1992) suite à l'apparition de variétés colonnaires (Fig. I.6).

Le **type I** ou type 'colonnaire' : ce groupe est caractérisé par un axe principal unique dépourvu de ramifications longues, portant des rameaux courts sur toute sa longueur. Les fruits sont portés par ces petits axes courts. Le cultivar 'Wijcik' appartient par exemple à ce groupe.

Le **type II** ou type 'spur' : les arbres possèdent des charpentières de forte conicité, à angles d'insertion ouverts et à tendance basitone. Les ramifications fruitières sont situées sur des branches âgées proches du centre de l'arbre. Leur apparition et leur évolution ultérieure modifient peu le port de l'arbre. Les variétés 'Oregon spur Delicious' et 'Reine des Reinettes' appartiennent par exemple à ce groupe.

Le **type III** : ce type présente une intensité de ramification importante. Il est également caractérisé par une mise à fruits qui s'éloigne progressivement du centre de l'arbre. Les ramifications fruitières sont situées sur des branches âgées de 1 à 3 ans, et non sur les charpentières, ce qui entraîne un affaissement important des extrémités. Les variétés

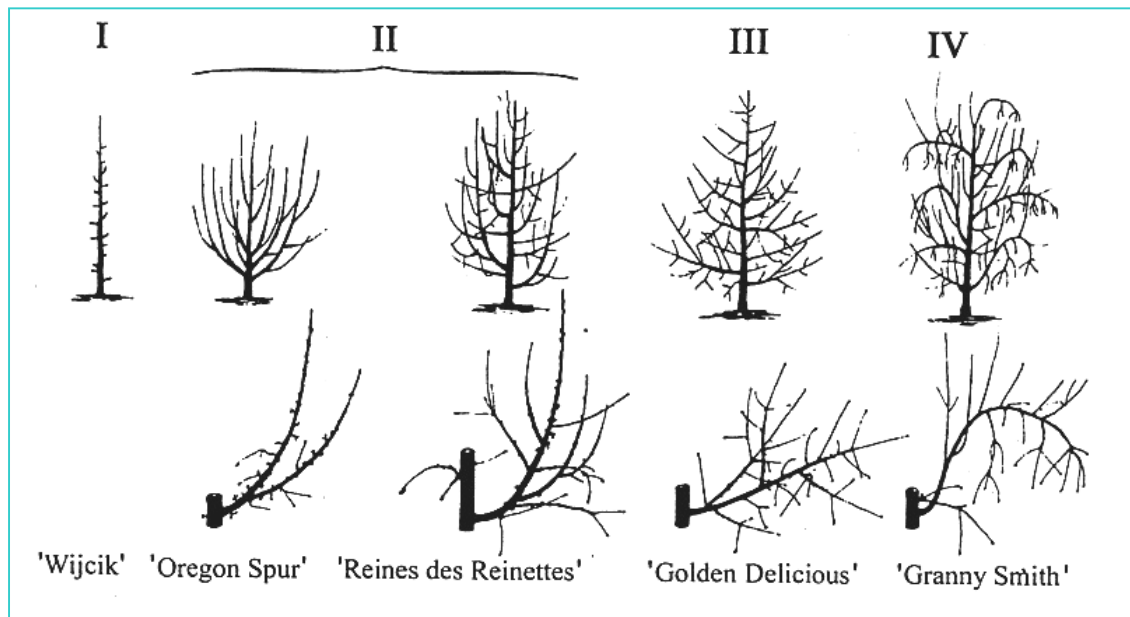


Figure I.6. Classification des principales variétés de pommier en 4 modèles architecturaux (D'après Lespinasse et Delort, 1986).

'Braeburn', 'Ariane', 'Golden Delicious', 'Jonagold', et 'Melrose' appartiennent par exemple à ce groupe.

Le **type IV** : Ce groupe est caractérisé par une ramification importante sur le tiers supérieur des branches, qui sont très acrotones. Les ramifications fruitières sont situées en position terminale ou latérale sur des branches âgées de 1 à 2 ans, entraînant une évolution très rapide de la zone fructifère vers la périphérie de la couronne. Les variétés 'Fuji', 'Granny Smith', et 'X3305' appartiennent par exemple à ce type.

Cette classification n'est pas figée pour chaque cultivar, puisque diverses études ont montré une évolution de l'architecture au cours du vieillissement de l'arbre (Costes *et al.*, 2003).

D. Connaissances sur la plasticité fonctionnelle des arbres fruitiers en réponse à l'environnement : approche écophysiological

La plasticité fonctionnelle d'une plante se caractérise par les modifications d'ordre physiologique qu'elle adopte en réponse à différents facteurs abiotiques (notamment climatiques) ou biotiques. Au sein d'une espèce, la plasticité fonctionnelle se traduit par des différences de réponses adaptatives des génotypes à un même facteur. Le concept de plasticité fonctionnelle a notamment beaucoup été employé en écologie forestière dans des études s'intéressant aux avantages écologiques de l'adaptation des plantes à un environnement fluctuant (Sultan, 2000; Gratani *et al.*, 2003).

Cette revue bibliographique s'est principalement appuyée sur deux synthèses traitant des régulations du fonctionnement hydrique et carboné des arbres fruitiers en réponse aux facteurs environnementaux : une revue générale portant sur les espèces fruitières (Flore et Lakso, 1989), et une revue plus particulièrement appliquée au pommier (Lakso, 1994).

1. Les déterminants de la production végétale

L'évolution de la production de biomasse d'un couvert végétal au cours du temps a été décrite de manière générale par Monteith (1977), et par Palmer (1989) chez le pommier. Elle est étroitement liée à la capacité d'interception lumineuse de la plante. Selon le formalisme de Monteith, le rendement de la plante peut s'écrire comme suit :

$$Rdt = IR \int_{j=1}^n \varepsilon a_j \varepsilon b_j \varepsilon c_j PAR_j dt \quad (I.1)$$

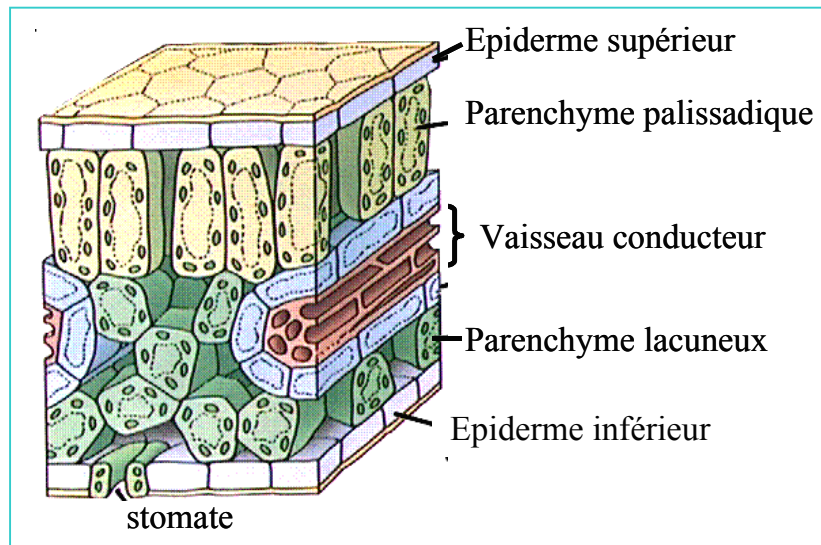


Figure I.7. Couche schématique en 3D de la structure d'une feuille en C₃.

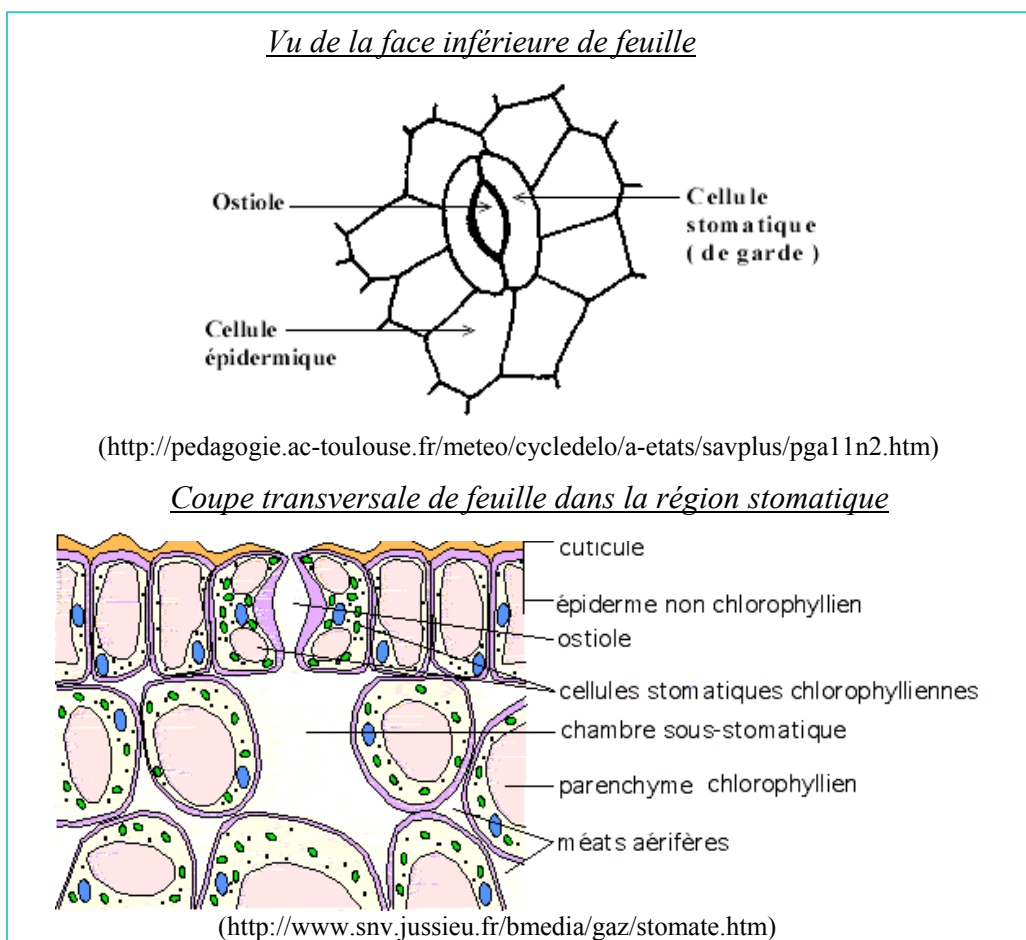


Figure I.8. Schémas de la structure des stomates et de la zone stomatique

où PAR est le Rayonnement Photosynthétiquement Actif incident ; εa , l'efficacité d'absorption du rayonnement par le couvert; εb , l'efficacité biologique de conversion du rayonnement intercepté en biomasse, et εc , l'efficacité climatique qui correspond à la proportion du rayonnement incident utilisable pour la photosynthèse; IR représente l'indice de récolte et Rdt , le rendement en fruits.

εa dépend de l'architecture des arbres, c'est à dire de la répartition géométrique de leur surface foliaire, des orientations et des propriétés optiques des feuilles individuelles.

εb (nombre de moles de carbone fixées par mole de photons absorbés) dépend de la capacité de fonctionnement foliaire des arbres considérée à une échelle intégrée, qui est souvent limitée par la quantité de CO_2 disponible pour la plante (via la conductance stomatique). Cette variable est un facteur permettant de décrire les performances d'une espèce.

Les variables environnementales (lumière, température, eau et azote) peuvent jouer sur ce bilan énergétique via des modifications de εa et εb .

2. Fonctionnement hydrique et carboné

a. Le stomate : organe clé de la régulation du fonctionnement

La feuille est le lieu de synthèse des molécules carbonées. La feuille d'une espèce en C_3 est constituée de différentes couches cellulaires (Fig I.7) dont certaines jouent un rôle important dans son fonctionnement hydrique et carboné :

- **les épidermes inférieur et supérieur** : ils sont souvent recouverts d'une cuticule imperméable qui protège la feuille des pertes en eau.

- **le parenchyme palissadique** : il est situé vers la face supérieure de la feuille, il renferme un grand nombre de chloroplastes contenant les principaux pigments assimilateurs : les chlorophylles, et lieu des activités photosynthétiques. Ce parenchyme est constitué de cellules allongées orthogonalement au plan du limbe, facilitant la diffusion de la lumière.

- **le parenchyme lacuneux** : également photosynthétique, il est constitué d'un nombre plus faible de cellules et présente beaucoup d'espaces intercellulaires qui facilitent la diffusion du CO_2 jusqu'aux cellules assimilatrices du mésophylle.

- **les stomates** : ils sont contenus dans l'un ou l'autre des épidermes ou dans les deux suivant les espèces. On parle d'espèce hypostomatique (cas du pommier) lorsqu'ils ne sont

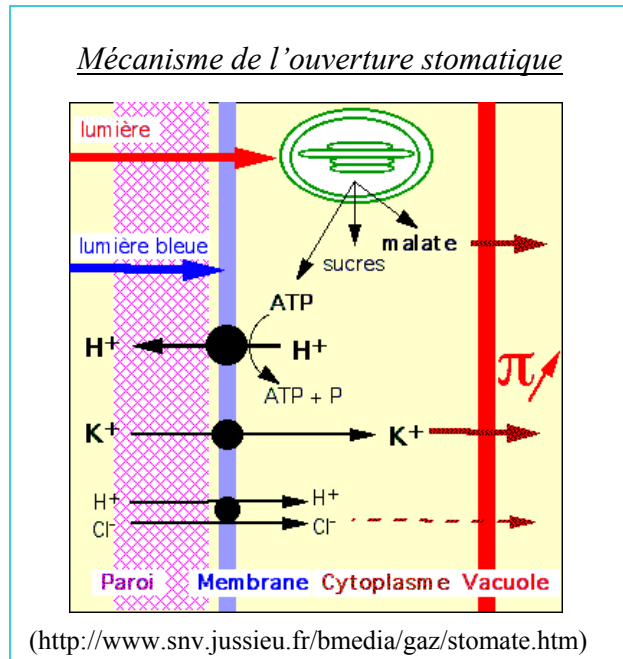


Figure I.9. Schéma du mécanisme d'ouverture stomatique

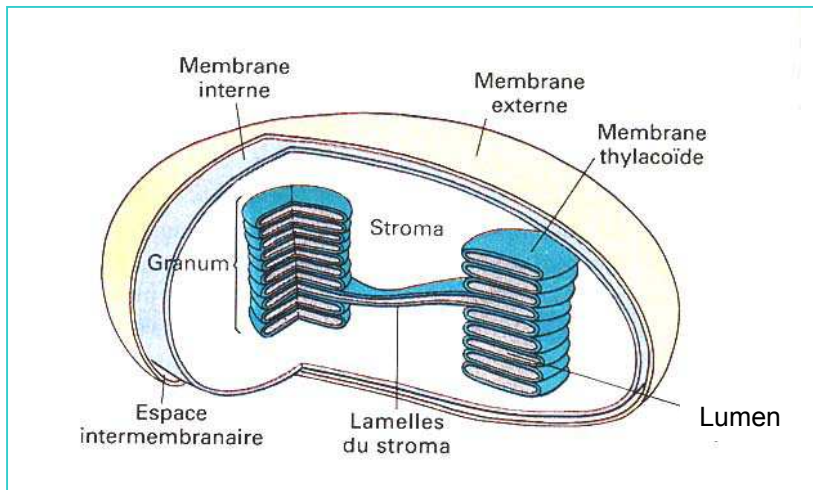


Figure I.10. Structure d'un chloroplaste

présents qu'à la face inférieure des feuilles, et d'espèce amphi-stomatique lorsqu'ils sont présents sur les deux faces.

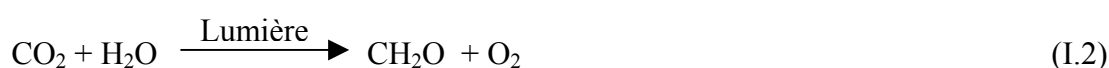
Le stomate est l'organe principal de régulation du fonctionnement hydrique et carboné des plantes puisqu'il intervient dans la régulation des échanges gazeux (Jones, 1998). Il est constitué d'un pore appelé ostiole par lequel ont lieu les principaux échanges d' H_2O et de CO_2 . Ce pore est délimité par 2 cellules réniformes s'affrontant par leur bord concave, les cellules de garde. Sous le stomate, les tissus forment une lacune, la chambre sous-stomatique (Fig. I.8). Les mouvements des ostioles des stomates régulent les échanges gazeux des plantes et jouent donc un rôle prépondérant dans la transpiration et dans l'acquisition du CO_2 .

La lumière intervient directement comme activateur de l'ouverture stomatique. Elle agit surtout par ses radiations bleues sur l'activation de la pompe H^+ -ATPase permettant ainsi l'entrée de K^+ en contre-transport, et sur l'activation de la phospho-énol-pyruvate carboxylase aboutissant à la formation de malate. Les ions K^+ et le malate servent d'osmoticum et augmentent la pression osmotique des cellules de garde, ce qui aboutit à leur gonflement par entrée d'eau provenant des cellules avoisinantes, permettant ainsi l'ouverture de l'ostiole stomatique (Fig. I.9) (Dewar, 2002; Gao *et al.*, 2002).

b. La photosynthèse

Ce paragraphe n'est qu'un rappel succinct des principaux événements intervenant dans le processus de photosynthèse.

L'équation générale de la photosynthèse est :



Chez les plantes vertes, l'organite cellulaire essentiel où s'effectue la photosynthèse est le chloroplaste. Il est constitué de structures membranaires appelées thylacoïdes ('petits sacs') empilés pour former des grana reliés entre eux par les lamelles du stroma (Fig I.10). Les membranes de ces thylacoïdes contiennent toute la machinerie cellulaire de conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique au cours de la photosynthèse.

La première étape de la photosynthèse est la capture de la lumière par les pigments assimilateurs photorécepteurs contenus dans la membrane des thylacoïdes. Les 2 principaux pigments sont les chlorophylles *a* et *b* mais on note également la présence de pigments dits accessoires : les caroténoïdes et les phycobillines. L'ensemble de ces pigments est assemblé en unités fonctionnelles : les photosystèmes (*PS*). Chacun possède une antenne collectrice (un

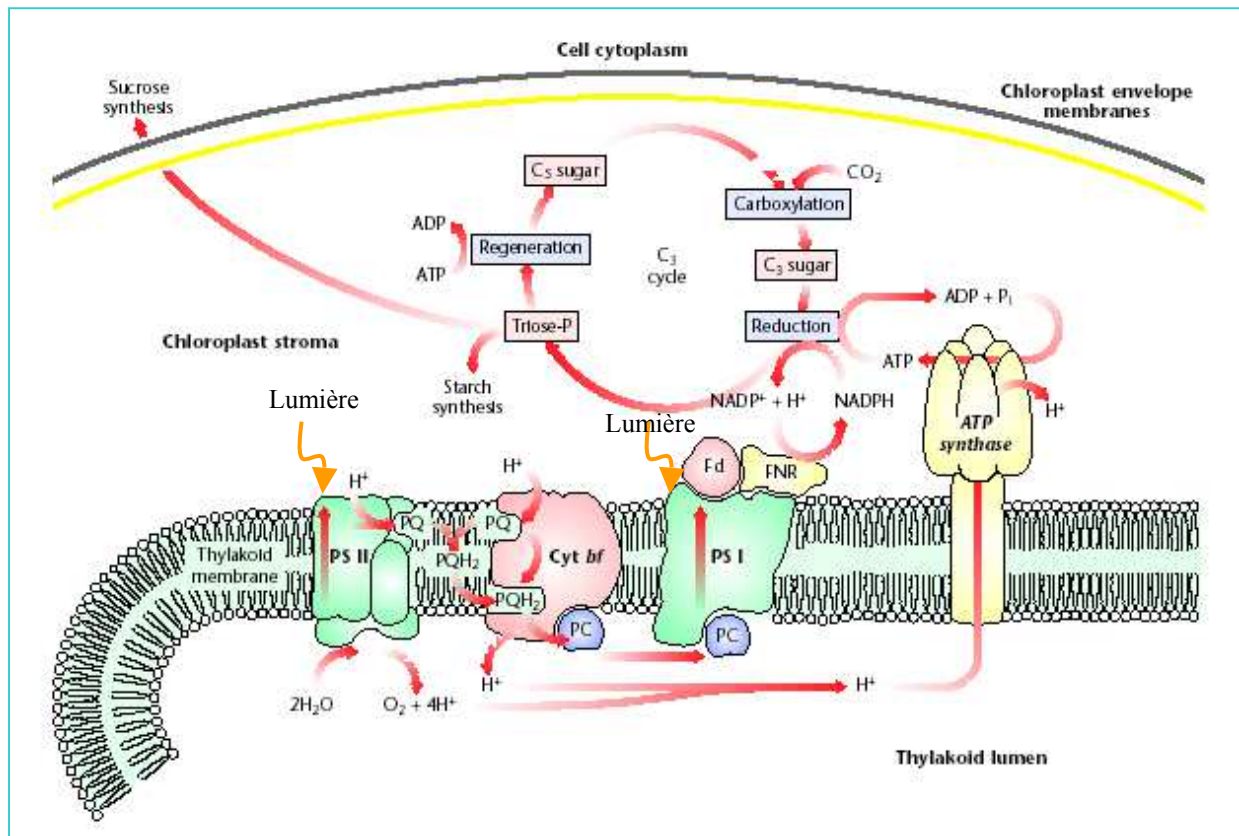


Figure I.11. Schéma récapitulatif des réactions photochimique et chimique de la photosynthèse et de leur localisation cellulaire (D'après Ort et Whitmarsh, 2001).

PSII : photosystème II ; PSI : photosystème I ; PQ et PQH₂ : plastoquinone et plastoquinone réduite ; cyt :cytochrome ; PC : plastocyanine ; Fd : ferredoxine ; FNR :ferredoxine-NADP réductase

ensemble de 200 à 300 molécules de pigments surtout de chlorophylle *a*) qui capte l'énergie photonique, la transfère de molécules en molécules jusqu'à atteindre le centre réactionnel constitué de protéines spécialisées dans le transfert d'électrons ainsi que 2 molécules de chlorophylle *a* formant un dimère. Seules les chlorophylles *a* du centre réactionnel sont actives pour la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique puisqu'elles ont un niveau énergétique plus bas que les autres.

Deux photosystèmes coexistent :

- le photosystème I ou P700 qui se situe dans les lamelles du stroma et dont le pic d'absorption des chlorophylles *a* est à 700nm.

- le photosystème II ou P680 qui se situe dans les lamelles des grana et dont le pic d'absorption des chlorophylles *a* est à 680nm

Ces 2 photosystèmes sont des complexes protéiques transmembranaires.

La photosynthèse se réalise en 2 phases (Fig. I.11) (Ort et Whitmarsh, 2001) :

- une phase photochimique (ou phase claire) au cours de laquelle les photosystèmes vont permettre la formation de NADPH par un transfert d'électron par une chaîne d'oxydo-réduction (on parle de schéma en Z).

Au cours de cette phase, le photosystème II est activé sous l'action de la lumière, il cède un électron à un accepteur d'électron : la phéophytine A, qui à son tour va le transférer en série à des plastoquinones. Ces molécules libèrent $2H^+$ dans le lumen et cèdent un électron à un complexe de cytochromes qui eux-même vont le transmettre à une plastocyanine. Cette chaîne de transfert acyclique d'électrons s'effectue dans la membrane du thylacoïde.

L'électron perdu initialement par le *PSII* est récupéré lors de la réaction de photolyse de l'eau qu'il catalyse et qui se déroule dans le lumen :



L'oxygène produit est libéré dans l'atmosphère au niveau des stomates.

D'autre part, le PSI est également activé sous l'action de la lumière (700nm). Il libère un électron à une série de protéines fer-soufre puis à une ferredoxine et une ferredoxine oxydoréductase qui va réduire les $NADP^+$ en NADPH dans le stroma du chloroplaste. L'électron perdu par le PSI est récupéré au niveau de la plastocyanine.

Les H^+ libérés dans le lumen des thylacoïdes suite à la photolyse de l'eau et à l'oxydation des plastoquinones sont utilisés comme substrat d'une ATPsynthase pompe à proton située dans la membrane des thylacoïdes et assurant la formation d'ATP dans le stroma.

- Une phase chimique (ou phase sombre) au cours de laquelle le NADPH et l'ATP formés au cours de la phase photochimique sont utilisés au cours du cycle de Calvin.

Au cours de cette phase qui se déroule dans le stroma du chloroplaste, la première étape est une étape de carboxylation qui consiste à condenser le CO₂ entré dans la feuille par les stomates avec le ribulose 1,5-biphosphate par l'action d'une enzyme la ribulose 1,5-biphosphate carboxylase oxygénase (Rubisco) pour générer un composé transitoire à 6 carbones qui est rapidement hydrolysé en 2 molécules de phosphoglycérate. Puis une phase de réduction faisant intervenir l'ATP et le NADPH aboutit à la formation de trioses-phosphate. Ces composés sont alors soit utilisés dans le stroma du chloroplaste pour régénérer le ribulose 1,5-biphosphate soit pour une mise en réserve des ressources carbonées sous forme d'amidon, soit exportés à l'extérieur du chloroplaste pour être utilisés dans la voie de biosynthèse du saccharose qui se déroule dans le cytosol de la cellule végétale.

Chez le pommier, les valeurs de photosynthèse nette diffèrent selon les sources bibliographiques. Suivant les auteurs, elles sont comprises entre 6 et 25 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹, la plupart des valeurs citées variant de 10 à 16 μmol m⁻² s⁻¹. Les valeurs maximales peuvent dépasser 19 μmol m⁻² s⁻¹ (Avery, 1977).

c. La transpiration

Une grande partie de l'eau absorbée par les racines est diffusée dans l'atmosphère sous forme de vapeur d'eau principalement par les feuilles : c'est ce qu'on appelle la transpiration. Grâce à la continuité du système sol-plante-atmosphère, la transpiration constitue un moteur pour la montée de sève dans le xylème.

Au niveau des feuilles, elle se fait par deux mécanismes :

- une partie au travers de la cuticule : l'intensité de cette transpiration dépend de l'épaisseur de la cuticule des épidermes,

- la majeure partie par les stomates.

Au niveau de la feuille, la conductance des transferts d'eau vers l'atmosphère dépend donc des régulations des mouvements d'ouverture et de fermeture stomatique qui sont quantifiés par la valeur de la conductance stomatique. Mais elle dépend aussi de la conductance de la couche limite. En effet, à la surface de la feuille, une couche limite formée d'un mélange d'air et de vapeur d'eau freine les échanges gazeux, et notamment la transpiration. La vitesse du vent diminue l'épaisseur de cette couche limite.

Au niveau d'un couvert végétal, la conductance des transferts d'eau vers l'atmosphère n'est pas seulement dépendante de la conductance de chaque feuille, mais elle est aussi

dépendante de la structure du couvert qui influence l'atmosphère interne de celui-ci notamment la résistance aérodynamique ra . Plus le couvert est haut et soumis à des turbulences, plus la résistance aérodynamique est faible, donc moins elle a de poids comparé à la résistance stomatique sur la conductance des transferts d'eau.

La transpiration d'une plante dépend du nombre de stomates et de leur localisation mais aussi de sa surface foliaire, de l'organisation spatiale de cette surface.

La transpiration est également dépendante des variables micro-climatiques telles que le rayonnement incident, l'humidité et la température de l'air.

En effet, d'après l'équation de Penman-Montheith, l'évapotranspiration d'un couvert végétal dépend d'un terme radiatif (A) et d'un terme advectif (B):

$$\lambda E = \frac{\overbrace{s(Rn-G)}^A + \overbrace{\frac{\rho C_p}{ra} VPD}^B}{s + \gamma \left(1 + \frac{rc}{ra}\right)} \quad (I.4)$$

Où E est l'évaporation du couvert ; λ est la densité de flux de chaleur latente ; s : la pente de la relation ici considérée comme linéaire entre la pression de vapeur saturante et la température ; Rn , le rayonnement net ; G , le flux de chaleur dans le sol ; ρ la densité de l'air à pression constante ; C_p , la chaleur spécifique à pression constante ; ra , la résistance aérodynamique ; VPD , le déficit de pression de vapeur ; γ , la constante psychrométrique et rc , la résistance du couvert.

3. Facteurs influençant le fonctionnement hydrique et l'assimilation carbonée des arbres

a. Effet de la lumière

L'effet de la lumière sur la photosynthèse des espèces ligneuses en C3 a fait l'objet d'un très grand nombre d'études. Une sélection de ces travaux est présentée dans ce paragraphe pour inventorier les recherches principalement réalisées sur les espèces fruitières.

La lumière peut jouer un rôle sur l'activité photosynthétique par ses composantes de quantité et de qualité. La composition de la lumière en lumière bleue ou la proportion de rouge lointain sur le rouge sombre, même à de faibles niveaux de lumière, peut avoir des effets sur la morphogenèse et l'architecture des plantes, via l'action de récepteurs lumineux comme les phytochromes (principalement sensibles à la lumière rouge clair et rouge sombre) et les cryptochromes (récepteurs dans l'UV A et le bleu) (Mancinelli, 1989; Combes, 2002).

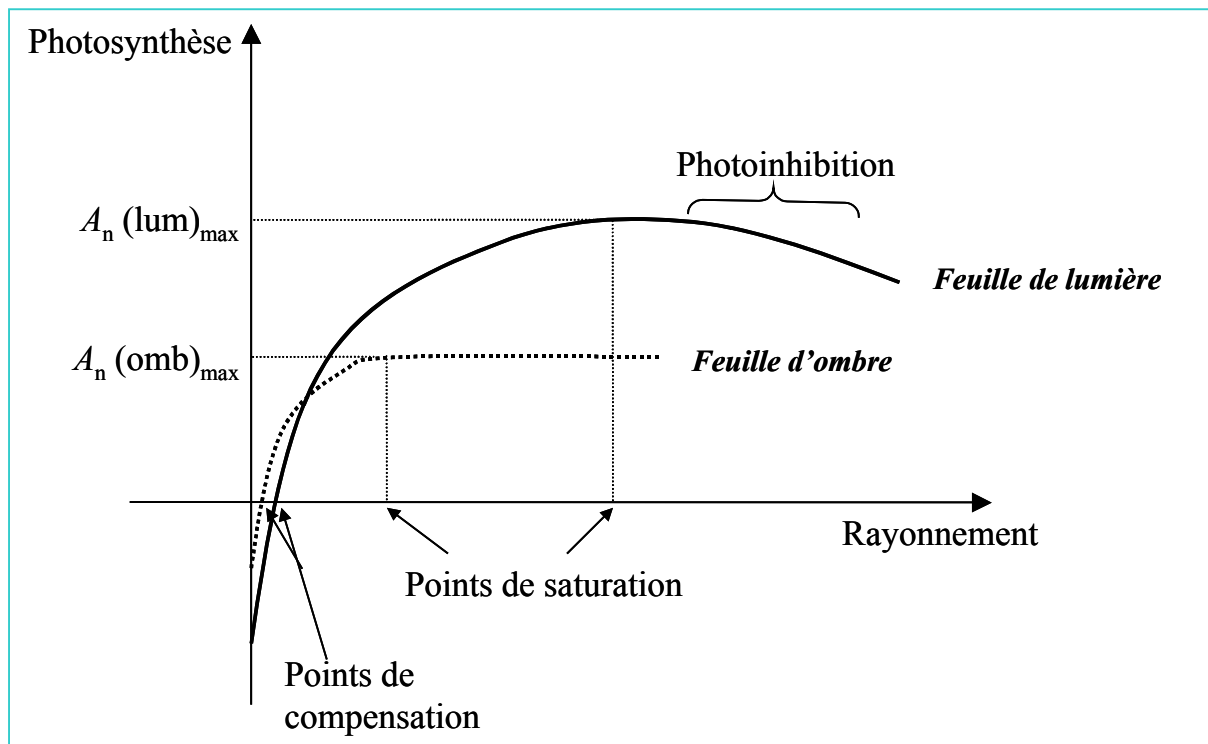


Figure I.12. Evolution de la photosynthèse d'une feuille de lumière ($A_{n(\text{lum})}$) et d'une feuille d'ombre ($A_{n(\text{omb})}$) en réponse à une variation de la quantité de rayonnement incident.

Mais la qualité de la lumière ne faisant pas l'objet de notre étude, ceci ne sera pas développé dans cette revue bibliographique.

La recherche d'une optimisation de l'interception du rayonnement solaire dans les vergers, et les effets au contraire d'une diminution du niveau de rayonnement au sein de la canopée ou de l'ombre portée d'un individu à l'autre au sein du couvert ont été à la source de nombreuses études. Elles ont notamment mis en évidence une diminution de la photosynthèse foliaire sous l'effet d'une réduction du rayonnement.

Trois situations peuvent être distinguées:

i) le comportement des feuilles de lumière, qui ont été pleinement exposées au rayonnement solaire pendant leur développement, et vis à vis desquelles un ombrage temporaire affecte le fonctionnement hydrique et carboné. Tout ombrage temporaire de ces feuilles, qu'il s'agisse d'un bref passage nuageux ou d'une journée couverte, a pour conséquence une diminution de l'assimilation nette. En effet, comme chez de nombreuses espèces fruitières en C_3 , la réponse de la photosynthèse de la feuille de pommier à la lumière comporte un plateau de saturation (Fig. I.12). On caractérise ainsi un taux maximal de photosynthèse nette, un seuil de saturation lumineuse (intensité lumineuse à partir de laquelle le taux de photosynthèse est maximal tout autre facteur restant constant) et un point de compensation lumineuse (intensité lumineuse pour laquelle la photosynthèse nette s'annule). Au delà du seuil de saturation, qui pour la feuille de lumière du pommier se situe autour de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sous les conditions de l'air ambiant, il a parfois été observé une légère diminution de la photosynthèse due au phénomène de photoinhibition (Powles, 1984; Jia et Li, 2002).

Chez le pommier, les réponses de la photosynthèse à la lumière ont également été étudiées à l'échelle de la canopée. Plusieurs auteurs ont montré des différences pour le seuil de saturation qui est plus élevé pour la canopée que pour la feuille (Lakso et Seeley, 1978; Wünsche et Lakso, 2000b). La photosynthèse intégrée à l'échelle de la journée ou du système ramifié ne présente pas de plateau de saturation, et les niveaux de photosynthèse nette par unité de surface foliaire sont moins élevés pour la canopée que pour la feuille (Lakso, 1994). Ceci varie suivant la proportion de feuilles d'ombre et de lumière et suivant la densité du feuillage, qui permet une plus ou moins bonne capture de la lumière par le système aérien des arbres. Le rayonnement diffus joue également un rôle important dans la pénétration de la lumière dans la canopée. Lors des journées nuageuses, la part de rayonnement diffus par rapport au rayonnement direct est accrue. Il a été montré que dans des conditions partiellement nuageuses, la distribution de la lumière dans la canopée était améliorée par

rapport à une journée pleinement ensoleillée (Lakso et Musselman, 1976). La pénétration de la lumière dépend aussi des propriétés optiques foliaires. Ces propriétés sont définies par la part relative de l'énergie lumineuse qui est absorbée (absorbance), réfléchi (réflectance) et transmise (transmittance) par la feuille (Combes, 2002).

ii) l'effet d'un ombrage permanent lors de l'expansion foliaire. Il détermine le développement d'une feuille d'ombre par opposition à celui des feuilles de lumière qui ont été pleinement exposées au rayonnement solaire pendant cette même période (Boardman, 1977; Barden, 1978). L'ombrage entraîne alors de profonds changements à la fois structurels et fonctionnels. Chez la plupart des espèces fruitières dont le pommier, les feuilles développées à l'ombre sont moins épaisses, moins denses (Barden, 1974) et contiennent moins de protéines par unité de surface que les feuilles de lumière (DeJong et Doyle, 1985). Il en résulte une nette diminution des capacités photosynthétiques (Kappel et Flore, 1983; Barritt *et al.*, 1987; Hampson *et al.*, 1996 ; Rosati *et al.*, 1999). Les points de compensation à la lumière (Fig I.12) et au CO₂ sont abaissés, ainsi que la respiration, ce qui est notamment dû à de moindres besoins de maintenance.

iii) L'effet d'un ombrage permanent après la fin de l'expansion foliaire. Un ombrage durable pendant cette période entraîne une réduction du taux de saturation lumineuse de la photosynthèse (Barden, 1977; Porpiglia et Barden, 1980). Marini et Sowers (1990) ont également mis en évidence que chez le pêcher, l'ombrage se traduit par des modifications structurales comme la réduction de la masse surfacique des feuilles et ceci d'autant plus que l'ombrage est intense et qu'il est appliqué sur des feuilles jeunes ; cet effet serait réversible.

La lumière joue également un rôle important dans la régulation de la transpiration mais de manière moins directe. En effet, la transpiration est stimulée par la demande évaporative qui dépend elle-même du rayonnement intercepté et du déficit de pression de vapeur de l'air. Les réponses du fonctionnement photosynthétique et hydrique à la lumière sont fortement dépendantes de la régulation stomatique. La réponse de la photosynthèse à une variation ponctuelle de l'intensité lumineuse décrite ci-dessus est du même type que les réponses de la conductance stomatique à la lumière (Warritt *et al.*, 1980).

b. Effet de la température

L'effet de la température sur la productivité est complexe, car elle influence la plupart des processus physiologiques, qu'il s'agisse du fonctionnement des sources et des puits de carbone.

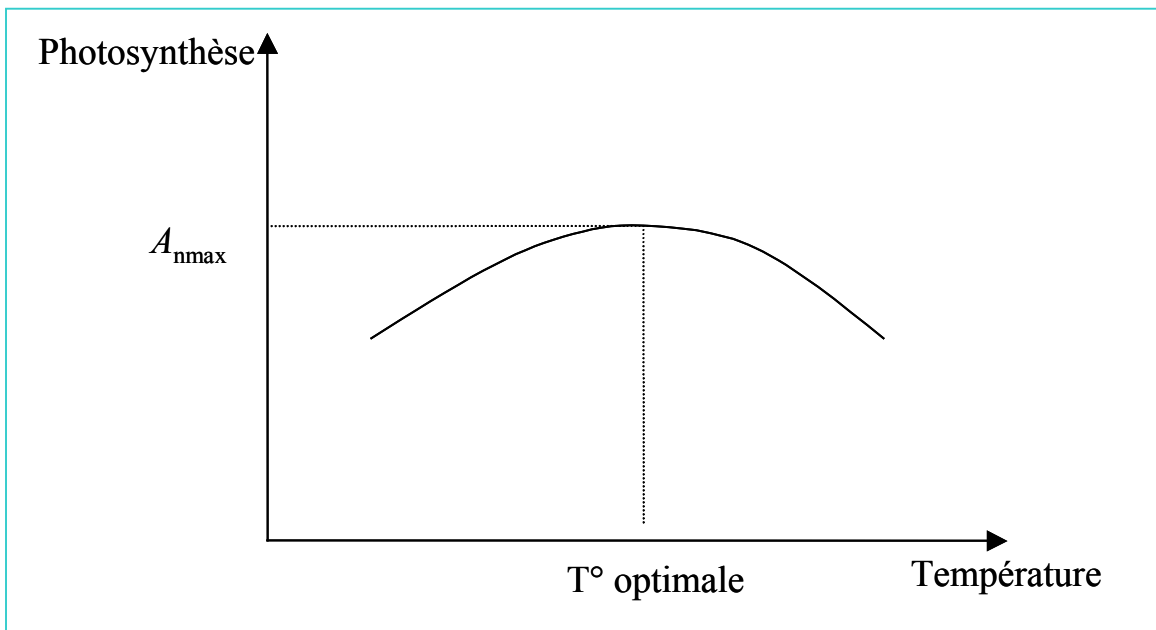


Figure I.13. Evolution de la photosynthèse d'une feuille en réponse à une variation de la température.

Pendant la saison de végétation, l'effet à court terme de la température sur l'activité photosynthétique a été décrit chez de nombreuses espèces comme suivant une courbe en cloche (Seeley et Kammereck, 1977; Berry et Bjorkman, 1980; Battaglia *et al.*, 1996) (Fig. I.13). En réponse à une augmentation de température, la photosynthèse nette présente d'abord une phase ascendante, atteint une valeur maximale pour une température optimale, puis présente une phase descendante. Les valeurs des pentes ascendante et descendante et de la température optimale sont variables suivant les espèces (Berry et Bjorkman, 1980) et suivant l'âge des feuilles (Battaglia *et al.*, 1996). Une étude de Moon *et al.* (1987) a également mis en évidence une variabilité intra-spécifique de cette température optimale entre cultivars de myrtilier et a présenté ce caractère comme héritable. Il sera donc intéressant de considérer dans notre étude la variabilité de ce paramètre entre les cultivars de pommier.

L'effet de la température sur les paramètres de fonctionnement photosynthétique a été étudié par Dreyer *et al.* (2001) chez différentes espèces ligneuses. Une forte dépendance des paramètres J_{\max} , V_{\max} et R_d à la température a été mise en évidence ainsi qu'une variabilité inter-spécifique de cette réponse. Selon divers auteurs (Seeley et Kammereck, 1977; Lakso et Seeley, 1978; Higgins *et al.*, 1992; Pretorius et Wand, 2003), la photosynthèse nette de la feuille de pommier est peu affectée entre 15° et 35°C et présente un optimum de température voisin de 30°C. En absence de fruits, une réduction d'environ 5°C de la température optimale a été observée par Pretorius et Wand (2003). Ce point sera développé ultérieurement. L'effet des fortes températures sur la photosynthèse fait intervenir différents processus. Certains auteurs ont montré une désactivation progressive de l'activité de la Rubisco au delà de 37°C dû à la diminution de la capacité d'une activase nécessaire à son activation (Crafts-Brandner et Salvucci, 2000). D'autres auteurs ont également décrit une diminution du transfert d'électrons et de la capacité de régénération du ribulose 1,5-biphosphate comme limitant la photosynthèse pour des températures supérieures à 35°C (Wise *et al.*, 2004). Rares sont cependant les études qui échappent à la confusion des effets, car l'augmentation de la température de l'air s'accompagne généralement d'une augmentation du *VPD* (Déficit de Pression de Vapeur) si l'humidité de l'air n'est pas régulée au cours de l'expérimentation.

L'effet de la température sur la régulation stomatique est variable : la température optimale pour la conductance stomatique varie selon les espèces et les expérimentations entre 20°C et 30°C (Berry et Bjorkman, 1980). La température a un effet direct sur la conductance stomatique, les fortes températures (>35°C) provoquant une fermeture des stomates, mais elle a également un effet indirect : les fortes températures provoquent une augmentation de la

photorespiration produisant ainsi de plus fortes concentrations internes en CO₂ ce qui entraîne une fermeture des stomates (Hofstra, (1969) cité par West (1976)).

A l'échelle de la canopée, différents auteurs ont décrit pour le pommier une température optimale de l'activité photosynthétique comprise entre 25° et 30°C (Lakso, 1994). A cette échelle plus intégrée, la température joue sur le bilan carboné global via la photosynthèse du système foliaire, mais également via la respiration de maintenance de l'ensemble des organes, qui est augmentée par les fortes températures.

c. Effet de l'eau

Nous ne traiterons dans ce paragraphe que des effets du déficit hydrique et non des effets de l'excès d'eau, qui en milieu méditerranéen est une situation très peu rencontrée durant la saison estivale. Le déficit hydrique peut avoir deux origines : le déficit hydrique du sol et le déficit de saturation de l'air.

La réponse du pommier au déficit hydrique du sol sera assez peu développée ici, car les parcelles expérimentales étant régulièrement irriguées tout au long de la saison de végétation, cette situation n'a pas été rencontrée en principe au cours de ce travail.

On recense très peu d'études concernant la variabilité de réponses au stress hydrique des différents cultivars de pommier. Seuls Atkinson *et al.* (2000) ont mis en évidence une sensibilité variable au stress hydrique de divers porte-greffes. Chez le pommier, la réponse à un stress hydrique du sol dépend aussi du moment de la saison où il intervient. En début de saison, le pommier se comporte comme une espèce assez tolérante au stress hydrique et maintient des niveaux élevés de potentiel hydrique foliaire en freinant sa transpiration. Ceci correspond à un comportement d'espèce évitante ou isohydrique (Valancogne, 1995; Tardieu et Simonneau, 1998). La balance entre photosynthèse et transpiration est alors favorable à l'assimilation, et ce comportement entraîne une bonne efficacité d'utilisation de l'eau transpirée (CO₂ fixé rapporté à la quantité d'eau transpirée). Progressivement, au cours de l'été, en période de croissance des fruits, ce comportement devient progressivement anisohydrique. Sur des pommiers cultivés en pots, Lankes (1985) a montré qu'un stress hydrique avait des conséquences variables en fonction de sa date d'application : pour un stress précoce, un comportement d'évitement par régulation stomatique est noté, avec pour conséquence un accroissement de l'efficacité de l'utilisation de l'eau ; pour un stress plus tardif, la régulation osmotique est davantage impliquée, et le stress se traduit alors par une diminution de l'efficacité d'utilisation de l'eau. La présence de fruits sensibilise donc les arbres au stress hydrique, ce que signalent aussi Wibbe et Blanke (1997). Enfin, à l'automne,

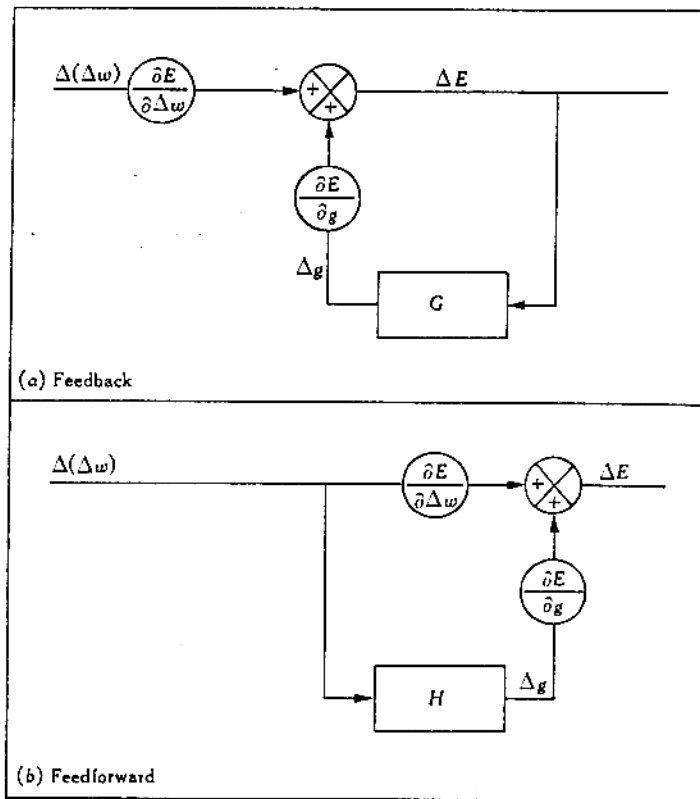


Figure I.14. Schéma représentant les réponses feedback (a) et feedforward (b) de la conductance stomatique (g) à des variations d'humidité de l'air (Δw). (E =transpiration ; H = enthalpie) (D'après Farquhar, 1978)

après la récolte des fruits, le retour au comportement d'évitement du stress hydrique par régulation stomatique a été souligné par Proctor (1981), et plus récemment par Pretorius et Wand (2003).

Différents mécanismes semblent intervenir lors d'un stress hydrique. L'intervention de l'acide abscissique (ABA), considéré comme messager de stress, provoque la fermeture des stomates (Kriedemann *et al.*, 1972; Tardieu et Davies, 1992; Dreyer *et al.*, 1995). Mais les variations de conductivité hydraulique du xylème ont également été décrites comme intervenant dans les modifications de la conductance stomatique (Schulze, 1986). Ceci a été discuté par la suite par Yoon (1999) qui a montré qu'une embolie partielle des vaisseaux des tiges de pommier n'avait pas d'effet notable sur la conductance stomatique foliaire.

En milieu méditerranéen, le déficit hydrique de l'air est important à considérer, car il s'agit d'une situation rencontrée quotidiennement durant toute la période estivale. De nombreux auteurs ont décrit une modification de la conductance stomatique, de la transpiration, et du fonctionnement de l'appareil photosynthétique en réponse au déficit de saturation de l'air. Ce sont essentiellement les stomates qui répondent à ce stress et de manière extrêmement rapide (Fanjul et Jones, 1982). Dans la littérature, deux types de mécanismes de réponse de la conductance stomatique au *VPD* ont été décrits : une réponse qualifiée de 'feedback' et une réponse qualifiée de 'feedforward' (Fig. I.14), (Cowan, 1977; Farquhar, 1978; Schulze, 1986). Dans le cas d'une réponse de type feedback, le changement du taux de transpiration résultant de l'accroissement du *VPD* provoque une réduction de la conductance stomatique laquelle exerce elle-même un effet d'inhibition de la transpiration, formant ainsi une boucle de rétroaction. Dans le cas d'une réponse de type feedforward, les variations de *VPD* entraîneraient une modification de la conductance stomatique indépendamment du flux de transpiration. Ce deuxième mécanisme plus rare (Monteith, 1995) est évoqué comme apparent, en fonction des conditions expérimentales, par Franks *et al.* (1997) chez 2 espèces tropicales et par MacFarlane *et al.*, (2004) chez l'Eucalyptus. La photosynthèse diminue aussi en réponse à une augmentation du *VPD*, mais de façon moins rapide que la conductance stomatique, favorisant ainsi une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau (*WUE*). (Flore *et al.*, 1985).

Chez le pommier, quelques travaux ont mis en évidence une variabilité de la réponse de la conductance stomatique au *VPD* entre différents porte-greffes (Cohen et Naor, 2002; Li *et al.*, 2002).

d. Evolution diurne et saisonnière des échanges gazeux

Les échanges gazeux sont soumis à des fluctuations dans le temps, que ce soit à l'échelle de la journée, ou à l'échelle de la saison de végétation. Quelques études ont décrit des valeurs de photosynthèse et de transpiration plus élevées durant la matinée que pendant l'après midi pour des conditions de rayonnement similaires (Landsberg *et al.*, 1975; Cheng et Luo, 1997). Chez le pommier, une réduction des échanges gazeux intervient au cours de l'après-midi, mais elle est moins facilement observée en début de saison, lorsque tous les rameaux sont actifs, qu'en fin de saison (Flore et Lakso, 1989). La diminution de l'activité photosynthétique au cours de l'après-midi est imputée à la fermeture progressive des stomates qui pourrait résulter d'une augmentation de la température et surtout du *VPD* (Lakso, 1994) comme cela a été indiqué ci dessus, ou encore d'une augmentation diurne de la production d'acide abscissique par les racines en réponse à un dessèchement du sol.

La capacité de photosynthèse nette évolue aussi au cours de la saison de végétation, ce qui a été décrit chez diverses espèces forestières (Wilson *et al.*, 2001; Kosugi *et al.*, 2003). Elle augmente rapidement chez la jeune feuille, atteint un maximum au moment de sa pleine expansion, puis décroît progressivement. Chez le pommier, la décroissance des capacités photosynthétiques des feuilles bien éclairées n'a été observée que tardivement dans la saison, avec un maintien de leurs capacités maximales d'assimilation nette pendant plus de quatre mois (Porpiglia et Barden, 1980; Fujii et Kennedy, 1985). Ce maintien pourrait dépendre de la présence de fruits.

e. Influence des fruits

La production de matière sèche dépend principalement de la surface foliaire et de sa capacité d'interception lumineuse. Mais il a été démontré que la capacité de conversion de l'énergie lumineuse en matière sèche était augmentée en présence d'une forte charge en fruits (Avery, 1977; Palmer, 1992). Chez de nombreuses espèces fruitières, dont le pommier, il est en effet avéré que la présence de fruits stimule la photosynthèse des feuilles avoisinantes (Palmer *et al.*, 1997; Syversten *et al.*, 2003; Urban *et al.*, 2003) ou même la photosynthèse à l'échelle de la canopée (Blanke, 1997; Giuliani *et al.*, 1997; Wünsche *et al.*, 2000). La force d'appel des puits stimule l'ouverture stomatique (Jones et Cumming, 1984; DeJong, 1986). Comme la transpiration est plus fortement stimulée, résultant du maintien de valeurs élevées de g_{sw} , la présence de fruits aboutit à des valeurs plus faibles de *WUE* (Gucci *et al.*, 1994). L'effet de la charge en fruits est plus ou moins marqué selon le moment de la journée, selon la période de la saison et selon la densité de la canopée : l'absence de fruits réduit plus la

photosynthèse l'après-midi que le matin, surtout au cours des mois de juin et juillet, après la période de forte croissance végétative (Fujii et Kennedy, 1985; DeJong, 1986; Gucci *et al.*, 1991) et pour les canopées les plus clairsemées (Gucci *et al.*, 1994). En absence de fruits, un engorgement des feuilles par les assimilats réduirait leur photosynthèse : on parle de feedback négatif (Iglesias *et al.*, 2002). Mais cette hypothèse est parfois sujette à controverse (Schechter *et al.*, 1994). La résolution de cette apparente contradiction passe par un examen dynamique des relations entre force de puits et photosynthèse, ce qui est souligné par Palmer *et al.*, (1997).

E. Modélisation des capacités fonctionnelles des arbres. L'apport d'un modèle structure-fonction pour la simulation du fonctionnement intégré d'un arbre.

1. Modèle de transfert radiatif et d'interception du rayonnement

L'interception du rayonnement est un facteur déterminant pour les capacités de photosynthèse et de transpiration des plantes. Elle est donc importante à considérer lorsqu'on examine la productivité et l'utilisation de l'eau. Depuis les années 70, de nombreux modèles ont été développés permettant d'estimer au mieux l'interception du rayonnement par les couverts végétaux, et notamment les arbres fruitiers (Johnson et Lakso, 1991). L'interception du rayonnement dépend essentiellement de la structure du couvert (surface, inclinaison et organisation spatiale des feuilles) dont la représentation dans les modèles peut varier.

De nombreux modèles de transfert radiatif ont été développés, pouvant être classés en 4 catégories suivant le type de représentation du couvert (Combes, 2002; Parveaud, 2002) :

- Les modèles géométriques simples. Les plantes sont décrites par des formes géométriques simples (sphères, cônes, ellipses, polygones...) et des équations paramétriques. La transmission du rayonnement à travers ces volumes est alors calculée de manière empirique. Dans le cas des arbres fruitiers, les premiers travaux de Jackson et Palmer (1972) ont utilisé une simplification de ce type d'approche pour le calcul de l'interception lumineuse d'un verger. Leurs études ont porté sur l'effet de la modification de la forme du couvert, assimilé à un ensemble de formes géométriques opaques, en vue d'optimiser l'interception du rayonnement disponible en périphérie du couvert.

- Les modèles du type 'turbid medium' (milieu diffusant). Le couvert est assimilé à un nuage de points constituant un milieu trouble homogène et représenté d'après 2 fonctions statistiques : la fonction de densité de surface foliaire et la fonction de distribution des angles (élévation et azimut) des feuilles. La densité de surface foliaire est généralement décrite par l'indice foliaire ou *LAI* (Leaf Area Index), qui correspond au rapport de la surface foliaire à la surface de sol. La distribution des angles azimutaux est généralement uniforme et donc représentée de manière aléatoire, tandis que l'inclinaison est prise en compte de façon discrétisée par la distribution du pourcentage de surface foliaire dans chaque classe d'angle. Le calcul de l'atténuation du rayonnement suit la loi exponentielle de Beer-Lambert :

$$I = I_0 e^{-cD} \quad (I.5)$$

Où I représente le rayonnement direct, I_0 le rayonnement incident, c le coefficient d'extinction et D la densité de surface foliaire traversée par le rayon. Pour tenir compte du profil vertical de densité foliaire, ces modèles peuvent considérer plusieurs strates horizontales de couvert (approche multi-couche : Leuning *et al.*, 1995). L'approche turbid medium s'appuie sur deux principales hypothèses simplificatrices : une hypothèse de répartition aléatoire de la surface foliaire, qui est une limite importante de ce type d'approche, et une hypothèse de très petite surface élémentaire des feuilles. Dans certains travaux ultérieurs, nécessitant la description de plusieurs composantes de végétation, l'équation de Beer Lambert a été utilisée en combinaison avec des lois de répartition du rayonnement lumineux entre différentes composantes de végétation, comme par exemple dans le modèle RIRI (Sinoquet et Bonhomme, 1992).

- Les modèles mixtes. Ces modèles associent une représentation géométrique simplifiée du couvert à une description statistique de la distribution de la surface foliaire. Le calcul de l'atténuation du rayonnement à travers le couvert se fait suivant une loi de Beer-Lambert. Ce type de modèle a été utilisé dans le cas des arbres fruitiers (Jackson et Palmer, 1979; Jackson et Palmer, 1980).

- Les modèles infographiques (approche surfacique, selon Combes, 2002). Dans ce type de modèle, la forme de chaque organe de la plante est représentée géométriquement par des surfaces élémentaires simples (souvent des triangles) appelées 'primitives'. Cette triangulation permet de décrire la position, l'orientation, les dimensions et la surface de tous les organes afin d'aboutir à la représentation de maquettes tridimensionnelles. Ceci représente un niveau de description très élevé et réaliste, qui est utile lorsque l'on veut aboutir à une évaluation précise de l'interception du rayonnement à l'échelle foliaire. Ce mode de

représentation est par exemple mis en œuvre dans l'application Mir-Musc-Radbal (Dauzat et Eroy, 1997), destinée au calcul de bilan radiatif et à la cartographie de l'interception lumineuse.

2. Modèles d'acquisition du carbone

Pour une quantité de lumière interceptée donnée, l'acquisition du carbone dépend principalement des mouvements stomatiques et de l'activité photosynthétique du feuillage. De nombreux modèles de régulation stomatique et de photosynthèse ont donc été développés chez un grand nombre d'espèces végétales.

Concernant la régulation stomatique, les phénomènes biologiques intervenant dans la régulation stomatique n'étant pas encore totalement définis, la plupart des modèles ont été développés sur la base de relations empiriques. Les 2 principaux modèles existants, qui ont été largement repris dans la littérature et adaptés à diverses espèces, sont les modèles de Jarvis (Jarvis, 1976) et de Ball-Woodrow-Berry (ou BWB) (Ball *et al.*, 1987).

Le modèle de Jarvis repose sur le concept d'une variation de la conductance stomatique en réponse à différentes variables environnementales, telles que la lumière (dans le *PAR*), la température de la feuille (T_1), le déficit de pression de vapeur (*VPD*), le potentiel hydrique foliaire (ψ_1) et la teneur en CO_2 atmosphérique (C_a). Le formalisme de ce modèle implique comme hypothèse simplificatrice l'effet indépendant de ces différents facteurs. L'équation générale de ce modèle est la suivante :

$$g_{sw} = g_{swmax} \cdot f1(PAR) \cdot f2(T_1) \cdot f3(VPD) \cdot f4(C_a) \cdot f5(\psi_1) \quad (I.6)$$

Le modèle BWB s'appuie quant à lui sur le concept du couplage de la conductance stomatique de la feuille g_{sw} avec l'humidité relative de l'air à sa surface (h_s), la concentration en CO_2 à sa surface (C_s) et la photosynthèse (A). L'équation générale de ce modèle est la suivante :

$$g_{sw} = b + m A h_s / C_s \quad (I.7)$$

Où m est un coefficient empirique et b une constante.

Ce modèle n'est pas mécaniste puisqu'il prend en compte C_s alors que le stomate répond à la variable C_i (concentration en CO_2 dans la chambre sous stomatique). Il a donc été modifié par (Leuning, 1995) qui l'a rendu semi-mécaniste de la manière suivante :

$$g_{sw} = b + m A / [(C_s - \Gamma)(1 + D_s / D_0)] \quad (I.8)$$

où Γ est le point de compensation au CO_2 , D_s est le déficit d'humidité et D_0 un coefficient empirique. L'ajout de Γ a permis une meilleure prise en compte des variations de g_{sw} à de faibles valeurs de C_s et l'introduction de D_s une prise en compte de la variable C_i puisque C_i / C_s varie en fonction de D_s .

Ces types de modèles sont assez simples et prédisent assez bien la conductance stomatique en réponse à diverses conditions, mais ne prennent pas du tout en considération les mécanismes de régulation.

Chez le pommier, peu de modèles de conductance stomatique ont été appliqués.

L'un des premiers a été celui de Thorpe *et al.* (1980) qui s'appuie sur l'équation suivante :

$$g_{sw} = g_r [(1 - \alpha D) / (1 + \beta / Q_p)] \quad (\text{I.9})$$

Où g_r est la conductance stomatique de référence, α la pente de la relation entre la conductance stomatique et le VPD (D) et β la sensibilité de la réponse de g_s au rayonnement (Q_p).

Différents modèles dont le modèle de Jarvis ont été évalués par Jones et Higgs (1989) chez le pommier mais les prédictions ne sont pas apparues très satisfaisantes.

Plus récemment quelques modèles semi-mécanistes ont émergé, s'appuyant sur le fonctionnement des cellules de garde. Ces modèles, complexes et plutôt cognitifs, prennent notamment en compte les variations de potentiel osmotique des cellules de garde. Ainsi, les modèles de Dewar (2002), Gao *et al.* (2002) et Buckley *et al.* (2003) ont été développés approchant au plus près la régulation stomatique.

Concernant la transpiration, les modèles s'appuient sur le concept de conservation du bilan d'énergie décrite par l'équation suivante :

$$\begin{array}{ccc} \text{Gain} & & \text{Perte} \\ \text{d'énergie} & & \text{d'énergie} \\ \underbrace{\hspace{1cm}} & + & \underbrace{\hspace{1cm}} \\ R_n & + & H + \lambda E = 0 \end{array} \quad (\text{I.10})$$

Où R_n est le gain d'énergie du système par l'absorption du rayonnement, et H et λE sont les pertes d'énergie par flux de chaleur sensible et flux de chaleur latente, respectivement par convection et évaporation.

Concernant la photosynthèse, l'effet des variables environnementales telles que la lumière, la température ou la concentration en CO₂ est bien connu. La température et la teneur en CO₂ jouent sur l'activité de la Rubisco et l'énergie lumineuse sur la vitesse de transfert des électrons pour la régénération du ribulose 1,5-biphosphate. Le modèle le plus utilisé, basé sur une approche biochimique, a été développé par Farquhar (Farquhar *et al.*, 1980) puis repris par la suite par Harley *et al.*, (1992) décrivant la photosynthèse par la relation suivante :

$$A_n = \min \{W_c, W_j, W_p\} + R_d \quad (\text{I.11})$$

Où W_c est le taux de carboxylation limitée par la quantité ou l'état d'activation de la Rubisco, W_j est le taux de carboxylation limitée par le taux de régénération du ribulose 1,5 biphosphate, W_p est le taux de carboxylation limitée par l'utilisation des trioses-phosphates et R_d est le taux de production du CO₂ provenant de la respiration mitochondriale (hors photorespiration). On néglige le plus souvent la limitation par les trioses-phosphates.

Ce modèle mécaniste doit être couplé à un modèle de conductance stomatique, car il nécessite la connaissance de la concentration en CO₂ dans la chambre sous-stomatique (C_i) comme paramètre d'entrée. En dépit de son important besoin de paramétrage, le modèle de Farquhar a été largement utilisé dans de nombreux modèles structure-fonction.

3. Les modèles structure-fonction

Pendant de nombreuses années, les modèles étudiant le fonctionnement des couverts végétaux ne rendaient pas compte de la distribution spatiale des processus physiologiques. On parlait de modèles 'big leaf', approches dans lesquelles les organes de chaque type (feuilles, fruits, tronc, racines) sont assimilés à un même compartiment sans description précise de leur organisation spatiale. L'étude des processus restait donc globalisée. Les revues bibliographiques de Gary *et al.* (1998) et Marcelis *et al.* (1998) indiquent que ces types de modèles ont été développés à l'échelle de l'individu chez les arbres fruitiers dont le pommier (Baumgartner *et al.*, 1986; Lakso et Johnson, 1990), le pêcher (Grossman et DeJong, 1994), et chez les arbres forestiers à l'échelle du couvert (Arneth *et al.*, 1999; Dai *et al.*, 2003) ou de l'individu (Raulier *et al.*, 1999). Ces modèles sont fondés sur les règles d'allocation de carbone entre compartiments, et sur la demande potentielle des organes puits dans le cas de PEACH (Grossman et DeJong, 1994), ce qui leur donne des propriétés prédictives, mais ils ne sont pas couplés avec l'architecture de la plante. Certains modèles ont aussi été développés prenant en compte la géométrie de la plante de manière simplifiée : description des dimensions de la couronne et de la surface foliaire des arbres (Thorpe *et al.*, 1978), par

exemple. D'autres modèles ont enfin décrit plus précisément l'architecture en prenant en compte le nombre d'axes primaires et secondaires et leur surface foliaire respective (Génard *et al.*, 1998).

Depuis une dizaine d'années, différents travaux ont permis le couplage de la représentation tridimensionnelle des plantes avec des modèles de fonctionnement. Ceci a été réalisé dans des modèles dits « structure-fonction » (Lacointe, 2000; Sievänen *et al.*, 2000; Sinoquet et Le Roux, 2000). Dans ces modèles, l'organisation spatiale des organes de l'arbre est décrite de manière plus détaillée.

Deux types de modèles structure-fonction coexistent :

- les modèles dits statiques qui permettent d'étudier les interactions entre architecture, fonctionnement et variables environnementales considérées à un instant « t » car la structure des arbres est un paramètre d'entrée qui n'évolue pas. Dans ces modèles, l'architecture des plantes peut être décrite avec différents degrés de précision. Il est possible, à partir d'une maquette de plante en 3D de discrétiser la canopée dans un ensemble de cellules 3D (Sinoquet *et al.*, 2001). Dans ce cas, une approche mixte de type 'turbid medium' est utilisée. D'autres modèles prennent en considération une description précise de la géométrie et de la topologie de tous les organes de la canopée des arbres permettant la reconstruction de plantes virtuelles (Godin *et al.*, 1999b; Dauzat *et al.*, 2001).

- les modèles dits dynamiques, qui permettent d'étudier les interactions entre architecture, fonctionnement et variables environnementales, et qui génèrent de nouvelles structures afin de faire évoluer les paramètres architecturaux au cours du temps. C'est le cas par exemple des modèles ECOPHYS (Rauscher *et al.*, 1990), LIGNUM (Perttunen *et al.*, 1998), SIMWAL (Balandier *et al.*, 2000) ou EMILION (Bosc, 2000). Ces modèles simulent la croissance et l'évolution de l'architecture des arbres sur plusieurs années, mais sans prendre en compte l'évolution des propriétés photosynthétiques du feuillage.

D'autres modèles ont été développés en utilisant l'approche des 'L-systems' (Prusinkiewicz, 1999), c'est à dire un formalisme mathématique initialement utilisé pour notamment simuler l'agencement des constituants d'un organisme en croissance sans prendre en compte la composante architecturale. Le couplage récent entre l'approche L-systems et un modèle de fonctionnement chez le pêcher a abouti au modèle L-PEACH (Allen *et al.*, 2004), où l'arbre est assimilé à un réseau de sources et de puits interconnectés, interfacé avec un modèle d'environnement lumineux. La simulation du fonctionnement repose sur les flux de carbone assimilés. Ce type d'approche pourrait prendre de plus en plus d'importance pour la modélisation structure-fonction (Hanan, 2004). Actuellement, le couplage structure-fonction

au sein d'un modèle qui prendrait en compte à la fois les évolutions fonctionnelles et architecturales au cours de la saison de végétation n'a pas encore été développé chez les arbres fruitiers.

F. Problématique et objectifs de l'étude.

Comme le montre cette revue bibliographique, diverses études ont mis en évidence chez le pommier une importante diversité de l'organisation architecturale au sein de l'espèce. D'autre part, quelques travaux ont également décrit à l'échelle foliaire une variabilité inter-génotypique fonctionnelle notamment en réponse à des changements environnementaux.

Suite à ces constations, différents questionnements se sont alors posés :

- L'organisation architecturale d'un arbre joue-t-elle sur ses capacités fonctionnelles à une échelle intégrée ? Si oui, en quelle proportion par rapport à la variabilité fonctionnelle foliaire ?
- Certains cultivars ont-ils des architectures plus « efficaces » en terme de fonctionnement intégré ?

Notre recherche a donc consisté dans un premier temps à comparer les caractéristiques architecturales des arbres de quatre cultivars de pommier et, dans un deuxième temps, leurs caractéristiques fonctionnelles à l'échelle foliaire en réponse aux variables environnementales afin d'identifier les paramètres à la fois structurels et fonctionnels qui les différencient. Les paramètres structuraux et fonctionnels ont été couplés grâce au paramétrage et à l'utilisation d'un modèle structure-fonction, qui a été appliqué à l'étude du fonctionnement hydrique et carboné des cultivars à l'échelle de la branche fruitière. Le modèle RATP (Rayonnement Absorbé, Transpiration et Photosynthèse) a été choisi, car il permet d'analyser les variations spatio-temporelles de la transpiration et de la photosynthèse à l'échelle intra-canopée, mais également d'analyser la variabilité fonctionnelle inter-génotypique. C'est donc un puissant outil dans le cadre de cette étude, puisqu'il permet de prendre à la fois en compte les variables architecturales et fonctionnelles, et de faciliter ainsi notre démarche de comparaison en réalisant le passage de l'échelle foliaire à l'échelle plus intégrée de la branche fruitière. En effet, notre étude se situant pendant la saison de végétation et en conditions agronomiques de charge en fruits relativement contrôlées, c'est l'échelle de la branche fruitière qui a été choisie comme niveau d'intégration des processus physiologiques analysés. Par la suite, une étude de sensibilité du modèle nous a permis de déterminer les variables qui jouent un rôle

prépondérant dans le fonctionnement intégré des arbres : poids relatif de l'architecture aérienne et des traits fonctionnels intrinsèques du feuillage. L'ensemble de ce travail constitue une démarche originale pour comparer le comportement écophysiological de plusieurs génotypes de pommier dans le but d'acquérir des connaissances sur la compréhension du fonctionnement des arbres fruitiers et à plus long terme sur leur productivité.



- Chapitre II -

*Etude comparative de la croissance
et de l'architecture aérienne
au niveau raméal et foliaire
de 4 cultivars de pommier*

II. Etude comparative de la croissance et de l'architecture aérienne au niveau raméal et foliaire de 4 cultivars de pommier

A. Introduction

L'objectif général de notre étude consiste à mettre en relation l'architecture des arbres avec leur fonctionnement physiologique intégré à l'échelle de la branche fruitière afin de comparer différents génotypes. Dans un premier temps, il a donc été nécessaire de décrire l'architecture aérienne des différents cultivars afin de dégager les caractéristiques spécifiques qui peuvent avoir une influence sur le fonctionnement de chacun. En effet, il a été démontré qu'une modification de l'architecture de l'arbre (comme la densité du feuillage et la position des rameaux dans la couronne de pommier) avait une répercussion directe sur ses capacités d'interception du rayonnement (Willaume *et al.*, 2004). Nous avons donc postulé que des différences entre les quatre cultivars d'édification du système aérien et d'organisation spatiale des rameaux à l'intérieur de la couronne des arbres ont un effet au niveau de leur capacité d'interception lumineuse ce qui se répercute au niveau de leur fonctionnement hydrique et carboné. De plus, des différences entre cultivars de dynamique de mise en place de la structure foliaire des arbres peuvent avoir des répercussions sur les périodes d'acquisition des pleines potentialités fonctionnelle du feuillage et donc sur le fonctionnement intégré à l'échelle de la saison de végétation.

Ce chapitre a donc eu pour objectif de comparer l'architecture aérienne de quatre cultivars de pommier. Dans un premier temps, une étude de la composition raméale des arbres a été entreprise afin d'identifier une éventuelle variabilité inter-génotypique qui pourrait engendrer des différences de capacité d'interception lumineuse entre génotypes. Ensuite, les différences de caractéristiques foliaires des rameaux et l'organisation et l'orientation de ces feuilles sur les rameaux ont été analysées entre les différents cultivars par la comparaison de relations d'allométrie. Puis la dynamique de mise en place de la surface foliaire des différents types de rameaux a été établie. Enfin, à partir de l'ensemble de ces descripteurs, une dynamique de mise en place de la surface foliaire des arbres des 4 cultivars a pu être reconstituée et comparée.

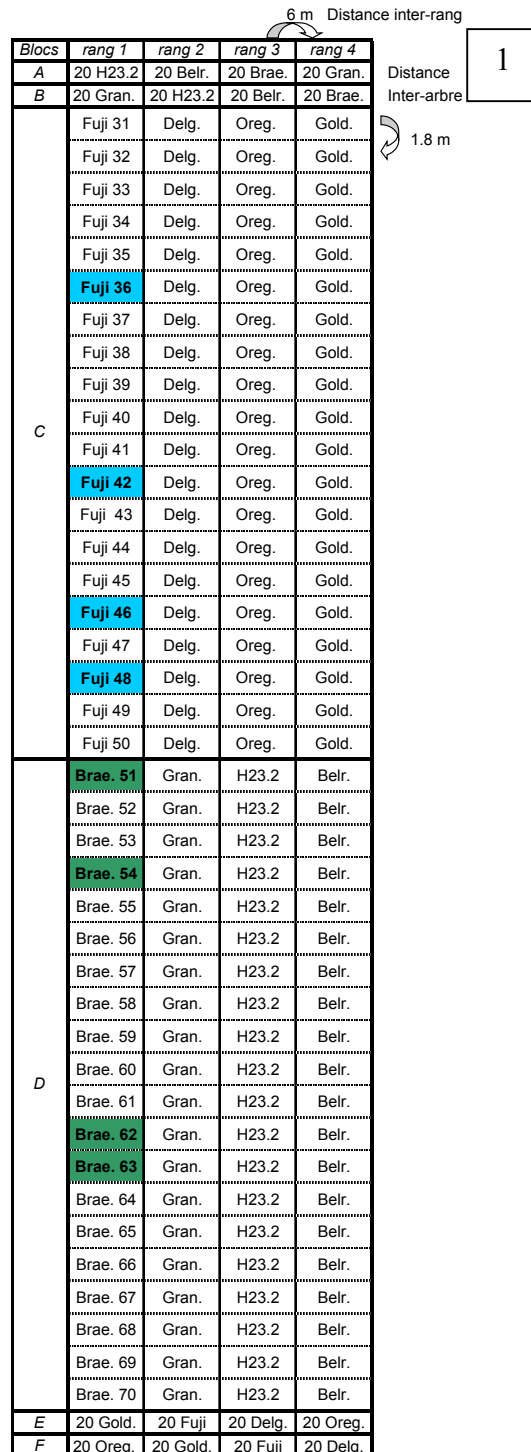
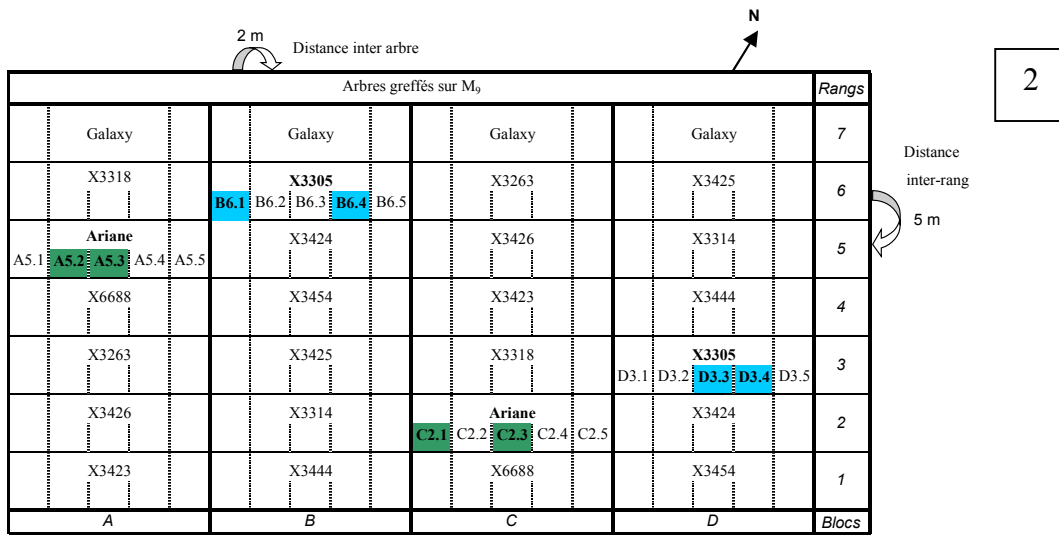


Figure II.1. Plan des 2 parcelles étudiées. Les blocs de couleur désignent les arbres étudiés pour chacun des 4 génotypes.

Parcelle 1 : arbres plantés par blocs de 20 en décembre 1994 sur 4 rangs orientés nord-sud. (génotypes étudiés : Fuji et Braeburn (Brae))

Parcelle 2 : arbres plantés par blocs de 5 en janvier 2000 sur 7 rangs orientés est-ouest. (Chaque numéro correspond à un nom d'hybride; hybrides étudiés : X3305 et Ariane)

B. Matériel et méthodes

1. Matériel végétal

Le verger expérimental de pommiers est situé sur le site de l'unité expérimentale INRA de Melgueil à Mauguio (à 15 km au sud-est de Montpellier), où le climat est de type méditerranéen. Ce verger est constitué de deux parcelles contiguës (Fig II.1).

La première parcelle, qui a été installée en décembre 1994, est constituée d'arbres plantés sur des ados par blocs de 20, suivant une orientation des rangs approximativement nord-sud. Les distances de plantation sont de 6 m entre les rangs et de 1.80 m intra-rang. Une analyse du sol (0 à 30 cm) a montré un sol de type sableux-argilo-limoneux à réaction légèrement acide (pH = 6.6), ce qui convient tout à fait à la culture du pommier lorsqu'il y a un bon drainage des sols afin d'éviter une asphyxie racinaire. Les arbres sont conduits en Solaxe, selon le schéma couramment rencontré en production (Fig II.2, Lauri et Lespinasse, 2000). Ce mode de conduite a été établi durant les premières années de plantation. Lors des 3 premières années, les branches situées en dessous de 1 m et celles concurrentes avec l'axe principal ont été supprimées. Le prolongement sommital de l'arbre a été courbé vers le nord dès qu'il a dépassé d'environ 60 cm la hauteur maximale souhaitée. Ce système permet de raccourcir le délai de mise à fruits, et d'aboutir à un bon équilibre vigueur / fructification.

La seconde parcelle a été plantée en janvier 2000. Les pommiers ont été plantés par blocs de 5 arbres suivant une orientation est – ouest des rangs, avec des distances de plantation de 5 m entre les rangs et de 2 m intra-rang. Les arbres ont été conduits en quasi non-taille, avec un palissage à la verticale de l'axe prédominant. Dans ce mode de conduite, les branches fruitières se sont développées naturellement autour du tronc.

Dans ces deux parcelles, au cours de la saison de végétation, chaque arbre a été irrigué quotidiennement par un système de microjets, à raison d'un point d'apport par arbre. Un suivi tensiométrique par des sondes Watermark^{TMIII} a permis de réguler le déclenchement de ces apports à partir d'un potentiel hydrique de sol de -50 kPa mesuré à 40 cm de profondeur (± 5 cm). Les parcelles ont été fertilisées annuellement, et régulièrement traitées contre les phyto-agresseurs, selon les conseils techniques du CETA Hérault-Vidourle. Les inter-rangs des deux parcelles ont été enherbés de manière à préserver la structure du sol et à réduire le lessivage de l'azote nitrique.

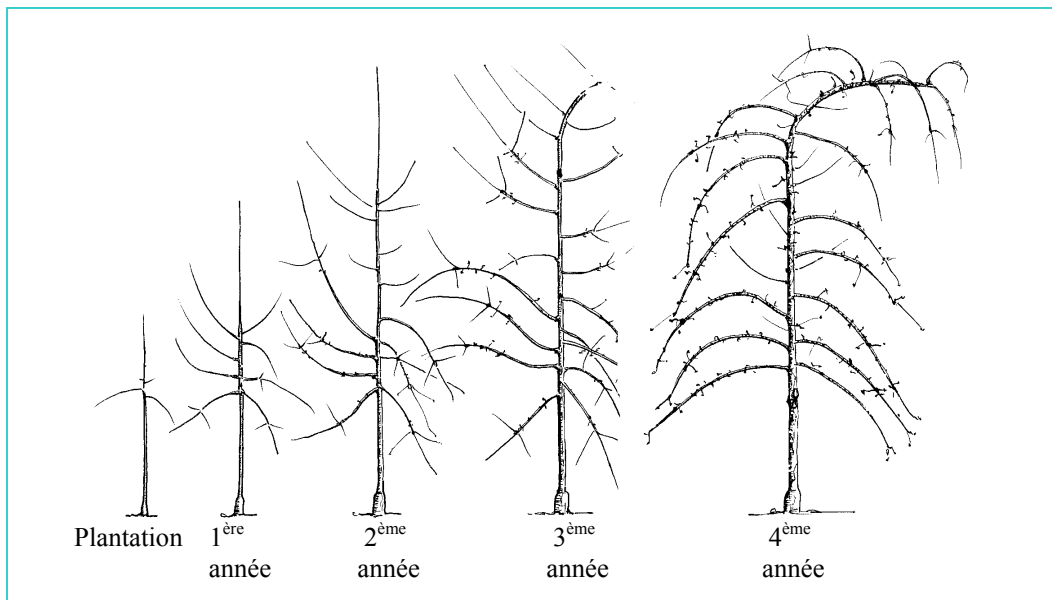


Figure II.2. mise en place du mode de conduite en Solaxe (Lauri et Lespinasse, 2000)



Figure II.3. Photographies d'un arbre pour chacun des 4 cultivars : 'Fuji', 'Braeburn', 'Ariane' et 'X3305' (en juin 2002).

L'étude a porté sur 4 cultivars de pommier (Fig II.3) :

i) Deux cultivars commerciaux, Fuji et Braeburn, qui ont été plantés dans la première parcelle et étaient donc en 7^{ème} année de croissance en place en 2001, au début de cette étude.

Fuji est issue d'un croisement Rall's Janet x Delicious (1939), réalisé au Japon. Elle est inscrite au catalogue fruitier du CTPS (Comité Technique Permanent de la Sélection des plantes cultivées) depuis 1993. Elle est cultivée en Asie, en Amérique et en France où elle représentait 2% de la production nationale en 2001. C'est une variété bicolore à forte productivité, nécessitant un fort éclaircissage des arbres afin d'éviter le phénomène d'alternance auquel elle est très sensible. 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. Il existe de nombreux mutants de coloration de cette variété parmi lesquels Rakuraku et Gunfu 2. Les fruits atteignent leur maturité en Languedoc à partir de début octobre.

Braeburn est issue d'un semis au hasard (1952) observé en Nouvelle-Zélande. Elle est inscrite au catalogue CTPS depuis 1992 et représente aujourd'hui environ 7% de la production française. C'est une variété bicolore à très forte productivité, nécessitant un éclaircissage des jeunes fruits pour éviter le phénomène d'alternance auquel elle est moyennement sensible. 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. Plusieurs mutants de cette variété existent, parmi lesquels Hillwell®, Joburn, Braesun® et Lochbuie. Ses fruits sont récoltés à partir du 1^{er} septembre en région méditerranéenne.

ii) Deux nouveaux génotypes, X6407 et X3305, qui sont des hybrides résistants aux races communes de tavelure (RT), récemment obtenus par l'INRA. Ils ont été plantés sur une seconde parcelle en janvier 2000 et étaient donc en 2^{ème} année de croissance en 2001.

L'hybride X6407 est issu de croisements successifs entre Prima (RT), Florina (RT) et Golden Delicious réalisés par la Station d'Amélioration des espèces fruitières et ornementales de l'INRA d'Angers. Cet hybride a été inscrit au Catalogue officiel sous le nom d'Ariane en 2003. Cette variété bicolore est résistante à la tavelure, peu sensible à l'oïdium, mais sensible au puceron cendré. L'arbre a une vigueur faible. Ses fruits, qui sont de couleur rouge orangé avec des lenticelles jaunes, sont d'une très bonne qualité gustative et présentent une bonne conservation. Contrairement à d'autres variétés en cours de sélection, les inflorescences maintiennent plusieurs fruits après la nouaison, ce qui impose un éclaircissage soigneux pour préserver le calibre. La maturité de récolte est atteinte à mi-septembre, peu après Braeburn.

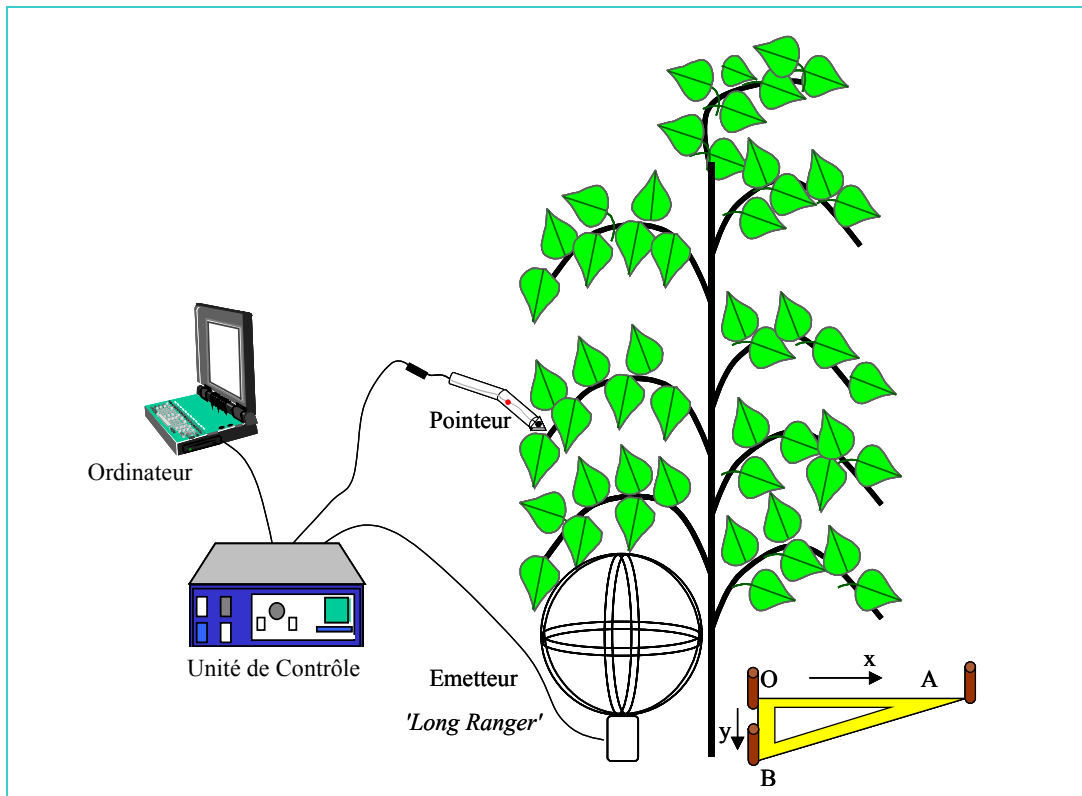


Figure II.4. Représentation du dispositif de digitalisation comprenant un pointeur, un émetteur, une unité centrale. L'équerre représente le nouveau repère, OA-OB définissant les axes x et y, par rapport auquel seront positionnés les différents points de l'arbre.

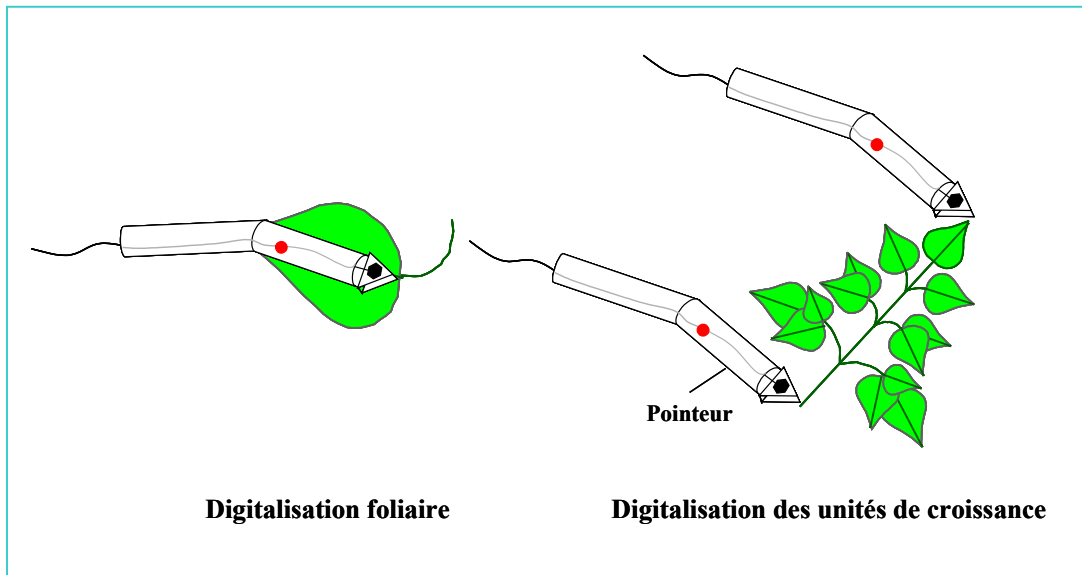


Figure II.5. Schéma de la disposition du pointeur lors de la digitalisation feuille à feuille (à gauche) : pointeur parallèle à la feuille et situé à la jonction limbe-pétiole ; ou de la digitalisation des rameaux (à droite) : un point à la base et au sommet de chaque rameau.

L'hybride X3305 est issu d'un croisement Chantecler x Baujade obtenue par la station de recherches fruitières INRA de Bordeaux (UREFV¹). Ce géotype est résistant à la tavelure et à l'oïdium. La coloration de l'épiderme est jaune monochrome. L'arbre jeune présente un port assez dressé, et présente une ramification de type acrotone. Après nouaison, les inflorescences ne maintiennent qu'un seul fruit sauf en position terminale. L'éclaircissage des fruits n'est donc pas nécessaire. Les fruits sont récoltables à Montpellier entre le 30 octobre et le 15 novembre.

Les arbres de Fuji et Braeburn sont greffés sur Pajam®1 et les arbres d'Ariane et de X3305 sur Pajam®2. Ces porte-greffe sont des sélections clonales relativement proches de Paradis Jaune de Metz (groupe M9). Ils ont un effet semi-nanifiant, limitant la vigueur des arbres et favorisant une mise à fruit rapide, ainsi qu'une productivité régulière et de bon calibre. La réduction de vigueur observée est intéressante car elle permet de limiter la hauteur et le volume de l'arbre. Le groupe des types M9 représente 85% de la production française de porte-greffe de pommiers certifiés en 2000 (Trillot *et al.*, 2002).

Lors des expérimentations réalisées en 2001, les études préliminaires ont été limitées à un seul arbre des variétés Fuji et Braeburn. Par la suite, suivant les expérimentations, l'étude a été étendue à 3 ou 4 arbres pour chacun des 4 cultivars en 2002 et 2003. Pour chaque expérimentation les effectifs d'arbre seront précisés par la suite.

2. Analyse de la composition raméale des arbres et de leurs caractéristiques foliaires et raméales.

a. Méthodes de description architecturale des arbres

➤ Matériel utilisé

La description architecturale des arbres a été effectuée à l'aide d'un système de digitalisation permettant d'acquérir les coordonnées 3D des entités décrites. Les mesures géométriques 3D ont été réalisées à l'aide d'un digitaliseur électromagnétique (Long Ranger Polhemus Inc., Colchester, VT, USA) (Fig. II.4) et du logiciel Pol 95 développé par l'UMR PIAF Clermont-Ferrand (Adam et Sinoquet, 1995). Ce logiciel permet d'enregistrer les coordonnées x, y et z fournies par le digitaliseur et de saisir manuellement la topologie de l'entité suivant le code AMAPmod (Godin *et al.*, 1999a).

¹ UREFV : Unité de Recherches Espèces fruitières et Vigne (UR 419)

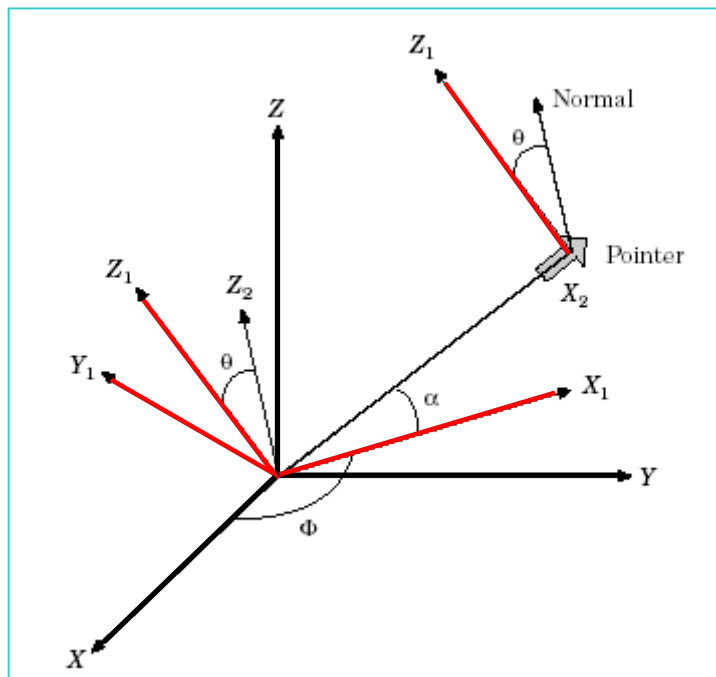


Figure II.6. Les angles d'Euler des feuilles mesurés avec le digitaliseur : l'angle d'azimut (ϕ) correspond à une rotation autour de l'axe z, l'angle d'élévation (α) à une rotation autour de l'axe y et l'angle du roulis (θ) à une rotation autour de l'axe x
(D'après Sinoquet et al., 1998).

Tableau II.1. Codes utilisés pour décrire les différents types de rameau

Code	Type de rameau
I	Inflorescence sans fruit
IF	Inflorescence avec fruit
PC	Pousse de bourse courte < 4cm
VC	Pousse végétative courte < 4cm
PL	Pousse de bourse longue > 4cm
VL	Pousse végétative longue > 4cm

Le digitaliseur comporte trois éléments : un émetteur, un pointeur et une unité centrale.

- L'émetteur est une sphère comportant 3 bobines électromagnétiques qui génèrent 3 champs magnétiques orthogonaux suivant les 3 axes x, y et z, et qui sont perceptibles jusqu'à une distance d'environ 4 m.

- Le pointeur comporte également 3 bobines dans la pointe, qui permettent de mesurer le signal envoyé par l'émetteur et de fournir ainsi les coordonnées 3D par rapport à l'origine au centre de la sphère. La pointe permet de cibler les positions précises des rameaux dans l'arbre dont on veut acquérir les coordonnées (Fig. II.5). Sur ce pointeur, peut être adaptée une « semelle » qui facilite un positionnement tangentiel à l'objet et permet d'enregistrer les angles d'Euler (le roulis, l'élévation et l'azimut) dans le cas de la digitalisation foliaire (Fig. II.5 et Fig. II.6). Dans ce cas, l'extrémité du pointeur est positionnée à la jonction entre le limbe et le pétiole et la semelle est plaquée contre la surface de la feuille dans l'axe de sa nervure centrale, ce qui permet d'enregistrer toutes les coordonnées de la feuille ainsi que son orientation.

- L'unité centrale est reliée à l'émetteur, au pointeur et à un ordinateur portable permettant d'enregistrer les coordonnées des points ciblés dans l'arbre.

➤ Méthodes de digitalisation des arbres

Trois types de méthodes ont été suivies.

i) **Digitalisation des rameaux.** Une description topologique et géométrique de branches charpentières portées par le tronc a été effectuée. La description topologique a été réalisée suivant le formalisme AMAPmod. Le codage des entités décrites permet d'aboutir à un graphe multi-échelles, prenant en compte l'agencement des pousses les unes par rapport aux autres. Le niveau de description est variable suivant l'échelle à laquelle on se place. La description a été réalisée à l'échelle des entre-nœuds. Une typologie simplifiée de la population de rameaux a permis de distinguer 3 types de pousses (Tab. II.1) : les inflorescences (avec et sans fruit : respectivement IF et I), les pousses courtes (pousses insérées sur un support végétatif dénommées 'pousses végétatives' (VC) et pousses insérées sur une inflorescence dénommées 'pousses de bourse' (PC)) et les pousses longues (végétatives (VL) et pousses de bourse (PL)). Trois symboles ont été utilisés pour décrire l'agencement de ces pousses entre elles au cours des différentes années de croissance : la ramification (+) lorsqu'un bourgeon axillaire se développe et produit un rameau latéral, la succession (<) lorsque le bourgeon terminal donne une pousse en prolongement de la

précédente, et la décomposition (/) pour détailler la composition d'une échelle donnée par l'échelle inférieure (Godin *et al.*, 1999a).

Cette méthode a été suivie lors de la description en mai 2001 des pousses 2000 et 2001 de 2 branches (d'orientation est et ouest) par arbre pour les cultivars Fuji et Braeburn. Des mesures de diamètre ont été réalisées tous les 5 nœuds, et les fruits ont été numérotés et repérés en parallèle. Ceci a permis de compléter les relevés réalisés au laboratoire sur ces arbres au cours des années 1997, 1998 et 1999 par la même méthode. Ainsi en 2001, le nombre de rameaux décrit a été de 102 pour le cultivar Fuji et de 183 pour le cultivar Braeburn.

ii) **Digitalisation du feuillage.** Une digitalisation foliaire des rameaux décrits par la première méthode a également été réalisée. La longueur et la largeur de chaque feuille ont été mesurées à l'aide d'une règle afin de pouvoir déterminer les surfaces foliaires a posteriori grâce à des relations d'allométrie établies sur des feuilles indépendantes (*cf. infra*). En juin 2001, cette description a été réalisée sur les mêmes branches que celles décrites en mai 2001 pour les arbres de Fuji et de Braeburn. Les feuilles des inflorescences et des rameaux courts les plus courts n'ont pas été digitalisées et mesurées une à une, mais simplement comptabilisées, avec un point de digitalisation acquis au centre de l'inflorescence. Les fruits ont été numérotés.

iii) **Digitalisation simplifiée.** La troisième méthode correspond à une compilation des deux méthodes précédentes. En effet, lors des années d'expérimentation 2002 et 2003, le nombre d'arbres et de rameaux à décrire ayant augmenté, un protocole simplifié a dû être adopté.

Ce protocole simplifié comporte deux étapes :

➤ une à deux branches par arbre ont été entièrement décrites en détail par la méthode de digitalisation foliaire (toutes les feuilles des rameaux de l'année ont été décrites, y compris celles des inflorescences), en couplant à ces mesures la digitalisation de la base et du sommet de l'entité porteuse. La longueur de chacun des rameaux, ainsi que la longueur et la largeur de chacune de ses feuilles ont également été mesurées. La classe d'appartenance du rameau (6 catégories suivant sa nature et sa longueur (Tab. II.1) a par ailleurs été enregistrée.

➤ lors d'une seconde étape, le reste de l'arbre a été décrit rameau après rameau grâce à la saisie d'un point de digitalisation à la base et au sommet de chacun.

En 2002, 3 arbres par cultivar ont été digitalisés. Pour les cultivars Ariane et X3305, une branche par arbre a été décrite en détail (feuille à feuille) et l'ensemble des rameaux du reste de l'arbre a été décrit par la méthode point-base, point-sommet ce qui correspond au

total à 389 rameaux décrits pour Ariane et 532 rameaux décrits pour X3305. Pour les cultivars Fuji et Braeburn, une branche par arbre a également été décrite en détail, mais seuls les rameaux situés au-dessus et susceptible de lui porter ombrage en cours de journée ont été digitalisés. Ces arbres étant beaucoup plus volumineux, leur description entière aurait demandé trop de temps. Ainsi 1342 rameaux ont été décrits pour Fuji et 1463 pour Braeburn. Le feuillage des rameaux décrits de manière simplifiée a été reconstruit a posteriori grâce à une méthode basée sur des relations d'allométrie (*cf.* chapitre IV).

De même en 2003, 2 arbres ont été décrits pour les cultivars Ariane et X3305 dont 2 branches par arbre de manière détaillée et les branches supérieures de l'arbre par la méthode base-sommet. Ainsi 843 rameaux ont été digitalisés pour Ariane et 596 rameaux pour X3305.

Ce processus de digitalisation a permis d'obtenir des maquettes des arbres étudiés. Ces maquettes comportent donc une ou deux branches décrites en détail destinées à servir de support à l'application du modèle RATP et un ensemble de branches avoisinantes dont le feuillage est reconstruit et qui sont prises en compte en raison de leur influence dans l'interception lumineuse (*cf.* chapitre IV).

b. Détermination de la composition raméale des arbres

Afin de comparer la composition raméale des arbres et des cultivars, les données de digitalisation ont été utilisées pour déterminer le nombre de rameaux de chaque type (I, IF, PC, VC, PL, VL) par branche en 2001 ou par arbre en 2002 et 2003. Ces données ont été ensuite moyennées pour chaque cultivar.

c. Relations d'allométrie foliaire et raméale

Des relations d'allométrie ont été établies à l'échelle des feuilles et des rameaux afin de comparer le nombre de feuilles, les surfaces foliaires, la distribution de ces feuilles le long des rameaux et l'orientation de ces feuilles entre les quatre cultivars. D'autre part, ces relations d'allométrie ont également permis de constituer un jeu de paramètres d'entrée nécessaires à une méthode de reconstruction du feuillage présentée dans le chapitre IV.

Relation d'allométrie foliaire :

Des prélèvements de feuilles (plus de 200 feuilles par cultivar) ont été effectués sur les 4 arbres des 4 cultivars étudiés, pour tous les types de rameaux (inflorescences, rameaux courts et rameaux longs). L'image de chaque feuille a été conservée par photocopie à l'échelle 1/1 afin de pouvoir déterminer a posteriori la surface, la longueur et la largeur par analyse

d'image avec une caméra numérique (Leica) et le logiciel Optimas (Bioscan Optimas V4.10, Edmonds, WA). Ces mesures nous ont permis de déterminer des relations d'allométrie suivantes :

Relation entre la surface foliaire individuelle (SFI, cm²) et la longueur(Lf) et la largeur(lf) de la feuille k (en cm) :

$$SFI_k = c_k Lf_k lf_k \quad (II.1)$$

Où c_k est le pourcentage de superficie du rectangle dans lequel la feuille est inscrite.

Relation entre la largeur(lf) et la longueur(Lf) d'une feuille k (en cm) :

$$lf_k = d_k \text{Ln}(Lf_k) \quad (II.2)$$

Ces relations ont été comparées entre les 4 cultivars.

Elles ont par ailleurs permis de calculer la surface foliaire (SF) de toutes les feuilles digitalisées individuellement en 2001, 2002 et 2003 sur la base des mesures *in situ* de leur longueur (L) et de leur largeur (l). Ainsi les surfaces foliaires moyennes individuelles de chaque type de rameau et le nombre moyen de feuilles et la surface foliaire totale moyenne par type de rameau ont pu être comparés entre les quatre cultivars.

Relation d'allométrie raméale

D'autre part, à partir des données de digitalisation foliaire et des relations d'allométrie foliaire, une analyse plus détaillée du nombre de feuilles par rameau et de la surface foliaire par rameau a été établie en fonction de la longueur des rameaux pour les différents types de rameaux et les différents cultivars. Des relations d'allométrie à l'échelle des rameaux ont donc été établies de la manière suivante :

Relation entre le nombre de feuilles du rameau (Nf) et la longueur du rameau (Lr) (en cm) :

$$Nf_i = a_i x_i + b_i \quad (II.3)$$

Où $x_i = Lr + c$ ou $x_i = \text{Ln}(Lr + c)$ selon les types de rameaux (*cf.* résultats) (c =constante)

Relation entre la surface foliaire du rameau (SFr) et la longueur du rameau (Lr) (en cm) :

$$SFr_j = a_j x_j + b_j \quad (II.4)$$



Figure II.7. Dispositif de mesure de la croissance primaire des rameaux longs (à gauche) et des rameaux courts (à droite)

Tableau II.2. Bilan des dates de mesure de la croissance primaire

Années	Dates de suivi de la croissance primaire	couleurs de liens	N° de date pour l'analyse statistique
2002	3-avr-02	Rouge Foncé	1
	10-avr-02	Jaune 1	2
	17-avr-02	Vert Clair 1	3
	24-avr-02	Rouge Clair	4
	3-mai-02	Vert Foncé 1	5
	17-mai-02	Jaune 2	6
	29-mai-02	Vert Clair 2	7
	14-juin-02	Vert Foncé 2	8
	1-juil-02	Bleu 1	9
	15-juil-02	Vert Clair 3	10
	30-juil-02	Blanc 1	11
	19-août-02	Vert Foncé 3	12
	3-sept-02	Bleu 2	13
	17-sept-02	Blanc 2	14
2003	7-avr-03	vert foncé	2
	15-avr-03	rouge	3
	22-avr-03	rose	4
	28-avr-03	vert clair	4bis
	6-mai-03	bleu	5
	20-mai-03	marron	6
	3-juin-03	orange	7
	17-juin-03	blanc	8
	1-juil-03	jaune	9
	17-juil-03	gris	10
	29-juil-03	noir	11
	13-août-03	rouge	12
	27-août-03	Blanc	13

Où $x_j = Lr + c$ ou $x_j = \text{Ln}(Lr + c)$ selon les types de rameaux (*cf.* résultats)

De plus, la distribution de la surface foliaire en fonction du rang de la feuille (compté à partir de la base) a été également analysée pour les rameaux les plus longs (PL et VL) pour lesquels il était assuré que la digitalisation avait été réalisée en respectant l'ordre acropète.

Distribution de la surface foliaire en fonction des angles d'Euler

Enfin, la distribution de la surface foliaire en fonction de classes d'angle de roulis, d'élévation et d'azimut ont été établie à partir des rameaux échantillons digitalisés feuille à feuille en 2002, pour chaque type de rameau et chaque cultivar. Pour le roulis, la distribution de surface foliaire a été répartie entre -180° et $+180^\circ$ en fonction de 24 classes d'angle de 15° . Pour l'élévation, la distribution de surface foliaire a été répartie entre -90° et $+90^\circ$, en fonction de 12 classes d'angle de 15° . Pour l'azimut, la distribution de surface foliaire a été répartie entre 0° et 360° , en fonction de 12 classes d'angle de 30° .

3. Méthodes d'étude de la croissance primaire des rameaux

Après avoir décrit la typologie des rameaux et leurs caractéristiques foliaires pour les différents cultivars, nous nous sommes également intéressés à leur dynamique de mise en place.

Pour cette étude, les différents types de rameaux ont été regroupés en 2 catégories : les rameaux courts (PC + VC) et les rameaux longs (PL + VL).

Afin de suivre la croissance primaire de chacun d'eux, des liens de couleur (couleurs différentes à chaque date) ont été posés périodiquement sur toutes les pousses longues en croissance et sur une grande majorité des pousses courtes pour 4 arbres entiers d'Ariane et de X3305, et sur une à deux branches par arbre pour 4 arbres de Fuji et Braeburn. Chaque lien a été placé en dessous de l'avant-dernière feuille déployée (Fig. II.7), à un rythme hebdomadaire en début de saison, lorsque la croissance la plus rapide se produit, et à un rythme bi-mensuel par la suite (Tab. II.2). Les mesures de l'allongement des rameaux (pour les rameaux longs) et du nombre de feuilles (pour les rameaux courts) entre chaque lien ont été réalisées en fin de saison avant la chute des feuilles, en précisant le type de rameaux porteur (Tab. II.1). Cette méthode nous a permis de reconstituer a posteriori la dynamique annuelle de mise en place de la surface foliaire pour les différents cultivars en 2002 et 2003.

Les effectifs des rameaux dont la croissance a été suivie ont différé selon les cultivars. Au cours des 2 années, le nombre de rameaux longs suivis chez Ariane et X3305 a été

supérieur à l'échantillon observé chez Fuji et Braeburn. Concernant les rameaux courts, les différences d'effectifs ont été moins importantes, surtout en 2003, avec une tendance à un effectif supérieur pour Fuji et Braeburn comparativement à Ariane et X3305 (cf. résultats Tab II.12). Ceci révèle donc *a posteriori* quelques hétérogénéités dans l'échantillonnage résultant principalement de la différence d'âge des arbres, qui a influencé leur composition raméale (cf. résultats, Fig. II.8).

L'effectif moyen de rameaux en croissance (Nr_i) de chaque type et à chaque date t_i a été calculé pour tous les cultivars.

La longueur moyenne des rameaux (L_i , mm) pour les rameaux longs et le nombre moyen de feuille (Nf_i) pour les rameaux courts ont été calculés à chaque date t_i pour chaque cultivar.

La vitesse de croissance des rameaux à la date t_i , (V_i , mm j^{-1}), a été calculée de la manière suivante :

$$V_i = (L_i - L_{i-1}) / (t_i - t_{i-1}) \quad \text{pour les rameaux longs} \quad (\text{II.5})$$

$$V_i = (Nf_i - Nf_{i-1}) / (t_i - t_{i-1}) \quad \text{pour les rameaux courts} \quad (\text{II.6})$$

Les durées de croissance (d_n , j) et les vitesses moyennes pondérées (V_p , mm j^{-1}) ont été calculées pour chacun des rameaux en fonction de leur date de départ (t_{n0}) et d'arrêt (t_n) individuelle, de la manière suivante :

$$d_n = t_n - t_{n0} \quad (\text{II.7})$$

$$V_p = \sum_{i=1}^n [V_i(t_i - t_{i-1})] / d_n \quad (\text{II.8})$$

Les rameaux ont été subdivisés en 5 classes en fonction de leur longueur : <10cm ; 10 à 20 cm ; 20 à 30 cm ; 30 à 40 cm et > 50 cm. La durée moyenne et la vitesse moyenne pondérée de croissance des rameaux ont été calculées pour chacune de ces classes.

La vitesse moyenne maximale de croissance (V_{imax}) de l'ensemble des rameaux a également été calculée.

$$V_{imax} = \max (V_i) \quad (\text{II.9})$$

Afin de déterminer si les différences de longueur de rameau étaient plus liées à la durée de croissance ou à la vitesse moyenne, une étude des corrélations entre ces variables a été réalisée. L'analyse des corrélations phénotypiques a permis dans un premier temps de

s'affranchir de l'effet cultivar puis une analyse des corrélations génotypiques a permis de mettre en évidence l'effet cultivar sur ces corrélations.

4. Reconstruction de la dynamique de mise en place de la surface foliaire des arbres.

Le couplage des données issues de la digitalisation et du suivi de croissance a permis de reconstituer la dynamique de mise en place de la surface foliaire des arbres.

Pour chaque catégorie de rameaux, à l'exception des inflorescences (*cf. infra*), et à chaque date, l'évolution de la proportion de la surface foliaire qu'il représente a été calculée soit en le rapportant à la surface foliaire finale totale du type de rameau considéré soit en le rapportant à la surface foliaire finale totale de l'arbre.

- Cas des inflorescences (I et IF)

Le suivi de croissance n'a pas concerné ce type de rameau, et il n'a pas été possible d'établir une dynamique de mise en place de leur surface foliaire. Celle-ci a donc été considérée comme pleinement acquise à la date du début de croissance des rameaux courts et longs, ce qui est généralement le cas.

- Cas des rameaux courts (PC et VC)

La surface foliaire des rameaux de cette catégorie (Sfr_i , cm²) a été calculée à chaque date t_i comme suit :

$$Sfr_i = Nf_i \cdot Sf \cdot Nr \quad (II.10)$$

Où Nf_i correspond au nombre moyen de feuilles déployées à la date t_i déterminé à partir des suivis de croissance, Sf à la surface foliaire individuelle (cm²) moyenne de ce type de rameau, Nr au nombre de rameaux de ce type dans l'arbre.

- Cas des rameaux longs (PL et VL)

La surface foliaire représentée par ces rameaux (Sfr_i), à chaque date t_i , a été calculée comme suit :

$$Sfr_i = Nr \cdot \sum_{j=1}^k Sf_j \quad (II.11)$$

Où k correspond au numéro de rang de la dernière feuille pleinement déployée au temps t_i le long du rameau long.

La surface foliaire relative (en %) de chaque type de rameau ($Psfr_{xi}$) a été calculée à chaque date t_i , soit en fonction de la surface finale du type de rameaux considéré dans l'arbre

(SF_x) (équ. II.12), soit en fonction de la surface foliaire finale de l'ensemble des rameaux dans l'arbre (SF_{tot}) (équ. II.13) comme suit :

$$Psfr_{xi} = Sfr_i / SF_x \quad (II.12)$$

$$Psfr_{xi} = Sfr_i / SF_{tot} \quad (II.13)$$

5. Analyse statistique des données

Les différences d'effectifs de rameaux entre arbres ou entre cultivars ont été analysées par un test de χ^2 réalisé sous Excel (V2000, Microsoft®). Pour les variables quantitatives continues, des analyses de variance (ANOVA) ont été réalisées avec le logiciel Statistica (V6, Statsoft, Inc., Tulsa, OK, USA), après vérification des conditions de normalité et d'égalité des variances (non présentées). Pour un même cultivar, les différences entre arbres ont été analysées grâce à une ANOVA imbriquée. Lorsque les différences entre arbres se sont avérées non significatives ou significative avec $P > 0.01$, l'analyse a pris en compte le regroupement des données de tous les arbres du même génotype, et en utilisant alors les individus comme répétitions dans une ANOVA à un ou plusieurs facteurs, selon les cas. Pour un facteur donné, le test de Fisher a permis d'accepter ou de refuser l'hypothèse H_0 d'égalité des moyennes. En cas d'effets significatifs, et lorsque l'effectif observé était supérieur à 10, un test paramétrique de Newman et Keuls a été réalisé de manière à identifier les différences entre groupes. Lorsque l'effectif était inférieur à 10, la normalité de la distribution pouvant ne pas être vérifiée, l'analyse des différences entre échantillons a été réalisée par un test non paramétrique de Kruskal-Wallis. En cas d'ANOVA factorielle, la significativité des interactions entre facteurs a également été testée.

Par ailleurs, les effets d'un facteur continu et d'un facteur discret sur une variable ont été analysés par une analyse de covariance utilisant le facteur continu comme covariable. Ce type d'analyse a été réalisé pour comparer les relations d'allométrie foliaire entre cultivars, les relations d'allométrie à l'échelle des rameaux entre rameaux, entre cultivars et entre année mais également les distributions de surface foliaire individuelle le long des rameaux.

C. Résultats

1. Composition raméale des arbres.

Le nombre de rameaux de chaque type est présenté dans la Figure II.8. En 2001, les deux branches étudiées pour chaque cultivar étaient similaires, comme l'a révélé l'analyse de χ^2

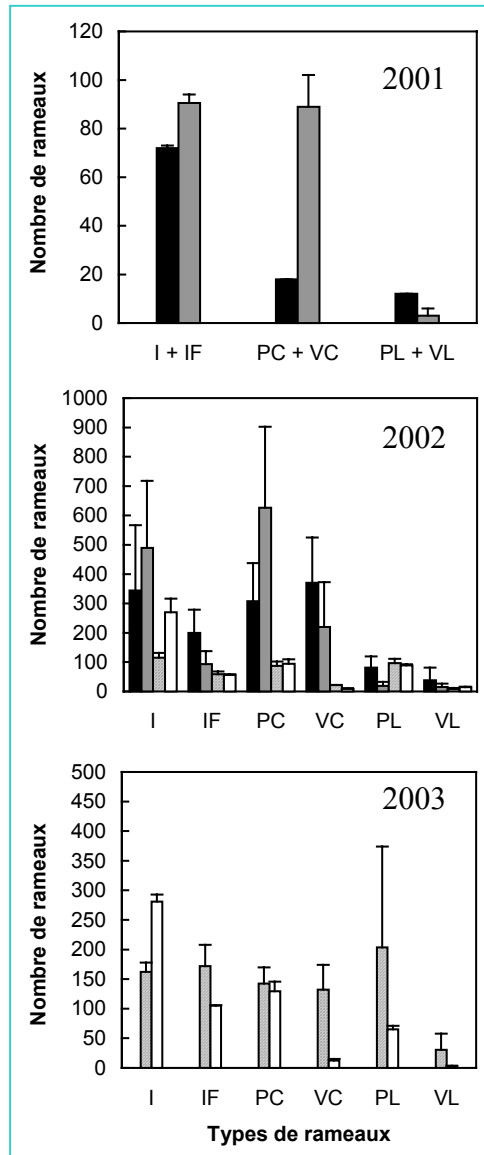


Figure II.8. Distribution du nombre moyen de rameaux de chaque type par arbre pour les 4 cultivars ‘Fuji’ (■), ‘Braeburn’ (▣), ‘Ariane’ (▤) et ‘X3305’ (□) au cours des années 2001, 2002 et 2003. (I : écart-types). Types de rameaux : inflorescence sans fruit (I), inflorescence avec fruit (IF), pousse de bourse courte (PC), pousse végétative courte (VC), pousse de bourse longue (PL), pousse végétative longue (VL).

Tableau II.3. Analyse statistique des différences de distribution des types de rameaux entre arbres et entre cultivars par un test de Khi². Les différences sont non significatives (NS) lorsque la valeur de *P* est supérieure à 0.05, significatives (*) lorsque *P* < 0.05 et hautement significatives (**) lorsque *P* < 0.01.

Années	Cultivars	Effectifs	Khi ²						
			Effet Arbre		Effet Cultivar				
			<i>P</i>	<i>P</i>	<i>P</i>	<i>P</i>			
2001	Fuji	2	0.996 NS]—]—]—]—		
	Braeburn	2	0.076 NS					0.000 **	
	Ariane	0	-						
	X3305	0	-						
2002	Fuji	3	0.000 **]—]—]—]—		
	Braeburn	3	0.000 **					0.000 **	
	Ariane	3	0.552 NS					0.000 **	0.000 **
	X3305	3	0.143 NS					0.000 **	0.000 **
2003	Fuji	0	-]—]—]—]—		
	Braeburn	0	-						
	Ariane	2	0.000 **					0.000 **	
	X3305	2	0.513 NS					0.000 **	

(Tab. II.3). Mais en 2002 et 2003, quelques différences significatives de composition raméale entre arbres ont été révélées pour certains cultivars : chez Fuji et Braeburn en 2002 et chez Ariane en 2003. Ces différences peuvent résulter du fait que les arbres n'ont été décrits que partiellement. En assimilant les individus à des répétitions, le test de Khi² portant sur les distributions a permis de comparer les cultivars. Des différences très significatives entre tous les cultivars ont été observées au cours des trois années. Ces différences se sont avérées d'autant plus importantes que les arbres étaient d'âge différent, c'est à dire en considérant Fuji et Braeburn d'une part, et Ariane et X3305 d'autre part. En 2001, Braeburn a présenté un nombre d'inflorescences et surtout de pousses courtes beaucoup plus important que le cultivar Fuji, celui-ci établissant sa croissance avec une plus grande proportion de rameaux longs. Cette tendance a également été observée en 2002, mais la distinction entre pousses de bourse et pousses végétatives a permis d'affiner ces comparaisons. En effet, les résultats de 2002 ont également montré des différences significatives entre Fuji et Braeburn, avec un nombre plus important de pousses de bourse courtes (PC) pour Braeburn que pour Fuji mais un nombre moins important de pousses végétatives courtes (VC), et un nombre plus important de pousses de bourse et de pousses végétatives longues (PL et VL) pour Fuji que pour Braeburn.

Pour Ariane et X3305, les arbres entièrement décrits, en 3^{ème} année de croissance en 2002, ont produit un nombre total de rameaux moins important que Fuji et Braeburn, qui n'ont pourtant été décrits que partiellement. Ces différences sont principalement dues au nombre de rameaux courts (PC et VC) qui ont été moins nombreux chez X3305 et Ariane que chez Fuji et Braeburn. Les différences détectées entre Ariane et X3305 en 2002 ont concerné principalement le nombre d'inflorescences qui a été plus important chez le second, aboutissant cependant à un nombre de fruits équivalent. En 2003, des différences significatives de composition raméale des arbres ont également été observées entre Ariane et X3305. Comme en 2002, X3305 a présenté un nombre d'inflorescences plus important que celui d'Ariane, mais un nombre de fruits plus faible. Le nombre de rameaux longs a également différencié entre les cultivars, Ariane présentant plus de rameaux longs que X3305.

2. Analyse foliaire et raméale comparée des différent types de rameaux

a. Relations d'allométrie à l'échelle foliaire

Les relations d'allométrie foliaire ont été comparées entre les cultivars. La relation d'allométrie entre surface foliaire mesurée et calculée s'est avérée linéaire pour les 4 cultivars

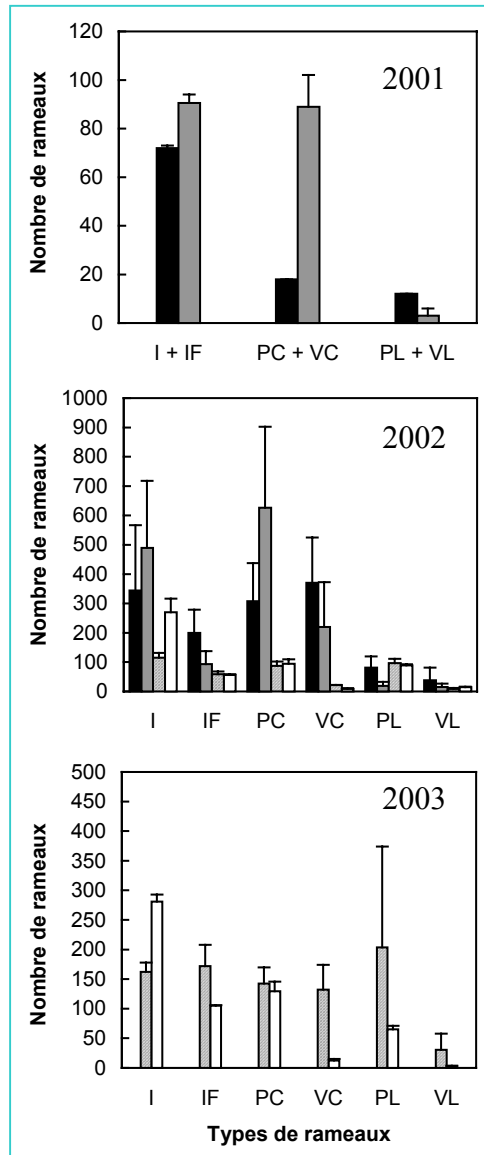


Figure II.8. Distribution du nombre moyen de rameaux de chaque type par arbre pour les 4 cultivars 'Fuji' (■), 'Braeburn' (■), 'Ariane' (□) et 'X3305' (□) au cours des années 2001, 2002 et 2003. (I : écart-types). Types de rameaux : inflorescence sans fruit (I), inflorescence avec fruit (IF), pousse de bourse courte (PC), pousse végétative courte (VC), pousse de bourse longue (PL), pousse végétative longue (VL).

Tableau II.3. Analyse statistique des différences de distribution des types de rameaux entre arbres et entre cultivars par un test de Khi². Les différences sont non significatives (NS) lorsque la valeur de *P* est supérieure à 0.05, significatives (*) lorsque *P* < 0.05 et hautement significatives (**) lorsque *P* < 0.01.

Années	Cultivars	Effectifs	Khi ²				
			Effet Arbre		Effet Cultivar		
			<i>P</i>	<i>P</i>	<i>P</i>	<i>P</i>	
2001	Fuji	2	0.996 NS]—	0.000 **]—	0.000 **
	Braeburn	2	0.076 NS				
	Ariane	0	-				
	X3305	0	-				
2002	Fuji	3	0.000 **]—	0.000 **]—	0.000 **
	Braeburn	3	0.000 **				
	Ariane	3	0.552 NS				
	X3305	3	0.143 NS				
2003	Fuji	0	-]—	0.000 **]—	0.000 **
	Braeburn	0	-				
	Ariane	2	0.000 **				
	X3305	2	0.513 NS				

Régression : $y = aLnx + b$; les paramètres sont présentés dans le Tableau II.4.

Tableau II.4. Coefficient des régressions présentées dans les figures II.9 et II.10. Analyse des différences entre cultivars pour les relations entre surface foliaire mesurée et Longueur x largeur ($y = ax$) et entre Longueur et largeur ($y = Lnx + b$) par une analyse de covariance en utilisant respectivement les variables Longueur x largeur et Longueur comme covariables. Les différences sont non significatives (NS) lorsque la valeur de P est supérieure à 0.05, significatives (*) lorsque $P < 0.05$ et hautement significatives (**) lorsque $P < 0.01$. Si $P < 0.05$, les différentes lettres d'une même colonne indiquent des groupes significativement différents.

	Cultivars	Coefficient de regression			Analyse de covariance	
		a	b	R ²	effet Cultivar	
Surface foliaire	Fuji	0.737	-	0.99	0.000 **	d
	Braeburn	0.725	-	0.99		b
	Ariane	0.698	-	0.99		c
	X3305	0.710	-	0.99		a
Longueur / largeur	Fuji	2.130	-0.073	0.8295	0.000 **	c
	Braeburn	1.815	0.096	0.79		b
	Ariane	1.947	0.107	0.87		a
	X3305	1.929	-0.007	0.83		a

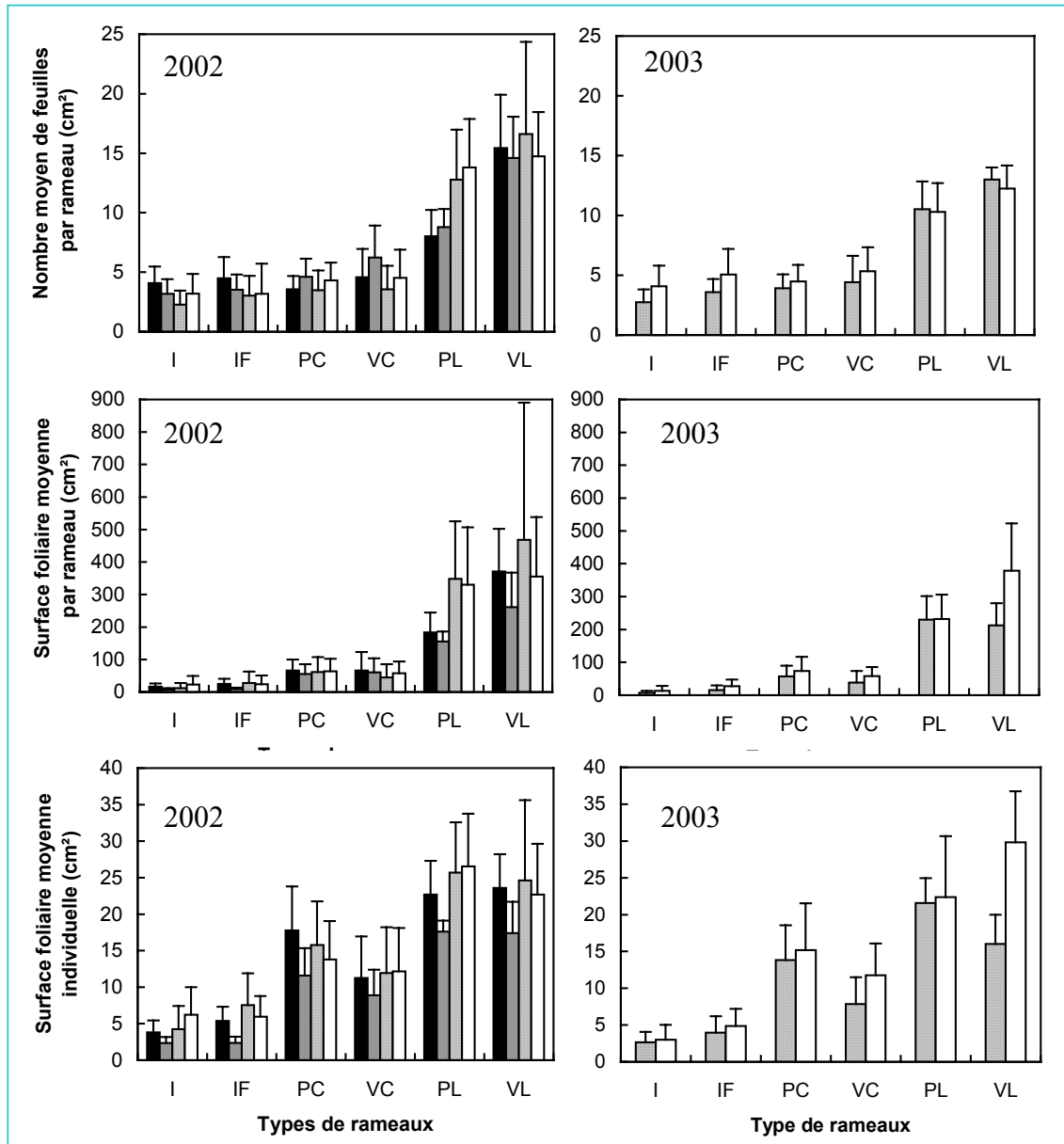


Figure II.11. Nombre de feuilles et surfaces foliaires individuelles et totales par rameau et par cultivar pour les années 2002 et 2003 ('Fuji' (■), 'Braeburn' (■), 'Ariane' (▨) et 'X3305'(□)). Les barres verticales représentent les écart-types.

Tableau II.5. Analyse statistique des différences de nombre de feuilles et des surfaces foliaires individuelles et totale par rameau pour les 4 cultivars et les années 2002 et 2003 par une ANOVA factorielle. Les différentes lettres d'une même colonne indiquent les groupes significativement différents (Test de Newman et Keuls) au seuil de signification de 0.05 ou au seuil de 0.01 lorsque les lettres sont suivies d'une étoile (*). Les différences non significatives sont notées (NS).

		ANOVA factorielle et test de Newman et Keuls												
		I		IF		PC		VC		PL		VL		
	Année	Cultivars	Effectifs	P	Effectifs	P	Effectifs	P	Effectifs	P	Effectifs	P	Effectifs	P
Nombre de feuille par rameau	2002	Fuji	125	c	82	b	113	a	141	a	40	a	20	NS
		Braeburn	168	b	43	a	322	b	101	b	25	a	45	
		Ariane	40	a	27	a	43	a	34	a	36	b	21	
		X3305	80	b	16	a	54	b	17	a	42	b	28	
	2003	Ariane	100	a	93	a	85	a	21	NS	58	NS	2	NS
X3305	294	b	88	b	139	b	9	NS	55	NS	4	NS		
Surface foliaire par rameau	2002	Fuji	125	b	82	b	113	a*	141	b	40	a	20	ab
		Braeburn	168	a	43	a	322	a*	101	NS	25	a	45	a
		Ariane	40	b	27	b	43	a*	34	NS	36	b	21	b
		X3305	80	c	16	b	54	a*	17	NS	42	b	28	ab
	2003	Ariane	100	a	93	a	85	a	21	NS	58	NS	2	NS
X3305	294	b	88	b	139	b	9	NS	55	NS	4	NS		
Surface foliaire individuelle	2002	Fuji	125	b	82	b	113	d	141	b	40	b	20	ab
		Braeburn	168	a	43	a	322	a	101	a	25	a	45	a
		Ariane	40	b	27	c	43	c	34	b	36	c	21	b
		X3305	80	c	16	b	54	b	17	b	42	c	28	ab
	2003	Ariane	100	NS	93	a	85	NS	21	NS	58	NS	2	NS
X3305	294	NS	88	b	139	NS	9	NS	55	NS	4	NS		

(Fig. II.9). Les coefficients de détermination présentés dans le Tableau II.4 ont mis en évidence la parfaite linéarité de cette relation ($R^2 = 0.99$), et l'analyse de covariance a démontré des régressions significativement différentes entre les cultivars. Le cultivar Fuji a présenté des feuilles ayant des surfaces foliaires supérieures à celles du cultivar Braeburn, d'une part, et le cultivar Ariane des feuilles de surface foliaire supérieure à celle du cultivar X3305. D'autre part, la relation entre longueur et largeur des feuilles (Fig. II.10) a été décrite par une relation logarithmique pour les 4 cultivars. Quelques différences entre cultivars pour cette relation ont été mise en évidence par l'analyse de covariance utilisant le logarithme de la longueur comme covariable (Tab. II.4) : les relations entre longueur et largeur se sont avérées identiques chez Ariane et X3305, mais elles ont été différentes de celles établies chez Fuji et de Braeburn, qui ont été elles-mêmes différentes. Ces résultats soulignent donc une variabilité de forme des feuilles entre les cultivars : le cultivar Fuji présente des feuilles plus larges que celles du cultivar Braeburn. Les cultivars Ariane et X3305 ont tous deux des feuilles plus étroites que les cultivars Fuji et Braeburn.

b. Nombre moyen de feuilles, surface foliaire moyenne par rameau et surface foliaire moyenne individuelle pour chaque type de rameaux.

Le nombre moyen de feuilles par rameau a été similaire (entre 3 et 6) pour les rameaux les plus courts (I, IF, PC et VC) chez les 4 cultivars (Fig. II.11). Il a été nettement plus faible que le nombre de feuilles observé chez les rameaux longs (PL et VL) qui s'est avéré plus variable en fonction des cultivars (entre 9 et 16 feuilles par rameau). Cette étude a également mis en évidence des différences significatives entre les cultivars pour les caractéristiques foliaires des différents types de rameaux (Tab. II.5). Le cultivar Braeburn s'est caractérisé par une surface individuelle des feuilles inférieure à celle relevée pour les autres cultivars, quels que soient les types de rameaux. Le cultivar Braeburn a aussi présenté une surface foliaire par rameau toujours inférieure à celle des autres cultivars, pour les I, IF, PL et VL, même si parfois le nombre de feuilles par rameau a été plus élevé comme c'est le cas au sein des inflorescences en 2003 et des pousses courtes. Il semble donc que ce cultivar répartisse sa surface foliaire sur un grand nombre de petites feuilles contrairement au cultivar Fuji qui produit un plus faible effectif de grandes feuilles pour une même surface foliaire. En 2002 et 2003, le cultivar Ariane a présenté légèrement moins de feuilles et de surface foliaire au sein des inflorescences et des pousses courtes que le cultivar X3305. Concernant les pousses longues (PL et VL), peu de différences ont été rencontrées entre les 4 cultivars. Seuls le nombre de feuilles et la surface foliaire des PL ont différencié : Fuji et Braeburn (arbres les plus

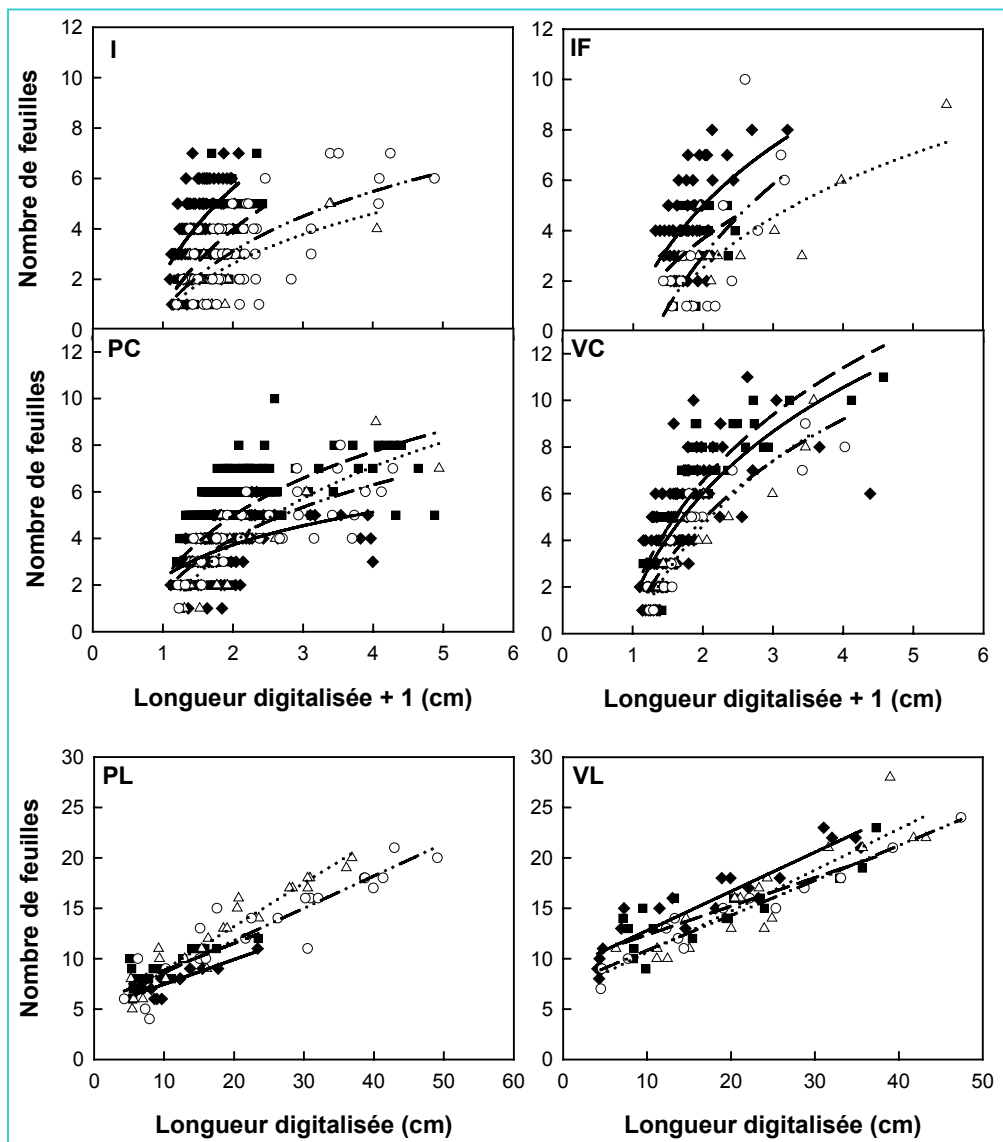


Figure II.12. Relation entre le nombre de feuilles et la longueur du rameau en 2002. Cultivars : ‘Fuji’ (— ;◆), ‘Braeburn’ (---- ;■), ‘Ariane’(..... ;Δ) et ‘X3305’(----;O).

Types de rameaux : inflorescence sans fruit (I), inflorescence avec fruit (IF), pousse de bourse courte (PC), pousse végétative courte (VC), pousse de bourse longue (PL), pousse végétative longue (VL).

Régressions : $y = a \ln x + b$ pour I, IF, PC et VC ; $y = ax + b$ pour les PL et VL.

Les paramètres des régressions sont présentés dans le Tableau II.6

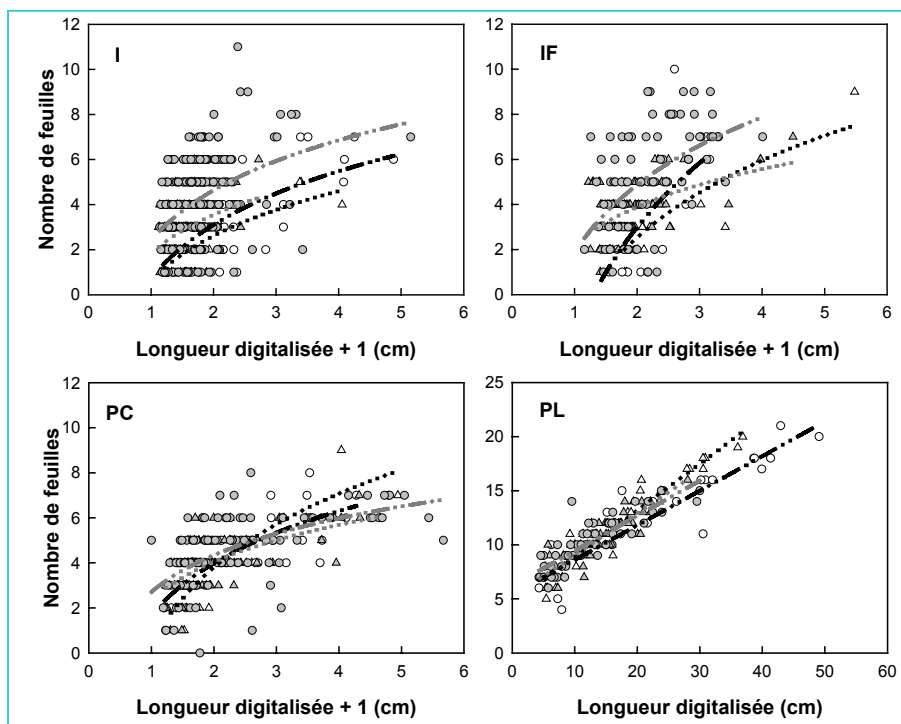


Figure II.13. Relation entre le nombre de feuilles et la longueur des rameaux en fonction des types de rameaux pour les cultivars Ariane (Δ et \triangle) et X3305 (\circ et \bullet) respectivement au cours des années 2002 et 2003. Equations et paramètres des régressions : idem Fig. II.12.

Tableau II.6. Coefficients des régressions présentées dans les figures II.12 et II.13. Analyse des différences entre cultivars, entre rameaux et entre années pour les relations d'allométrie entre le nombre de feuilles et la longueur des rameaux, par une analyse de covariance en utilisant la longueur des rameaux comme covariable. Les différences sont non significatives (NS) lorsque la valeur de P est supérieure à 0.05, significatives (*) lorsque $P < 0.05$ et hautement significatives (**) lorsque $P < 0.01$. Si $P < 0.05$, les différentes lettres d'une même colonne indiquent les groupes significativement différents.

Année	Types de rameaux	Cultivars	Effectifs	Coefficient de regression			Analyse de covariance					
				a	b	R ²	effet Cultivar	effet types de rameaux	effet année			
2002	I	Fuji	101	5.027	2.128	0.31	0.000 **	c	0.016 *	a		
		Braeburn	141	4.505	0.847	0.30					b	0.233 NS
		Ariane	21	2.861	0.628	0.57					a	0.511 NS
		X3305	53	3.432	0.723	0.42					b	0.384 NS
	IF	Fuji	58	5.764	1.008	0.31	0.000 **	b	0.000 **	a		
		Braeburn	20	4.138	0.816	0.20					a	0.000 **
		Ariane	14	4.945	-0.905	0.66					ab	0.000 **
		X3305	16	7.033	-1.885	0.46					a	0.000 **
	PC	Fuji	88	2.029	2.316	0.27	0.000 **	a	0.000 **	a		
		Braeburn	290	3.983	2.207	0.44					b	0.000 **
		Ariane	22	4.727	0.520	0.73					a	0.455 NS
		X3305	35	3.338	1.674	0.63					b	0.418 NS
	VC	Fuji	112	6.563	1.452	0.48	0.000 **	a	0.000 **	b		
		Braeburn	58	7.001	1.690	0.74					b	0.000 **
		Ariane	19	6.826	-0.101	0.87					a	0.000 **
		X3305	17	6.205	0.584	0.84					a	0.000 **
PL	Fuji	15	0.245	5.001	0.72	0.000 **	a	0.000 **	a			
	Braeburn	25	0.270	6.119	0.66					b	0.000 **	
	Ariane	23	0.430	4.575	0.92					c	0.006 **	
	X3305	22	0.320	5.400	0.83					c	0.000 **	
VL	Fuji	20	0.389	8.897	0.87	0.003 **	a	0.000 **	b			
	Braeburn	17	0.284	9.520	0.70					a	0.000 **	
	Ariane	20	0.408	6.541	0.85					a	0.000 **	
	X3305	14	0.347	7.340	0.94					a	0.000 **	
2003	I	Ariane	100	2.461	1.840	0.14	0.000 **	a	0.000 **	b		
		X3305	294	3.201	2.416	0.16					b	0.000 **
	IF	Ariane	93	2.426	2.209	0.27	0.019 *	a	0.000 **	c		
		X3305	88	4.328	1.863	0.28					b	0.000 **
	PC	Ariane	85	2.370	2.400	0.43	0.067 NS	a	0.000 **	d		
		X3305	138	2.362	2.705	0.39					a	0.000 **
	PL	Ariane	58	0.387	5.196	0.79	0.433 NS	a	0.000 **	i		
		X3305	55	0.324	6.198	0.76					a	0.000 **

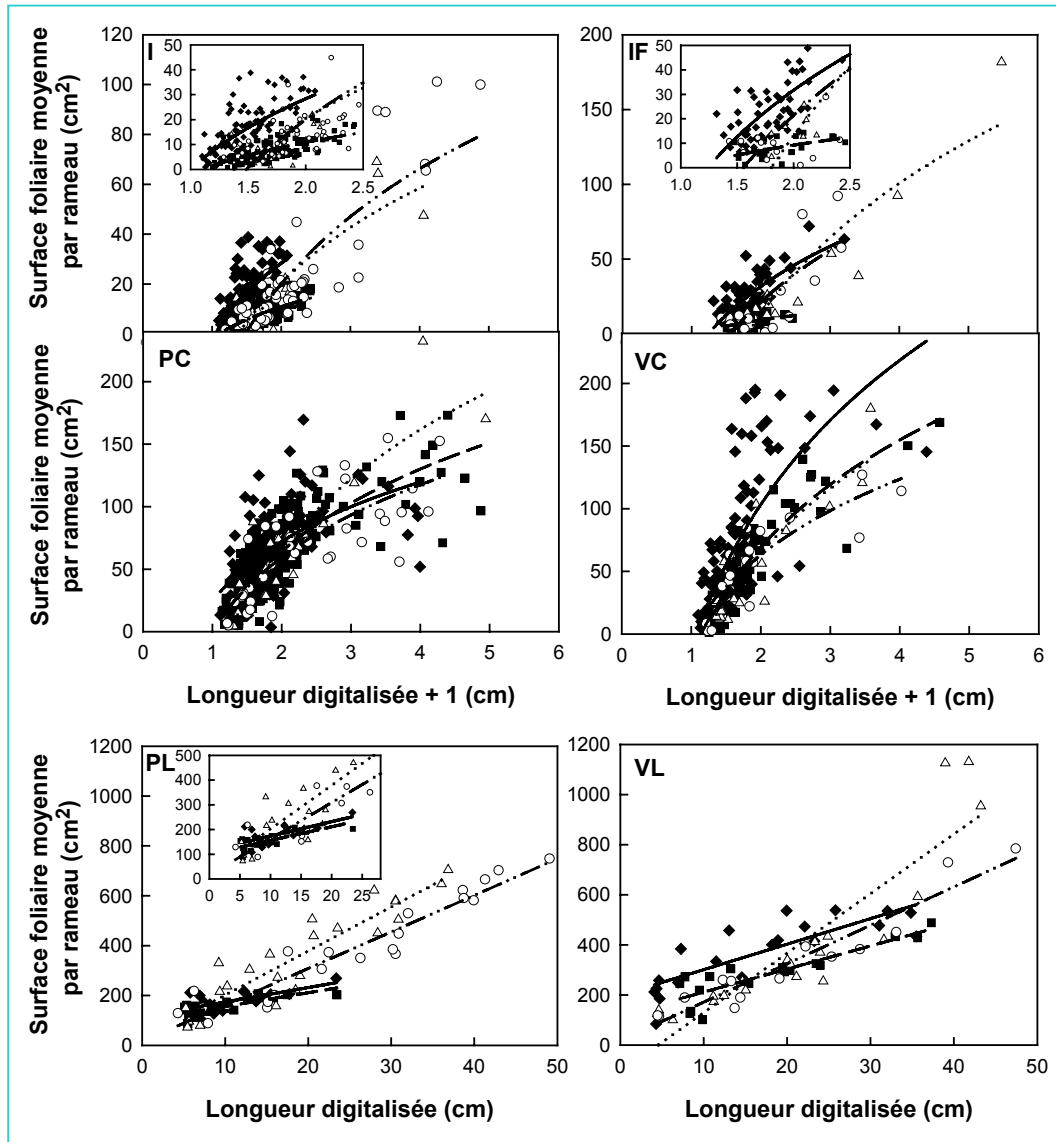


Figure II.14. Relation entre la surface foliaire moyenne et la longueur du rameau en 2002. Cultivars : ‘Fuji’ (— ; ◆), ‘Braeburn’ (---- ; ■), ‘Ariane’(..... ; Δ) et ‘X3305’(---- ; O).

Types de rameaux : inflorescence sans fruit (I), inflorescence avec fruit (IF), pousse de bourse courte (PC), pousse végétative courte (VC), pousse de bourse longue (PL), pousse végétative longue (VL).

Régressions : $y = a \ln x + b$ pour I, IF, PC et VC ; $y = ax + b$ pour les PL et VL. Les paramètres des régressions sont présentés dans le Tableau II.7.

âgés) ont produit un nombre de feuilles et une surface foliaire individuelle et par rameau inférieurs à ceux d'Ariane et X3305 (arbres les plus jeunes). Ariane et X3305 n'ont présenté aucune différence entre eux pour les PL et VL au cours des 2 années.

c. Relations d'allométrie à l'échelle des rameaux

Le nombre de feuilles et la surface foliaire par rameau ont été analysés de manière plus détaillée en fonction de la longueur des rameaux. Pour les quatre cultivars, des relations logarithmiques ont été établies pour les rameaux les plus courts, de type I, IF, PC et VC entre nombre de feuilles et longueur des rameaux et entre surface foliaire et longueur des rameaux (Figures II.12 à II.15). Ce type de relation rend bien compte de la réalité structurelle de ces rameaux puisque leur surface foliaire augmente d'abord fortement avec leur longueur, car les entre-nœuds sont très courts, puis moins rapidement en fonction de leur longueur. La variable de l'axe des abscisses a été modifiée en ajoutant systématiquement la valeur +1 de manière à ne pas obtenir de valeurs négatives du nombre de feuilles ou de la surface foliaire dans les reconstructions (chapitre IV). Pour les rameaux les plus longs, de type PL et VL, des relations linéaires ont été utilisées (Figures II.12 à II.15).

En 2002, des différences significatives entre les quatre cultivars ont été mises en évidence pour le nombre de feuilles et la surface foliaire par rameau, quel que soit le type de rameau (Tab. II.6 et Tab. II.7). Selon les types de rameaux, les cultivars ont été regroupés différemment. La comparaison des cultivars 2 à 2 a montré peu de différences entre les cultivars Ariane et X3305. Chez Ariane, seuls les rameaux I, IF et PC ont présenté un nombre de feuilles par rameau significativement inférieur, et les rameaux I, une surface foliaire significativement inférieure comparativement à ceux de X3305. Mais ces rameaux étant peu fréquents dans les arbres comme l'a montré l'analyse de la composition raméale des arbres, cela ne doit pas avoir de répercussions au niveau de leur capacité d'interception. Dans la comparaison entre Fuji et Braeburn, une tendance plus claire semble se dégager. En effet, pour les rameaux courts (PC, VC) et les rameaux longs (PL), le cultivar Braeburn a présenté un nombre de feuilles par rameau significativement supérieur à celui du cultivar Fuji. En 2003, une différence significative entre Ariane et X3305 a été révélée pour cette même variable, seulement pour les rameaux de type I et IF.

La comparaison deux à deux entre types de rameaux proches (c'est à dire entre I et IF, entre PC et VC et entre PL et VL), par une analyse de covariance, a montré la nécessité de distinguer certains de ces rameaux : pour les rameaux I et IF, il n'y a pas de différence significative entre cultivars (excepté chez le cultivar Fuji), que ce soit pour le nombre de

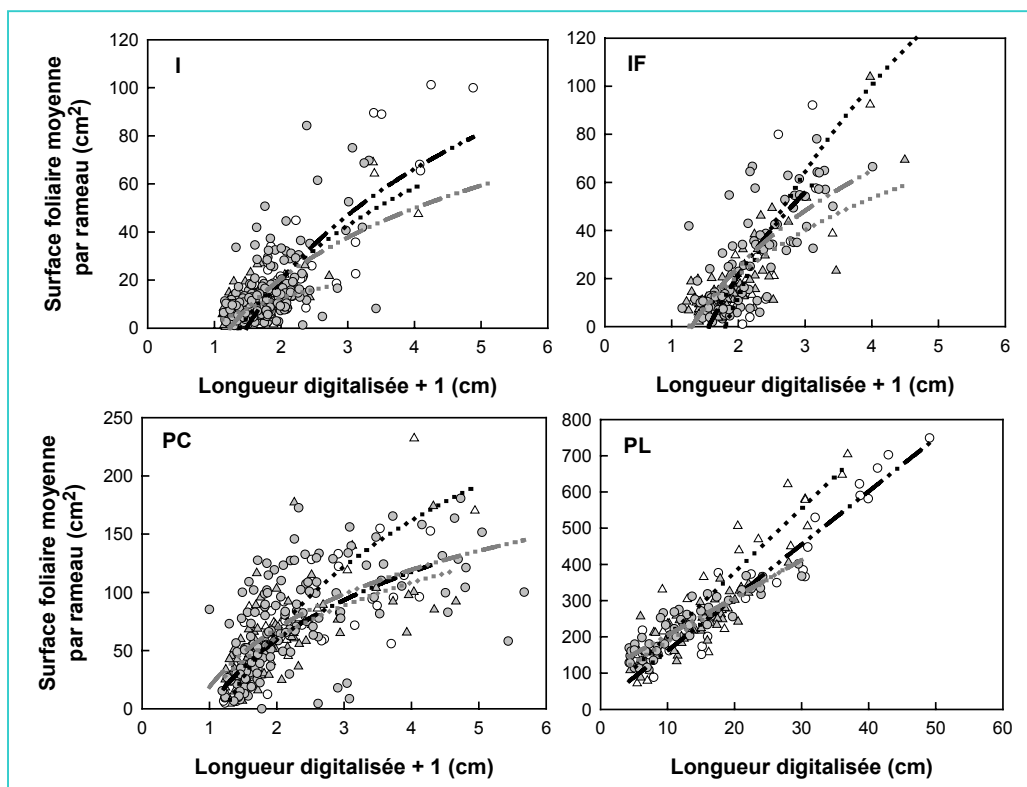


Figure II.15. Relation entre la surface foliaire par rameau et la longueur des rameaux, en fonction des types de rameaux, pour les cultivars Ariane (Δ et \triangle) et X3305 (\circ et \bullet) respectivement au cours de 2 années 2002 et 2003. Equation et paramètres des régressions: idem Fig. II.14.

Tableau II.7. Coefficients des régressions présentées dans les figures II.14 et II.15. Analyse des différences entre cultivars, entre rameaux et entre années, pour les relations d'allométrie entre la surface foliaire par rameau et la longueur des rameaux ; analyse de covariance en utilisant la longueur des rameaux comme covariable. Les différences sont non significatives (NS) lorsque la valeur de P est supérieure à 0.05, significatives (*) lorsque $P < 0.05$ et hautement significatives (**) lorsque $P < 0.01$. Si $P < 0.05$, les différentes lettres d'une colonne indiquent les groupes significativement différents.

Année	Types de rameaux	Cultivars	Effectifs	Coefficient de regression			Analyse de covariance													
				a	b	R ²	effet Cultivar	effet types de rameaux	effet année											
2002	I	Fuji	101	40.515	0.266	0.44	0.000 **	b	—	—	—									
		Braeburn	141	18.073	-1.661	0.40						a	—	—	—					
		Ariane	21	54.789	-17.532	0.78										a	—	—	—	
		X3305	53	66.698	-26.280	0.70														b
	IF	Fuji	58	66.239	-14.270	0.55	0.000 **	c	—	—	—									
		Braeburn	20	14.162	-0.610	0.25						a	—	—	—					
		Ariane	14	126.392	-74.592	0.83										c	—	—	—	
		X3305	16	85.172	-37.677	0.58														b
	PC	Fuji	88	68.588	24.592	0.32	0.003 **	a	—	—	—									
		Braeburn	290	94.851	-1.412	0.65						a	—	—	—					
		Ariane	22	137.509	-28.993	0.79										a	—	—	—	
		X3305	35	83.820	1.288	0.61														a
	VC	Fuji	112	166.329	-12.109	0.54	0.003 **	a	—	—	—									
		Braeburn	58	123.547	-16.454	0.82						a	—	—	—					
		Ariane	19	127.733	-23.987	0.79										a	—	—	—	
		X3305	17	87.452	2.260	0.73														a
PL	Fuji	15	5.814	115.400	0.43	0.002 **	a	—	—	—										
	Braeburn	25	5.512	100.630	0.66						a	—	—	—						
	Ariane	23	17.673	24.715	0.85										b	—	—	—		
	X3305	22	14.663	15.165	0.92														b	—
VL	Fuji	20	10.185	198.977	0.68	0.029 *	ab	—	—	—										
	Braeburn	17	9.214	119.015	0.77						a	—	—	—						
	Ariane	20	15.341	17.602	0.92										ab	—	—	—		
	X3305	14	23.752	-108.586	0.82														b	—
I	Ariane	100	15.489	1.835	0.21	0.002 **	a	—	—	—										
	X3305	294	42.335	-8.825	0.38						b	—	—	—						
	IF	Ariane	93	46.385	-10.889										0.58	0.155 NS	—	—		
		X3305	88	57.810	-15.315										0.56				—	—
PC	Ariane	85	68.356	13.569	0.45	0.540 NS	—	—	—	—										
	X3305	138	72.684	18.662	0.38						—	—	—	—						
PL	Ariane	58	11.480	72.172	0.74	0.034 *	a	—	—	—										
	X3305	55	10.368	101.032	0.81						a	—	—	—						

feuilles et pour la surface foliaire par rameau. Pour PC et VC, des différences significatives apparaissent chez les cultivars Fuji et Braeburn pour la variable nombre de feuilles par rameau, et uniquement chez le cultivar Braeburn pour la variable surface foliaire par rameau. Pour PL et VL, on note des différences hautement significatives entre les 4 cultivars pour le nombre de feuilles, mais uniquement chez les cultivars Fuji et Braeburn pour la surface foliaire.

Les différences entre les années 2002 et 2003 ont été analysées pour les cultivars Ariane et X3305. Des différences hautement significatives ($P < 0.01$) ont été mises en évidence concernant le nombre de feuilles par rameau pour les rameaux de type I et IF, et concernant la surface foliaire, pour les rameaux de type PL.

d. Distribution de la surface foliaire en fonction du rang

Au cours des années 2001 à 2003, l'évolution de la surface foliaire individuelle moyenne en fonction du rang de la feuille sur les rameaux PL et VL a été étudiée chez les quatre cultivars (Fig. II.16 et Fig. II.17). Des profils d'évolution semblables ont été observés entre les cultivars et pour les différentes années pour les PL d'une part, et pour les VL d'autre part. Pour les rameaux de type PL (Fig. II.16), une première feuille de surface assez faible a été observée, suivie d'une deuxième feuille de surface plus importante, puis une réduction de la surface individuelle des autres feuilles intervient le long du rameau, plus ou moins régulière selon les années et les cultivars. Pour le cultivar X3305, en revanche, une tendance à l'augmentation de la surface des feuilles en fonction du rang a été relevé en 2002.

Les différences observées entre les cultivars concernent la pente de l'évolution de la surface foliaire en fonction du rang à partir du rang 2, le nombre maximal de feuilles des PL (déjà observé en Fig. II.11) et la surface foliaire moyenne à chaque rang. Les différences ont été révélées grâce à une analyse de covariance utilisant le rang d'insertion des feuilles comme covariable (Tab. II.8). Ainsi, quelques différences ont été révélées entre les cultivars Fuji et Braeburn au cours des années 2001 et 2002 mais aucune différence entre les cultivars Ariane et X3305 pour les années 2002 et 2003. Des différences significatives ont également été observées entre années. Le nombre maximal de feuilles des PL a été similaire entre les cultivars Fuji et Braeburn au cours des années 2001 et 2002 (de 11 à 14 feuilles selon les années et les cultivars). Les surfaces foliaires en fonction du rang sur ces rameaux ont également été similaires entre années. Pour les cultivars Ariane et X3305, le nombre maximal de feuilles des PL a été similaire en 2002 (entre 19 et 20 feuilles), mais supérieur à celui de

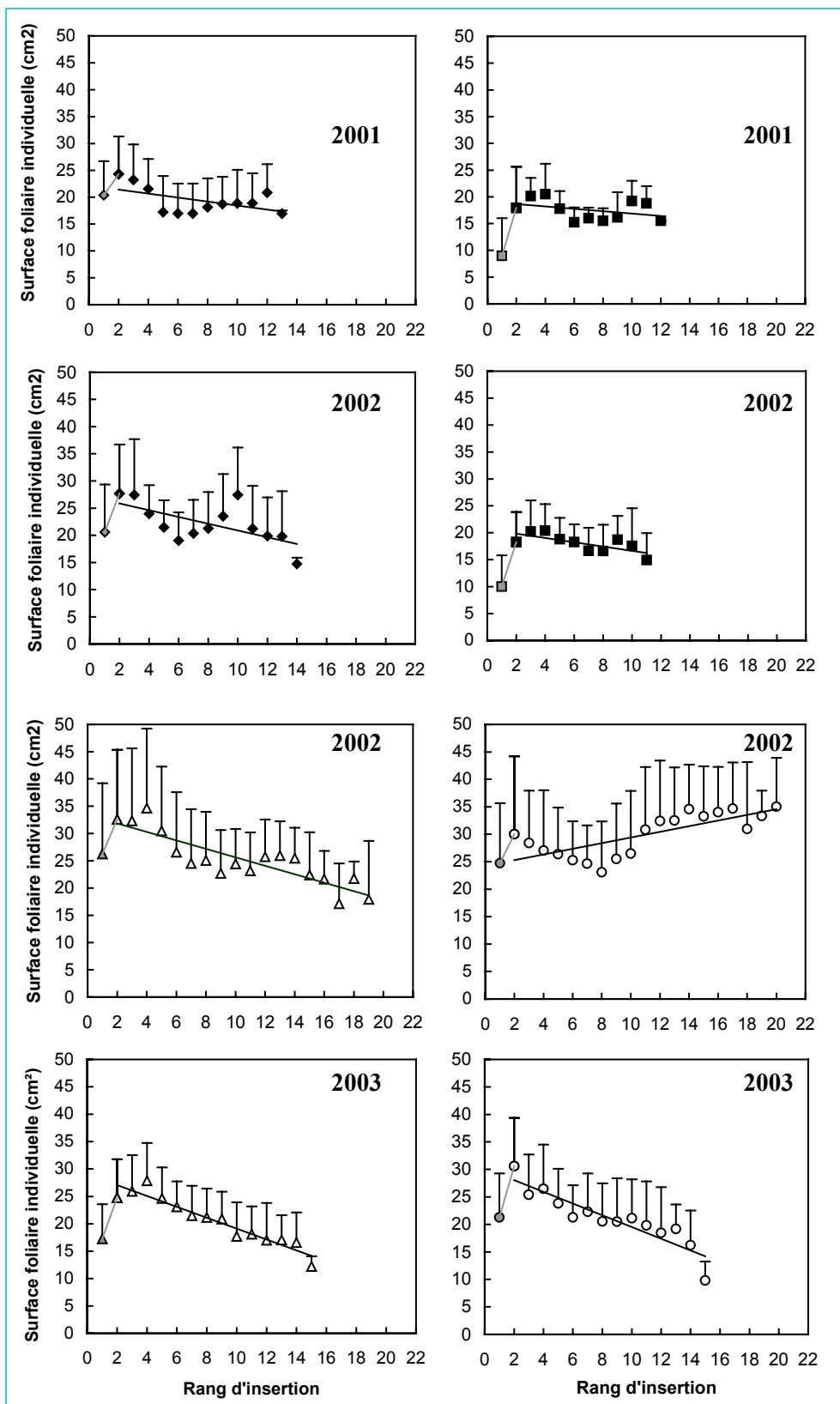


Figure II.16. Evolution de la surface foliaire individuelle le long des pousses de bourse longues (PL) chez les 4 cultivars ‘Fuji’ (◆), ‘Braeburn’ (■), ‘Ariane’(△) et ‘X3305’(O) au cours des années 2001 à 2003. Les barres verticales correspondent aux écart-types.

Les rangs sont considérés à partir de la base des rameaux.

Régressions : $y = ax + b$. Les paramètres des régressions sont présentés dans le Tableau II.8.

Fuji et Braeburn. En 2003, le nombre maximal de feuilles s'est fortement réduit chez Ariane et X3305 atteignant 15 feuilles, et se rapprochant ainsi de ce qui a été observé chez Fuji et Braeburn. Chez ces derniers, l'effectif maximal de feuilles par rameau est resté stable. Concernant les surfaces moyennes des feuilles, elles ont été similaires pour les cultivars Ariane et X3305 au cours des années 2002 et 2003, avec une tendance à une légère diminution de la surface en 2003.

Pour les rameaux de type VL (Fig. II.17), une évolution en 2 phases a été observée pour tous les cultivars en 2002 et 2003. La première est caractérisée par une augmentation régulière de la surface foliaire moyenne en fonction du rang d'insertion. Puis à partir d'un certain rang, la deuxième phase a débuté, caractérisée par une diminution ou une stabilisation de la surface foliaire en fonction du rang, selon les cultivars et les années. Des différences entre cultivars ont été observées à la fois pour les pentes des évolutions de la surface foliaire en fonction du rang, pour le rang de la feuille de transition entre les deux phases, et pour les surfaces foliaires moyennes. En 2002, la transition entre les 2 phases s'est effectuée à un rang de feuille plus élevé chez Fuji et Braeburn (feuille de rang 9), comparativement à Ariane et X3305 (feuille de rang 4). Cette dernière transition a été plus tardive en 2003 chez Ariane et X3305, puisqu'elle s'est située au rang 7. D'autre part, l'analyse de covariance a révélé des différences entre cultivars pour la surface foliaire moyenne en fonction du rang, à la fois au cours de la 1^{ère} et la 2^{ème} phase. En 2001 et 2002, les surfaces observées pour les cultivars Fuji et Ariane ont été différentes de celles observées pour Braeburn et X3305 et ceci au cours des 2 phases. En 2003, les surfaces observées pour le cultivar Ariane ont différé de celles de X3305 pour les deux phases.

Concernant les surfaces foliaires moyennes pour les PL et les VL, l'ANOVA a révélé des différences significatives entre les cultivars (Tab. II.8). Au cours de l'année 2001, où seuls les cultivars Fuji et Braeburn ont été étudiés, Fuji a présenté une surface individuelle des feuilles significativement plus importante que celle de Braeburn. Cette tendance s'est également vérifiée en 2002 et pour les 2 types de rameaux. En 2002, ces 2 cultivars ont eu une surface foliaire moyenne inférieure à celle mesurée chez Ariane et X3305, ces deux cultivars étant semblables pour les PL, mais significativement différents pour les VL. Ces différences entre Ariane et X3305 pour les VL ont également été observées en 2003. Ceci confirme donc ce qui a été aussi observé à l'échelle des rameaux (Fig. II.11).

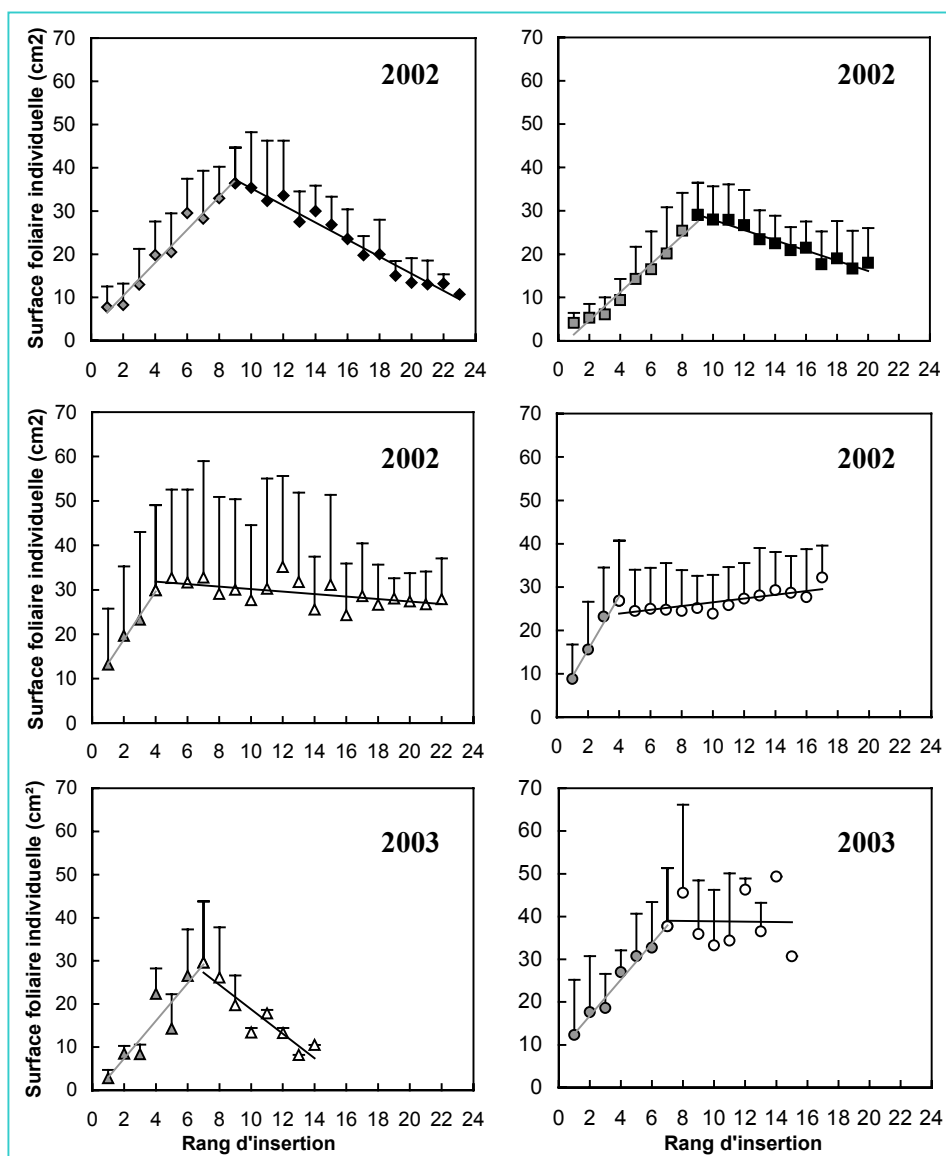


Figure II.17. Evolution de la surface foliaire individuelle le long des pousses végétatives longues (VL) chez les 4 cultivars ‘Fuji’ (◆), ‘Braeburn’ (■), ‘Ariane’(Δ) et ‘X3305’(O) au cours des années 2002 et 2003. Les barres verticales correspondent aux écart-types.

Tableau II.8. Coefficient des régressions présentées dans les figures II.16 et II.17. Analyse des différences entre cultivars des relations entre la surface foliaire individuelle et le rang de la feuille pour PL et VL par une analyse de covariance en utilisant le rang de la feuille comme covariable. La probabilité (*P*) est noté : non significatives (NS) significatives (*) et hautement significatives (**). Si $P < 0.05$, les différentes lettres d’une même colonne indiquent les groupes significativement différents.

Types de rameaux	Années	Cultivars	Effectifs de rameaux	Coefficient de régression			Analyse de Covariance			Effet Année	
				a	b	R ²	Rangs de feuilles	Cultivars	effet cultivar		
PL Phase 2	2001	Fuji	28	-0.371	22.164	0.27	<i>P</i>	<i>P</i>	b	0.000 ** a	
		Braeburn	6	-0.222	19.095	0.14	0.000 **	0.033 *	a		0.638 NS
	2002	Fuji	39	-0.620	27.098	0.41	<i>P</i>	<i>P</i>	b	0.000 ** b	
		Braeburn	26	-0.397	20.625	0.51	0.002 **	0.000 **	a		
		Ariane	21	-0.776	33.387	0.75			c		
		X3305	43	0.517	24.226	0.55			c		
	2003	Ariane	58	-0.996	29.069	0.91	<i>P</i>	<i>P</i>	a	0.000 ** d	
		X3305	55	-1.065	30.170	0.83	0.000 **	0.228 NS	c		
VL Phase 1	2002	Fuji	20	3.815	2.746	0.97	<i>P</i>	<i>P</i>	c	0.011 * a	
		Braeburn	44	3.255	-1.791	0.97	0.000 **	0.000 **	b		
		Ariane	36	5.392	8.032	0.99			c		
		X3305	28	6.162	3.212	0.98			b		
	2003	Ariane	2	4.374	-1.421	0.85	<i>P</i>	<i>P</i>	a	0.620 NS a	
		X3305	4	4.234	8.316	0.98	0.000 **	0.012 *	b		
	Phase 2	2002	Fuji	20	-1.979	55.047	0.97	<i>P</i>	<i>P</i>	bc	0.018 * b
			Braeburn	44	-1.183	39.760	0.94	0.004 **	0.000 **	a	
			Ariane	36	-0.279	32.960	0.32			c	
			X3305	28	0.431	22.176	0.59			ab	
2003		Ariane	2	-2.835	47.093	0.85	<i>P</i>	<i>P</i>	a	0.000 ** c	
		X3305	4	-0.420	39.309	0.00	0.260 NS	0.000 **	b		

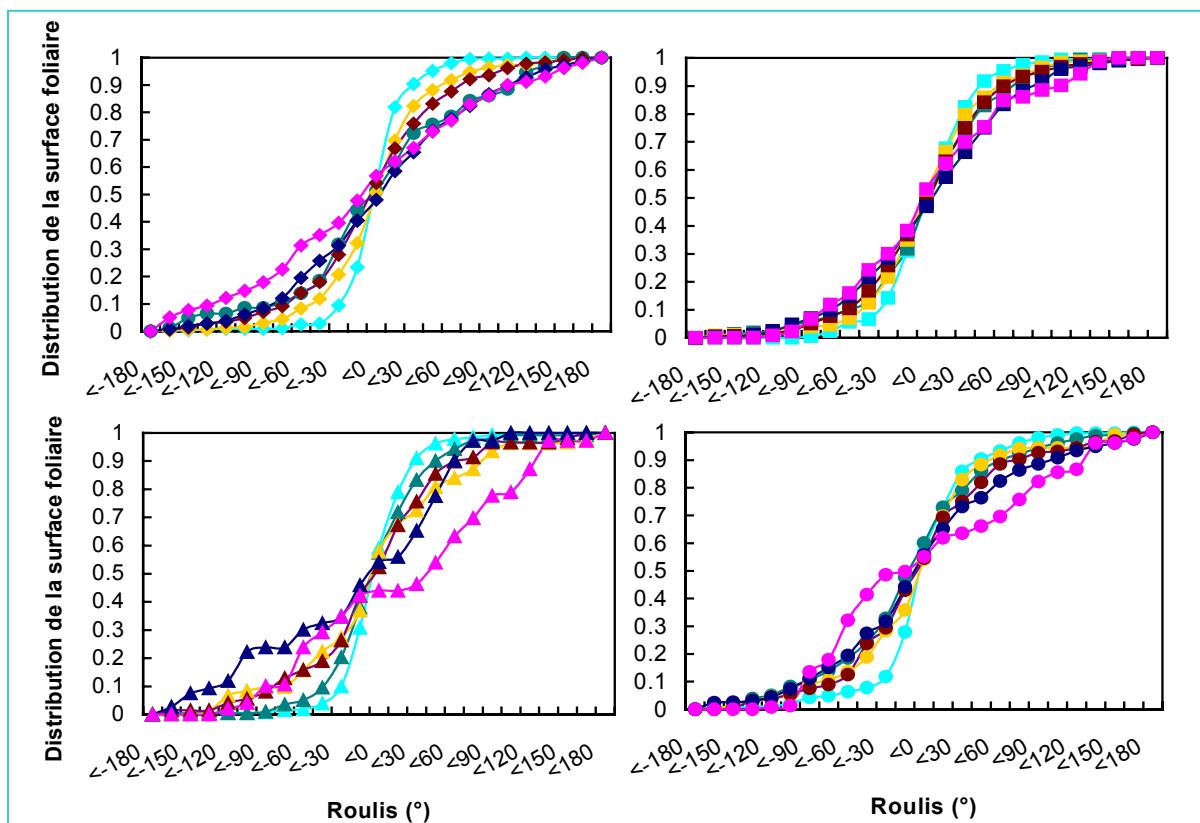


Figure II.18. Distribution de la surface foliaire en fonction de l'angle du roulis pour chaque type de rameau chez les 4 cultivars 'Fuji' (◆), 'Braeburn' (■), 'Ariane' (△) et 'X3305' (○). Types de rameaux : inflorescence sans fruit (I, —), inflorescence avec fruit (IF, —), pousse de bourse courte (PC, —), pousse végétative courte (VC, —), pousse de bourse longue (PL, —), pousse végétative longue (VL, —).

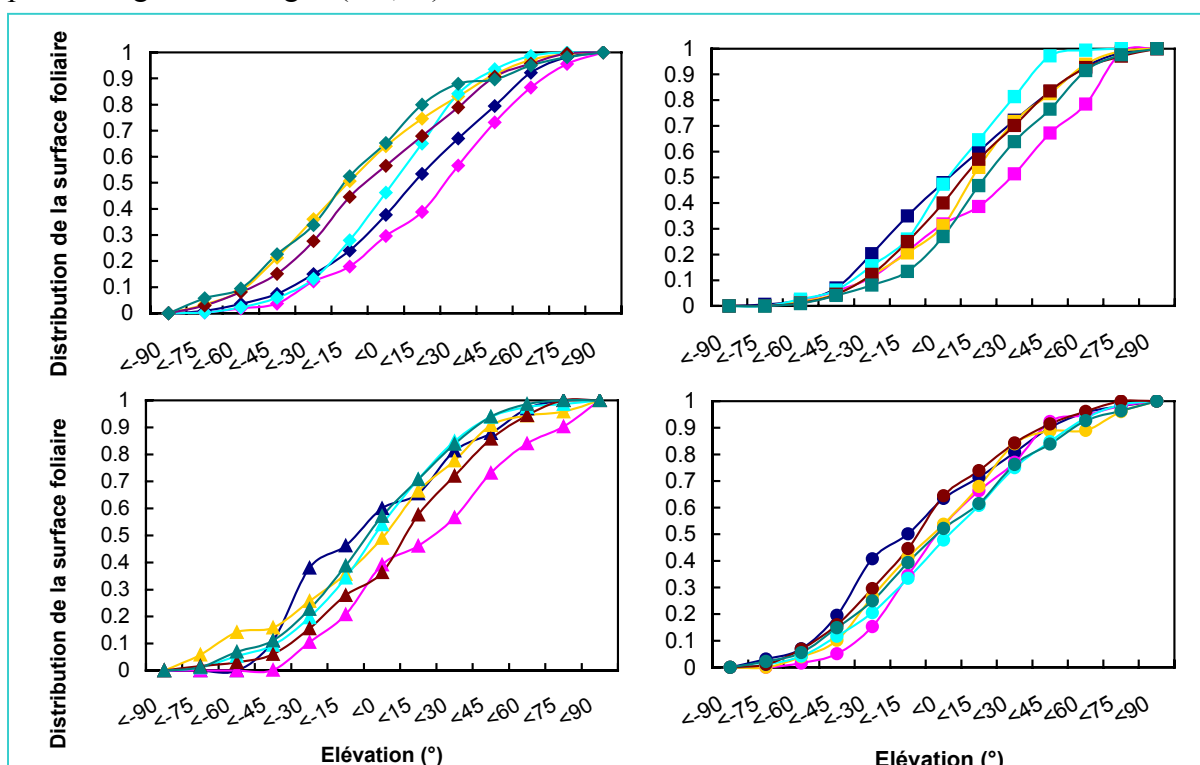


Figure II.19. Distribution de la surface foliaire en fonction de l'angle d'élévation pour chaque type de rameau chez les 4 cultivars 'Fuji' (◆), 'Braeburn' (■), 'Ariane' (△) et 'X3305' (○). Types de rameaux : inflorescence sans fruit (I, —), inflorescence avec fruit (IF, —), pousse de bourse courte (PC, —), pousse végétative courte (VC, —), pousse de bourse longue (PL, —), pousse végétative longue (VL, —).

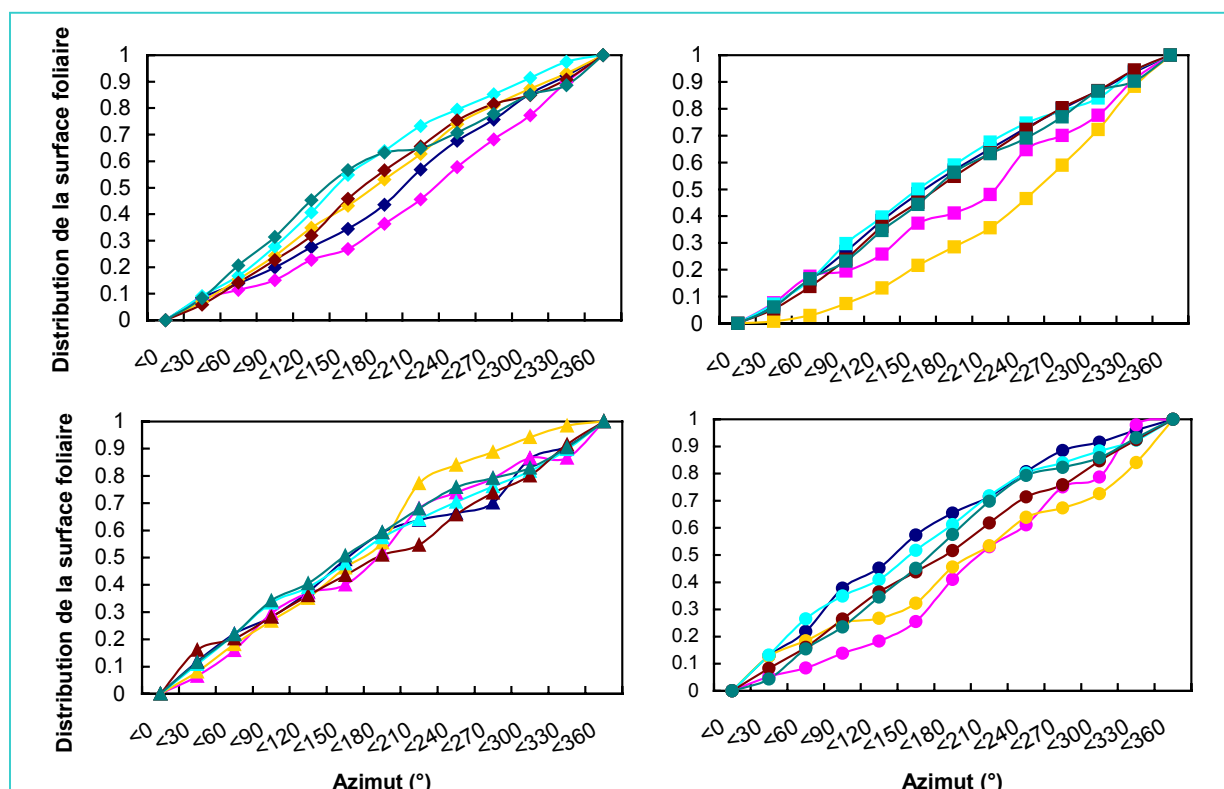


Figure II.20. Distribution de la surface foliaire en fonction de l'angle d'azimut pour chaque type de rameau chez les 4 cultivars 'Fuji' (◆), 'Braeburn' (■), 'Ariane' (△) et 'X3305' (○). Types de rameaux : inflorescence sans fruit (I, —), inflorescence avec fruit (IF, —), pousse de bourse courte (PC, —), pousse végétative courte (VC, —), pousse de bourse longue (PL, —), pousse végétative longue (VL, —).

Tableau II.9. Analyse statistique des différences de distribution du pourcentage de surface foliaire dans chaque classe d'angle d'Euler entre types de rameaux pour chaque cultivar et entre cultivars pour chaque type de rameaux par un test χ^2 . Les différences sont non significatives (NS) lorsque la valeur de P est supérieure à 0.05, significative (*) lorsque $P < 0.05$ et hautement significative (**) lorsque $P < 0.01$.

Angle d'Euler	Types de rameaux	Analyse χ^2 effet types de rameaux				Analyse χ^2 effet Cultivar				
		Effectif	P	Effectif	P	Effectif	P	Effectif	P	
		Fuji		Braeburn		Ariane		X3305		
Roulis	I	124	0.001 **	168	0.964 NS	21	0.000 **	53	0.000 **	0.322 NS
	IF	73		43		14		16		0.000 **
	PC	105		324		22		40		0.994 NS
	VC	98		101		19		17		0.682 NS
	PL	33		27		23		22		0.136 NS
	VL	8		45		21		14		0.995 NS
Élévation	I	124	0.000 **	168	0.065 NS	21	0.000 **	53	0.000 **	0.050 NS
	IF	73		43		14		16		0.002 **
	PC	105		324		22		40		0.178 NS
	VC	98		101		19		17		0.000 **
	PL	33		27		23		22		0.013 *
	VL	8		45		21		14		0.193 NS
Azimut	I	124	0.455 NS	168	0.139 NS	21	0.003 **	53	0.000 **	0.198 NS
	IF	73		43		14		16		0.000 **
	PC	105		324		22		40		0.826 NS
	VC	98		101		19		17		0.000 **
	PL	33		27		23		22		0.637 NS
	VL	8		45		21		14		0.954 NS

e. Orientation des feuilles

La distribution de la surface foliaire en fonction des classes de roulis (entre -180 et $+180^\circ$) (Fig. II.18) et d'élévation (entre -90 et $+90^\circ$) (Fig. II.19) s'est avérée de type sigmoïdale, ce qui correspond à une distribution normale pour tous les cultivars, alors que la répartition en fonction des classes d'azimut a été aléatoire entre 0 et 360° (Fig II.20). Les lois de distribution des angles foliaires selon les types de rameaux par cultivar et selon les cultivars pour chaque type de rameau ont été analysées par une série de tests de Khi^2 (Tab. II.9), en considérant les pourcentages de surface foliaire dans chaque classe d'angle. Ces résultats ont montré des différences significatives entre les différents types de rameaux pour les cultivars Fuji, Ariane et X3305, mais pas pour le cultivar Braeburn. En général, pour l'ensemble des cultivars, une distribution sigmoïdale a été observée pour le roulis des feuilles des rameaux longs, avec une majorité de la surface foliaire comprise dans les classes proches de 0° , ce qui correspond à une disposition planophile. Les feuilles des rameaux I et IF (rosettes des inflorescences) ont montré une orientation plus aléatoire, égale dans tous les angles. Pour l'élévation, cette tendance a également été observée chez Fuji, Braeburn et Ariane, mais pas chez X3305 qui a présenté une distribution relativement proche pour l'ensemble des feuilles de ses rameaux. D'autre part, peu de différences significatives ont été notées entre les cultivars (Tab. II.9). Pour les données de roulis, seules les inflorescences avec fruit (IF) ont différencié entre les cultivars, tandis que pour les données d'élévation et d'azimut, les IF et les VC ont présenté des différences fortement significatives.

3. Croissance primaire des rameaux longs et des rameaux courts des arbres

La Figure II.21 présente l'évolution du nombre de rameaux longs en croissance, de leur longueur moyenne et de leur vitesse moyenne de croissance. La Figure II.22 présente l'évolution du nombre de rameaux courts en croissance, de leur nombre de feuilles et de leur vitesse moyenne de croissance. Les écarts-types n'ont pas été reportés sur ces figures afin de ne pas les surcharger, car il existe une large gamme de longueur des rameaux longs (de 4cm à plus de 50cm) ou du nombre de feuilles des rameaux courts (de 2 à 13 feuilles).

L'évolution de l'effectif de rameaux en croissance a suivi une courbe en cloche pour les 2 types de rameaux (Fig. II.21 et Fig. II.22), montrant une période de maximum de croissance de durée variable selon les cultivars, et plus brève pour les rameaux courts que pour les rameaux longs.

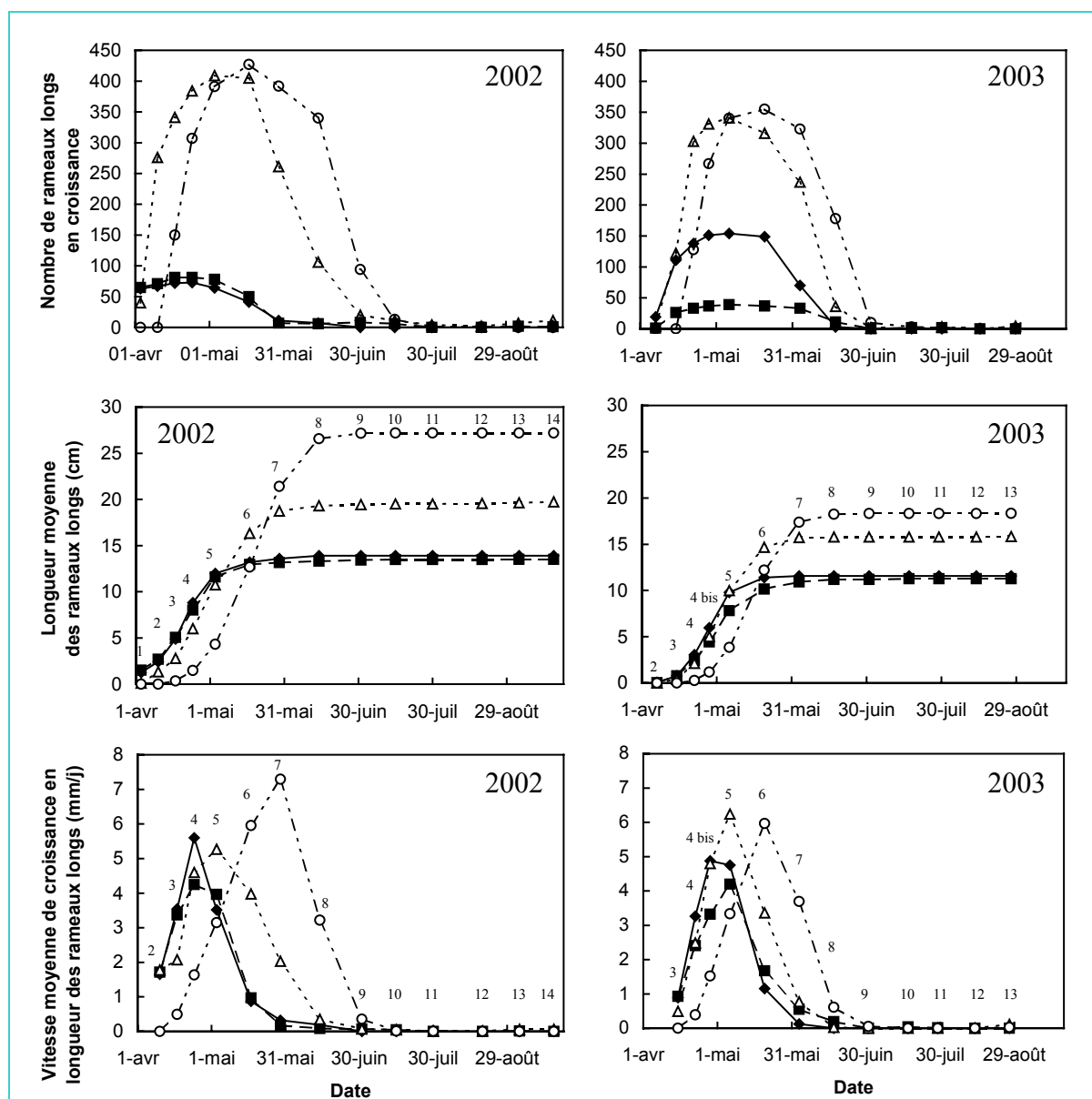


Figure II.21. Evolution de l'effectif, de la longueur et de la vitesse de croissance des rameaux longs (pousses de bourse et végétatifs > 4cm) des 4 cultivars 'Fuji' (◆), 'Braeburn' (■), 'Ariane'(△) et 'X3305'(O) au cours des années 2002 et 2003. Les chiffres inscrits dans les graphes renvoient aux dates notées dans le Tableau II.1 et reprises dans les analyses statistiques présentées dans les Tableaux II.10 et II.11.

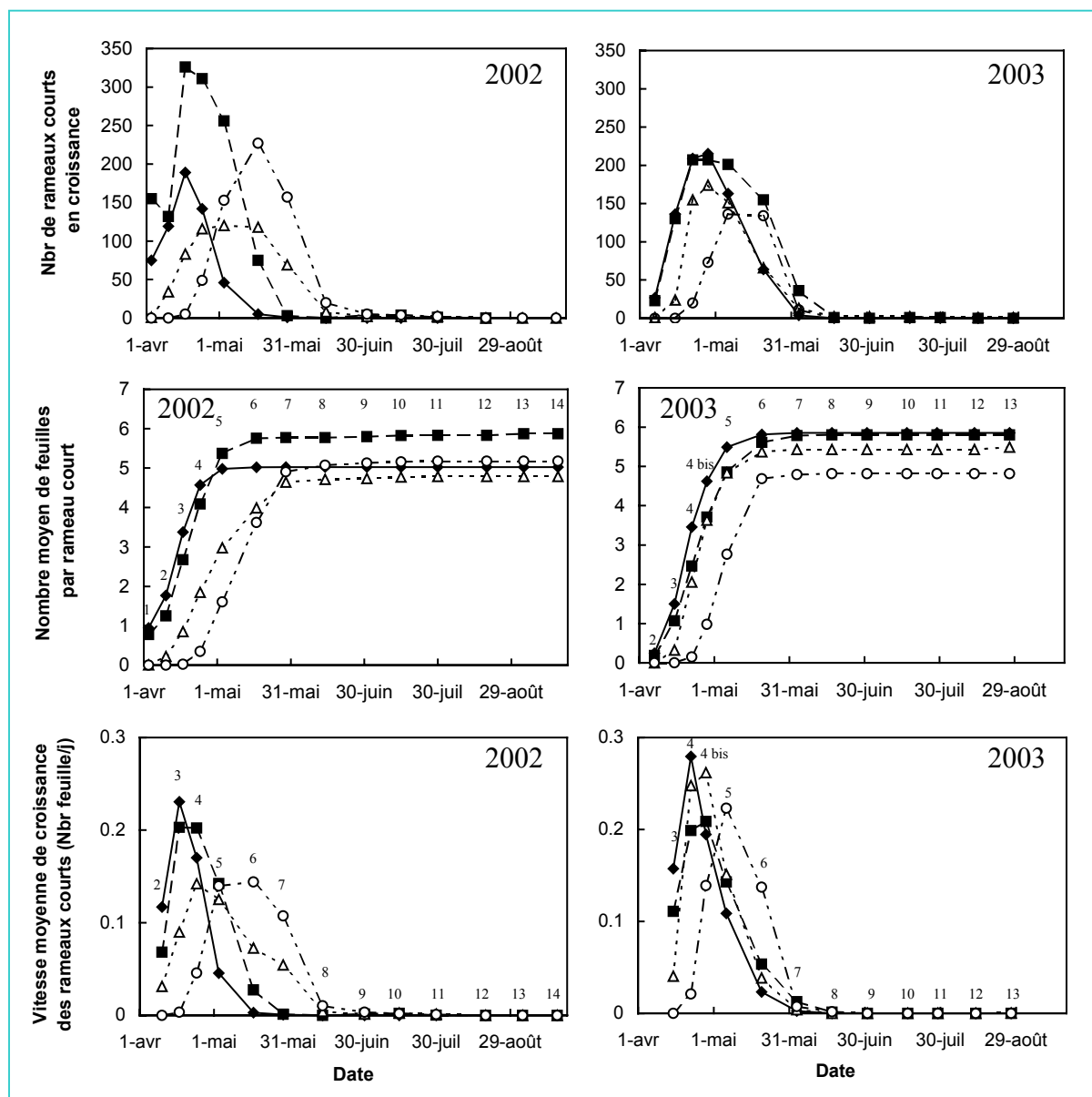


Figure II.22. Evolution de l'effectif, du nombre de feuilles et de la vitesse de croissance des rameaux courts (pousses de bourse et végétatifs < 4cm) des 4 cultivars 'Fuji' (◆), 'Braeburn' (■), 'Ariane'(Δ) et 'X3305'(O) au cours des années 2002 et 2003. Les chiffres inscrits dans les graphes renvoient aux dates notées dans le Tableau II.1 et reprises dans les analyses statistiques présentées dans les Tableaux II.10 et II.11.

Tableau II.10. Analyse statistique des différences de longueur moyenne et de vitesse moyenne de croissance des rameaux longs par date entre les cultivars et de l'interaction entre les facteurs cultivars et années par une ANOVA factorielle. Les différentes lettres d'une même colonne indiquent les groupes significativement différents au seuil de signification de 5%. Les différences sont non significatives (NS) lorsque la valeur de *P* est supérieure à 0.05 (Test de Newman et Keuls).

		ANOVA à 2 facteurs: effets Cv et année à chaque date								
		2002				2003				
Dates	facteurs	Fuji	Braeburn	Ariane	X3305	Fuji	Braeburn	Ariane	X3305	
Longueurs moyennes des rameaux longs (cm)	1	Cv	b	c	a	a				
	2	Cv	c	c	b	a	b	a	a	a
		Cv * année	c	d	b	a	a	a	a	a
	3	Cv	c	c	b	a	c	c	b	a
		Cv * année	c	c	d	ab	b	b	ab	a
	4	Cv	c	c	b	a	c	b	b	a
		Cv * année	g	f	e	b	d	cd	c	a
	4bis	Cv					d	b	c	a
	5	Cv	b	b	b	a	c	b	c	a
		Cv * année	d	d	cd	a	c	b	c	a
	6	Cv	a	a	b	a	ab	a	c	b
		Cv * année	bc	bc	cd	bc	ab	a	cd	b
	7	Cv	a	a	b	c	a	a	b	b
		Cv * année	a	a	cd	d	a	a	b	bc
8	Cv	a	a	b	c	a	a	b	c	
	Cv * année	ab	ab	cd	d	a	a	b	c	
9	Cv	a	a	b	c	a	a	b	c	
	Cv * année	ab	ab	cd	d	a	a	b	c	
10	Cv	a	a	b	c	a	a	b	c	
	Cv * année	ab	ab	cd	d	a	a	b	c	
11	Cv	a	a	b	c	a	a	b	c	
	Cv * année	ab	ab	cd	d	a	a	b	c	
12	Cv	a	a	b	c	a	a	b	c	
	Cv * année	ab	ab	cd	d	a	a	b	c	
13	Cv	a	a	b	c	a	a	b	c	
	Cv * année	ab	ab	d	e	a	a	bc	cd	
14	Cv	a	a	b	c					
Vitesse moyenne de croissance des rameaux longs (mm/j)	2	Cv	b	b	b	a				
	3	Cv	c	c	b	a	c	c	b	a
		Cv * année	e	e	d	bc	c	c	b	a
	4	Cv	c	b	b	a	c	b	b	a
		Cv * année	f	e	e	b	d	c	c	a
	4bis	Cv					c	b	c	a
	5	Cv	a	a	b	a	b	b	c	a
		Cv * année	ab	bc	d	a	cd	bc	e	ab
	6	Cv	a	a	b	c	a	a	b	c
		Cv * année	a	a	b	c	a	a	b	c
	7	Cv	a	a	b	c	a	a	a	b
		Cv * année	a	a	b	d	a	a	a	c
	8	Cv	a	a	a	b	a	a	a	b
		Cv * année	a	a	a	b	a	a	a	a
9	Cv	a	a	a	b	NS				
	Cv * année	a	a	a	b	a	a	a	a	
10	Cv	NS				a	b	a	a	
	Cv * année	NS								
11	Cv	NS				a	b	a	a	
	Cv * année	NS								
12	Cv	NS				a	b	a	a	
	Cv * année	NS								
13	Cv	NS				a	b	a	a	
	Cv * année	NS								
14	Cv	a	a	a	a					

L'étude de l'allongement des rameaux montre une croissance en sigmoïde pour les rameaux longs et les rameaux courts chez les 4 cultivars, avec une phase exponentielle en début de printemps. La croissance des rameaux courts s'est déroulée durant une période plus brève que celle des rameaux longs : tous les rameaux courts ont déployé leurs feuilles en un mois environ à partir du débourrement pour les cultivars Fuji et Braeburn et en deux mois pour les cultivars Ariane et X3305. Ceci révèle également une croissance moins synchrone de l'ensemble des rameaux courts d'Ariane et de X3305 comparativement à ceux de Fuji et Braeburn puisque la durée moyenne de croissance de chaque rameau n'a pas été plus longue pour Ariane et X3305 (en 2002, elle a été de 15 jours pour Fuji, de 22 jours pour Braeburn, de 19 jours pour Ariane et de 23 jours pour X3305, Fig. II.22). La durée de croissance des rameaux longs les plus tardifs a dépassé en moyenne de 15 jours celle des rameaux courts les plus tardifs. Cette tendance a été observée sur l'ensemble des cultivars. En 2002, l'évolution de l'élongation des rameaux longs a mis en évidence des différences significatives de longueur finale des rameaux entre les cultivars (Fig. II.21 et Tab. II.10). Les rameaux longs du cultivar X3305 ont présenté une longueur finale plus importante que ceux du cultivar Ariane, eux-même de longueur finale supérieure à ceux des cultivars Fuji et Braeburn. En 2003, les mêmes observations ont été faites entre les cultivars, mais avec des écarts moins importants. Une tendance générale à la réduction de la longueur finale des rameaux a été constatée entre 2002 et 2003 (Fig. II.21). Mais cette tendance a été plus importante pour les cultivars Ariane et X3305, réduisant ainsi les écarts entre cultivars en 2003. En ce qui concerne les rameaux courts (Fig. II.22), des différences moins importantes ont été observées entre les cultivars. Le nombre final de feuilles par rameau court a été relativement proche entre les cultivars, se montrant toutefois significativement supérieur chez les arbres du cultivar Braeburn en 2002 et significativement inférieur chez les arbres du cultivar X3305 en 2003 (Tab. II.11).

Par ailleurs, concernant les périodes de croissance, un décalage temporel entre les cultivars a été observé (Fig. II.21 et Fig. II.22), comme le confirme également l'analyse de variance réalisée à chaque date (Tableaux II.10 et II.11). En effet, la croissance des rameaux de X3305 a débuté avec un retard d'environ 15 jours par rapport à celle de Fuji, Braeburn et Ariane, en 2002 comme en 2003. Ce décalage a été observé aussi bien pour les rameaux courts que pour les rameaux longs. Le retard de phénologie de X3305 s'est répercuté sur sa date de fin de croissance : en 2002, les rameaux longs de ce cultivar ont terminé leur croissance environ 15 jours plus tard que ceux d'Ariane, et même un mois plus tard que ceux de Fuji et Braeburn. En 2003, 15 jours de retard ont également été observés entre la fin de

Tableau II.11. Analyse statistique des différences du nombre moyen de feuilles et de la vitesse moyenne de croissance des rameaux courts par date entre les cultivars et de l'interaction entre les facteurs cultivars et années par une ANOVA factorielle. Les différentes lettres d'une même colonne indiquent les groupes significativement différents au seuil de signification de 95%. Les différences sont non significatives (NS) lorsque la valeur de *P* est supérieure à 0.05 (Test de Newman et Keuls).

		ANOVA à 2 facteurs: effets Cultivar et année à chaque date								
		2002				2003				
Dates	facteurs	Fuji	Braeburn	Ariane	X3305	Fuji	Braeburn	Ariane	X3305	
Nombre moyen de feuilles des rameaux courts	1	Cv	b	b	a	a				
	2	Cv	c	b	a	a	b	b	a	a
		Cv * année	c	b	a	a	a	a	a	a
	3	Cv	d	c	b	a	d	c	b	a
		Cv * année	f	e	c	a	d	c	b	ab
	4	Cv	d	c	b	a	d	c	b	a
		Cv * année	f	e	b	a	d	c	b	a
	4bis	Cv					c	b	b	a
	5	Cv	c	d	b	a	c	b	b	a
		Cv * année	c	d	b	a	e	c	c	b
	6	Cv	c	d	b	a	c	bc	b	a
		Cv * année	d	ef	b	a	f	ef	e	c
	7	Cv	b	c	a	ab	c	c	b	a
		Cv * année	a	c	a	a	c	bc	b	a
8	Cv	b	c	a	b	bc	c	b	a	
	Cv * année	a	d	a	ab	c	cd	b	a	
9	Cv	b	c	a	b	bc	c	b	a	
	Cv * année	a	c	a	ab	d	c	bc	a	
10	Cv	ab	c	a	b	bc	c	b	a	
	Cv * année	a	c	a	ab	c	c	b	a	
11	Cv	ab	c	a	b	bc	c	b	a	
	Cv * année	a	c	a	ab	c	c	b	a	
12	Cv	ab	c	a	b	bc	c	b	a	
	Cv * année	a	c	a	ab	c	c	b	a	
13	Cv	ab	c	a	b	bc	b	b	a	
	Cv * année	a	c	a	ab	c	c	bc	a	
14	Cv	ab	c	a	b					
Vitesse moyenne de croissance des rameaux courts (nbr/j)	2	Cv	d	c	b	a				
	3	Cv	d	c	b	a	d	c	b	a
		Cv * année	f	e	c	a	d	c	b	ab
	4	Cv	d	c	b	a	c	b	c	a
		Cv * année	bc	cd	b	a	f	d	e	a
	4bis	Cv					b	b	c	a
	5	Cv	a	b	b	b	a	b	b	c
		Cv * année	a	c	bc	c	b	c	c	d
	6	Cv	a	b	c	d	a	c	b	d
		Cv * année	a	bc	e	f	b	d	c	f
	7	Cv	a	a	b	c	a	b	a	a
		Cv * année	a	a	b	c	a	a	a	a
	8	Cv	a	a	b	c	NS			
		Cv * année	a	a	a	b	a	a	a	a
9	Cv	NS								
	Cv * année	NS								
10	Cv	NS								
	Cv * année	NS								
11	Cv	NS								
	Cv * année	NS								
12	Cv	NS								
	Cv * année	NS								
13	Cv	NS								
	Cv * année	NS								
14	Cv	NS								

croissance des rameaux longs de X3305 et celle des autres cultivars. Concernant la fin de croissance des rameaux courts, en 2002 un retard d'un mois a été constaté entre X3305 et Ariane d'une part, et Fuji et Braeburn d'autre part, alors qu'en 2003 la fin de la croissance des rameaux courts a été synchronisée entre les différents cultivars. Ces différences entre années ont été confirmées par l'interaction significative cultivar x année présentée dans les Tableaux II.10 et II.11.

Concernant les vitesses de croissance, le même type de profil a été observé pour les différents types de rameaux et les différents cultivars (Fig. II.21 et Fig. II.22). Les vitesses ont augmenté au printemps, ont atteint un maximum à une date variable selon les cultivars, puis ont diminué jusqu'à s'annuler pendant l'été. Des décalages temporels entre les cultivars ont été observés pour les dates de vitesse maximale de croissance, conformément à ce qui a été décrit pour les longueurs. Dans certains cas, des différences entre cultivars ont aussi été détectées dans les valeurs de ces pics de croissance. Ainsi, pour l'allongement des rameaux longs, le rythme maximum observé chez X3305 en 2002 (7.3mm/jour) a été supérieur à celui observé chez Fuji ou Ariane (5.6 et 5.3 mm/j respectivement) et chez Braeburn (4.2 mm/j). En 2003, ce pic s'est situé à des valeurs similaires (environ 6mm/j) pour Ariane et X3305, soit un rythme d'allongement légèrement supérieur à celui de Fuji et de Braeburn (respectivement 4.9 mm/j et 4.2 mm/j). Concernant les rameaux courts, des différences entre les cultivars ont également été constatées. En 2002, Fuji et Braeburn ont présenté des vitesses maximales de croissance similaires (0.2 feuilles/j), supérieures à celles constatées pour Ariane et X3305 (0.14 feuilles/j). En 2003, les rythmes de croissance ont atteint des niveaux plus élevés qu'en 2002 pour les cultivars Fuji, Ariane et X3305 (respectivement 0.28 feuilles/j, 0.27 feuilles/j et 0.22 feuilles/j).

Une augmentation de la vitesse moyenne de croissance a été constatée en fonction de la longueur des rameaux pour l'ensemble des 4 cultivars en 2002 et 2003 (Fig II.23). Un rameau de moins de 10 cm a présenté une vitesse moyenne pondérée voisine de 2 mm/j alors qu'un rameau de plus de 40 cm de longueur a présenté une vitesse moyenne pondérée de plus de 5 mm/j. En parallèle, l'analyse des durées moyennes de croissance des rameaux courts et longs a mis en évidence une augmentation de ces durées avec la longueur finale des rameaux, pour l'ensemble des 4 cultivars (Fig. II.24). En 2002, les rameaux courts (PC + VC) ont montré une durée moyenne de croissance de 15 à 23 jours selon les cultivars. Pour un rameau long de moins de 10 cm, la durée de croissance a été proche de 25 jours, alors que pour un rameau long de 40 à 50 cm elle a atteint 70 jours en moyenne. Quelques différences entre cultivars ont été observées (Tab. II.12). Pour la plupart des rameaux longs, le cultivar

Braeburn a présenté une durée de croissance significativement supérieure à celle des autres cultivars et ceci pour les deux années étudiées. Mais les analyses concernant les rameaux les plus longs sont à considérer avec précaution étant donné les faibles effectifs surtout chez Fuji et Braeburn. Une réduction de la durée de croissance a été observée en 2003 par rapport à 2002 et ceci surtout pour les rameaux les plus longs. Quelques interactions significatives cultivars x années ont été observées concernant les rameaux longs de moins de 10 cm, mettant en évidence une durée de croissance variables entre cultivars selon les années (Tab. II.12). La longueur finale des rameaux semblent donc être déterminée par 2 facteurs : la vitesse moyenne de croissance et la durée. Afin de déterminer lequel de ces facteurs a eu le plus de poids sur la longueur finale des rameaux pour chaque cultivar et entre cultivars, une analyse des corrélations a été réalisée entre longueur des rameaux, vitesse moyenne de croissance, vitesse maximale de croissance et durée de croissance. Elle a révélée des corrélations positives et significatives entre toutes les variables en 2002 et 2003, excepté entre la durée de croissance et la vitesse moyenne pondérée (Tab. II.13). Les corrélations entre longueur des rameaux, vitesse maximale et vitesse moyenne pondérée ont toutes été supérieures en 2003 à celles observées en 2002. Au contraire, les corrélations entre longueur des rameaux et durée de croissance ont été supérieures en 2002. En 2002, les coefficients de corrélation entre longueur des rameaux et durée de croissance (coefficient de corrélation compris entre 0.63 et 0.80 selon les cultivars) ont été plus fortes que celles qui lient la longueur des rameaux et la vitesse pondérée (coefficient de corrélation entre 0.61 et 0.68 selon les cultivars) pour l'ensemble des cultivars excepté X3305. En 2003, ce sont les corrélations entre longueur des rameaux et vitesse pondérée (coefficient de corrélation compris entre 0.82 et 0.92 selon les cultivars) qui ont été les plus fortes (supérieures aux corrélations longueur x durée). Les corrélations semblent donc être quelque peu variables suivant les années, mais assez similaires entre les cultivars. L'analyse des corrélations phénotypiques prenant en compte l'ensemble des cultivars et des années a mis en évidence une corrélation de 0.63 entre Longueur et Durée, et une corrélation de 0.81 entre Longueur et Vitesse pondérée (Tab. II.14). La variabilité des longueurs des rameaux semble donc résulter de la complémentarité entre les deux facteurs : la vitesse jouant un rôle prépondérant par rapport à la durée de croissance. L'analyse des corrélations génotypiques prenant en compte l'effet du cultivar dans les corrélations a démontré que la variabilité observée entre cultivars pour les longueurs des rameaux résultait aussi d'une variabilité de la vitesse (coefficient de corrélation = 0.99) et secondairement d'une variabilité de la durée (coefficient de corrélation = 0.85).

Tableau II.13. Matrice des corrélations entre la longueur des rameaux longs, leur durée de croissance, leur vitesse maximale de croissance et leur vitesse moyenne pondérée à chaque date pour chaque rameau et pour les 4 cultivars. Les corrélations pour l'année 2002 sont représentées en dessous de la diagonale et celle de l'année 2003 au dessus. Les corrélations significatives au seuil de 95% sont notées en gras.

		Matrice des corrélations			
Cultivars	variables	Longueur des rameaux	Durée de croissance	Vitesse maximale de croissance	Vitesse moyenne pondérée
Fuji	Longueur des rameaux	1.00	0.59	0.86	0.91
	Durée de croissance	0.80	1.00	0.37	0.25
	Vitesse maximale de croissance	0.73	0.47	1.00	0.86
	Vitesse moyenne pondérée	0.68	0.18	0.69	1.00
Braeburn	Longueur des rameaux	1.00	0.40	0.85	0.92
	Durée de croissance	0.65	1.00	0.25	0.09
	Vitesse maximale de croissance	0.77	0.48	1.00	0.83
	Vitesse moyenne pondérée	0.61	-0.10	0.59	1.00
Ariane	Longueur des rameaux	1.00	0.63	0.91	0.82
	Durée de croissance	0.69	1.00	0.30	0.00
	Vitesse maximale de croissance	0.68	0.28	1.00	0.76
	Vitesse moyenne pondérée	0.63	0.07	0.73	1.00
X3305	Longueur des rameaux	1.00	0.25	0.89	0.89
	Durée de croissance	0.63	1.00	0.47	0.25
	Vitesse maximale de croissance	0.79	0.40	1.00	0.89
	Vitesse moyenne pondérée	0.78	0.09	0.74	1.00

Tableau II.14. Matrice des corrélations entre la longueur des rameaux longs, leur durée de croissance et leur vitesse moyenne pondérée de croissance pour les 2 années. Les corrélations phénotypiques sont représentées en dessous de la diagonale et les corrélations génotypiques au dessus. Les corrélations significatives au seuil de 95% sont notées en gras.

		Matrice des corrélations		
variables	Longueur des rameaux	Durée de croissance	Vitesse moyenne pondérée	
Longueur des rameaux	1.00	0.85	0.99	
Durée de croissance	0.63	1.00	0.81	
Vitesse moyenne pondérée	0.81	0.16	1.00	

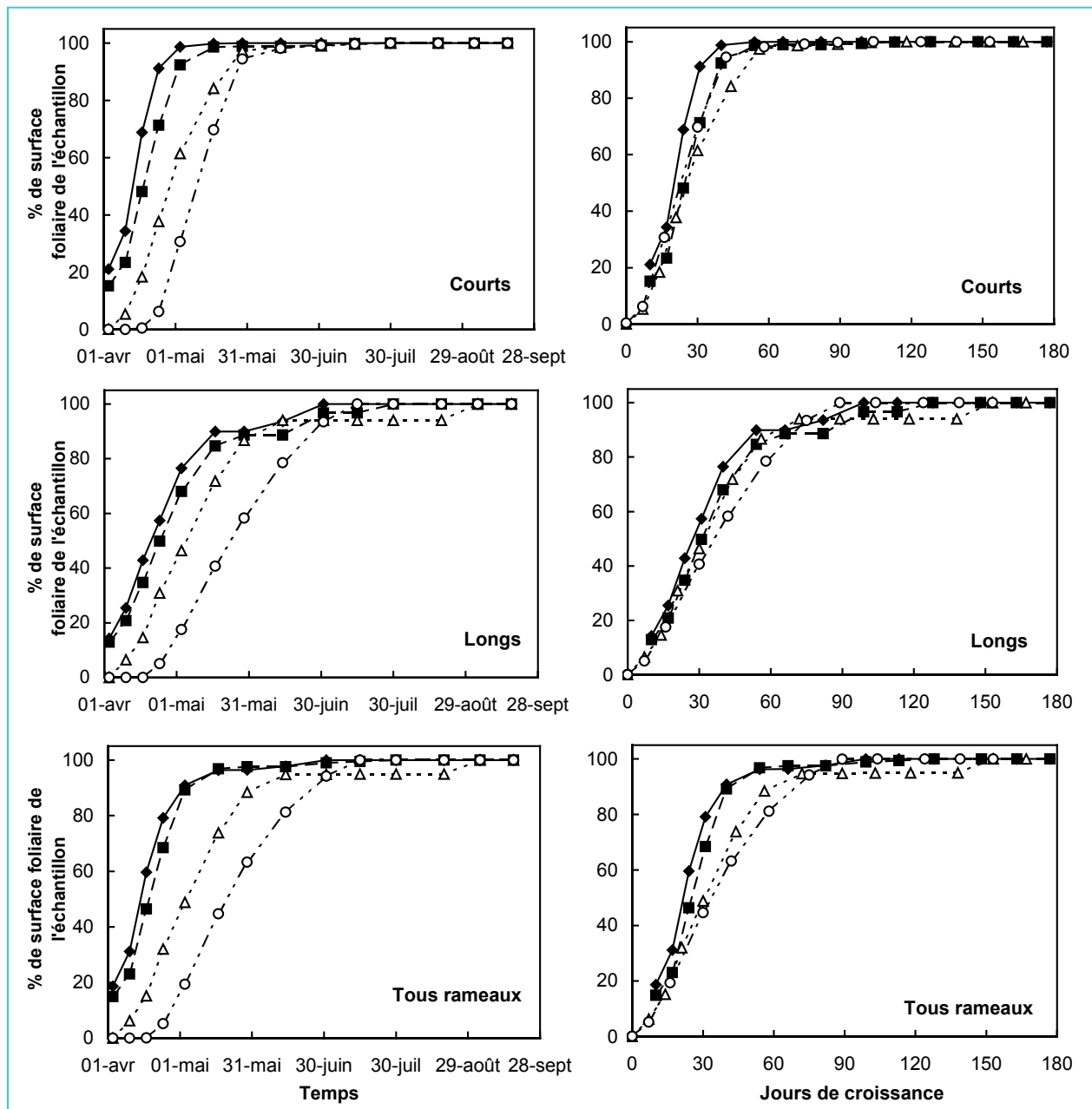


Figure II.25. Dynamique de mise en place de la surface foliaire des rameaux courts (PC + VC), des rameaux longs (PL +VL) et de la totalité des rameaux des arbres des 4 cultivars ('Fuji' (◆), 'Braeburn' (■), 'Ariane'(Δ) et 'X3305'(O)) au cours de l'année 2002.

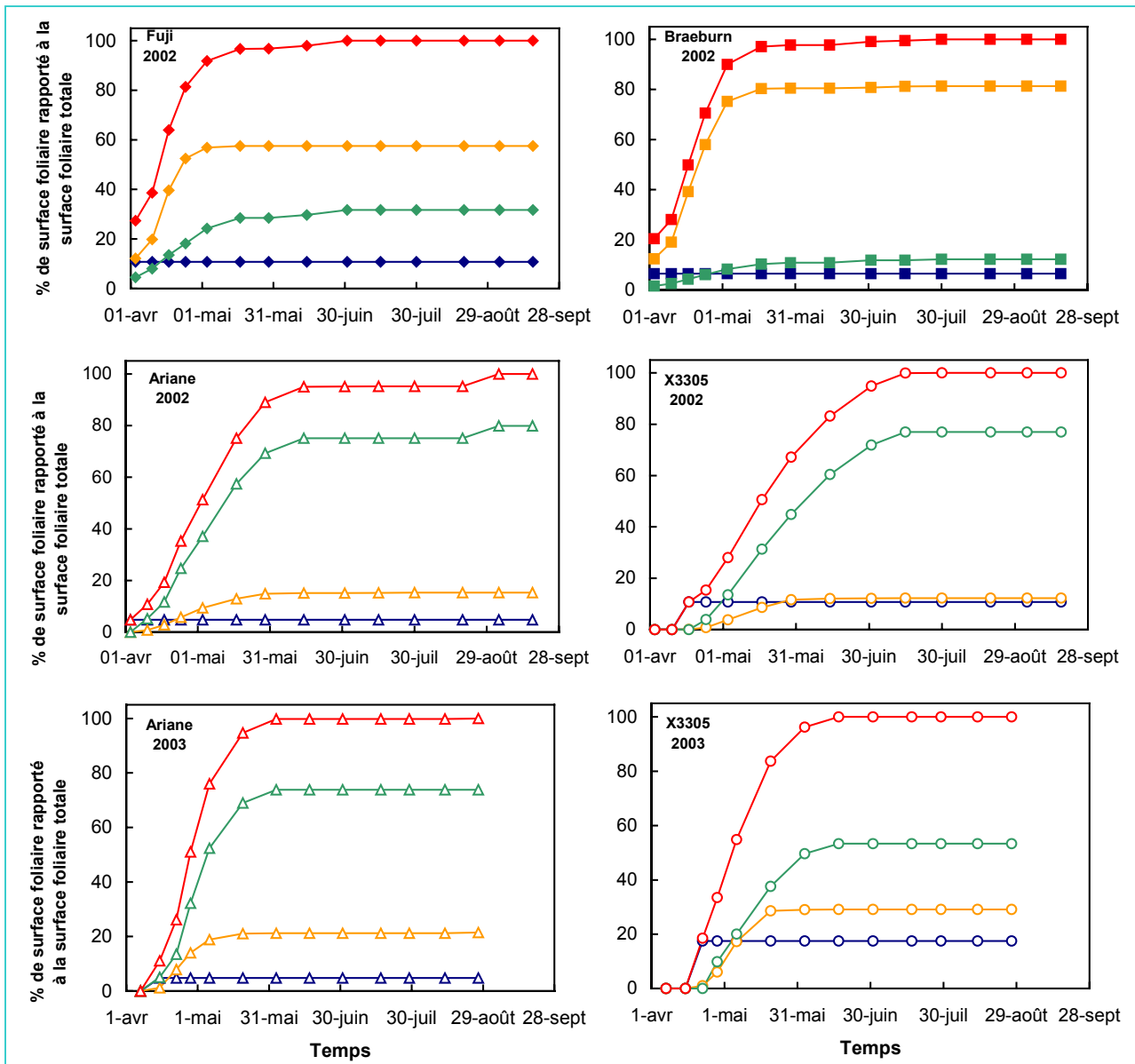


Figure II.26. Dynamique de mise en place de la proportion moyenne par arbre de surface foliaire de chaque type de rameaux par cultivar chez les 4 cultivars ('Fuji' (◆), 'Braeburn' (■), 'Ariane' (Δ) et 'X3305' (O)) au cours des années 2002 et 2003.

Types de rameaux : les inflorescences (I+IF, —), les rameaux courts (PC + VC, —), les rameaux longs (PL + VL, —) et la totalité des rameaux (—) des arbres

4 Dynamique de mise en place de la surface foliaire des arbres

En 2002, concernant les rameaux courts, le déploiement de leur surface foliaire dans l'arbre a été rapide, particulièrement chez les cultivars Fuji et Braeburn pour lesquels plus de 90% de leur surface foliaire totale ont été atteints début mai (Fig. II.25). Ce pourcentage n'a été observé que fin mai chez Ariane et X3305. Ce décalage est principalement dû à un retard de début de croissance, puisque la représentation transposée de la dynamique en fonction des jours de croissance écoulés ne montre quasiment pas de différence entre les cultivars (Fig. II.25) : seul le cultivar Fuji semble bénéficier d'un rythme de croissance un peu plus rapide de ses rameaux courts (fin de croissance après 40 jours) que les autres cultivars (fin de croissance après 50 jours pour Braeburn, Ariane et X3305). Concernant les rameaux longs, le déploiement de leur surface foliaire par arbre en 2002 a été plus lent que pour les rameaux courts, puisque 90% de leur surface foliaire totale n'ont été atteints qu'après 90 jours de croissance pour l'ensemble des cultivars (Fig. II.25). Comme pour les rameaux courts, un décalage des dates de fin de mise en place de la surface foliaire des rameaux longs a été observé entre Fuji et Braeburn d'une part, et entre Ariane et X3305 d'autre part, ceci étant également dû à des délais dans les dates de début de croissance.

L'évolution de la mise en place de la surface foliaire totale par arbre correspond à la compilation des rameaux courts et longs dans la Figure II.25 et à la compilation des courts, longs et des rosettes des inflorescences dans la Figure II.26. Dans la plupart des cas, les rosettes des inflorescences ont faiblement contribué à la surface foliaire des arbres (moins de 10%) sauf pour les arbres du cultivar X3305 en 2003, où elles ont représenté près de 20% (Fig. II.26). En 2002, dans le cas de Fuji et Braeburn, l'évolution de la surface foliaire de l'ensemble des rameaux (Figure II.25) a été proche de celle des rameaux courts. Ces rameaux sont en effet majoritaires dans le système aérien des arbres de ces 2 cultivars, particulièrement chez Braeburn (Fig. II.26). Au contraire, l'évolution de la surface foliaire des arbres d'Ariane et de X3305 a été plus proche de l'évolution de leurs rameaux longs qui sont majoritaires chez ces deux cultivars (plus de 70%, Fig. II.26). En 2003, cette situation s'est sensiblement modifiée chez le cultivar X3305 puisque ce cultivar a développé une proportion plus importante de rameaux courts (près de 30% en 2003 contre 10% en 2002) au détriment des rameaux longs (plus de 70% en 2002 contre 50% en 2003), et de nombreuses rosettes. Cette modification de comportement en 2003 n'a pas été observée chez les arbres du cultivar Ariane qui ont montré une surface foliaire toujours majoritairement composée de rameaux longs comme en 2002 (plus de 70% de la surface pour les 2 années). Au cours de la saison, les

arbres des cultivars Fuji et Braeburn ont déployé la quasi totalité de leur surface foliaire vers le 15 mai, soit 54 jours après le début de la croissance, alors que pour le cultivar Ariane, il a fallu attendre le 15 juin, ou même fin juin pour le cultivar X3305, soit après plus de 70 jours de croissance (Fig. II.25). Les arbres des cultivars Ariane et X3305 ont donc acquis leur potentialité maximale de fonctionnement foliaire plus d'un mois après les arbres des cultivars Fuji et Braeburn.

D. Discussion

Les résultats de ce chapitre ont été analysés dans une optique de comparaison des stratégies de croissance et d'organisation foliaire entre les cultivars, stratégies qui peuvent influencer le fonctionnement intégré des arbres, principalement au niveau de leur capacité d'interception lumineuse, et se répercuter sur leur budget carboné. Pour cela, deux axes d'études ont été privilégiés : la composition raméale et foliaire des arbres d'une part, et la dynamique de mise en place de la surface foliaire d'autre part. Cette discussion abordera donc ces deux axes.

Variabilité architecturale inter-génotypique

L'étude de la composition raméale des arbres a révélé quelques différences importantes entre les cultivars, mais ces différences sont à considérer avec précaution car certains arbres n'ont été décrits que partiellement (notamment Fuji et Braeburn en 2001). Les résultats ont montré que le cultivar Braeburn présentait une architecture essentiellement constituée de très nombreux rameaux courts aboutissant à une canopée plus agrégée (on parle de phénomène de 'clumping') que celle de Fuji qui semble plus dispersée car comportant plus de rameaux longs. De plus, la surface foliaire des rameaux de Braeburn est répartie sur un plus grand nombre de feuilles que pour le cultivar Fuji, ce qui a également un effet sur la densité locale de la canopée. Ceci a également été confirmé par les analyses du nombre de feuilles et la surface foliaire par rameau en fonction de leur longueur. Lorsqu'un cultivar présente un nombre de feuilles supérieur à un autre pour une même longueur de rameau, cela signifie que la longueur moyenne des entre-nœuds est plus courte et implique donc une plus forte densité de feuilles. Il en résulte un effet de 'clumping' plus important pour ce cultivar, comme c'est le cas par exemple des rameaux PC, VC et PL de Braeburn comparés avec ceux de Fuji. Les différences de densité du feuillage au sein de la canopée peuvent jouer un rôle prépondérant sur l'efficacité d'interception lumineuse (Robinson, 1997; Tustin *et al.*, 2001). Le phénomène de clumping se répercute de manière importante sur les capacités

d'interception lumineuse puisqu'il intervient notamment sur les propriétés d'auto-ombrage. Cette hypothèse sera reprise dans le chapitre IV, sur la base des comparaisons des sorties du modèle RATP concernant l'interception lumineuse et la densité de surface foliaire par voxel.

D'autre part, les arbres des cultivars Ariane et X3305 n'ont présenté que peu de différences en 2002, mais ont été différents de ceux de Fuji et Braeburn. En effet les premiers ont présenté peu de rameaux courts et une proportion plus importante de rameaux longs comparativement aux seconds. Ces différences nous sont apparues fortement dépendantes de l'âge des arbres. En effet, elles traduisent une diminution de la vigueur végétative des arbres avec le vieillissement. Cela a été décrit par Forshey et Elfving (1989) et Costes *et al.* (2003) qui ont mis en évidence une dérive de la croissance au cours du vieillissement des arbres. Celui-ci se caractérise par un raccourcissement des unités de croissance dû à une réduction du nombre de métamères et à une augmentation de la probabilité de floraison du centre vers la périphérie de l'arbre. Cette évolution a été particulièrement caractéristique pour X3305 entre les années 2002 et 2003. En effet, la prise en compte de deux années successives a permis d'observer une certaine stabilité de la stratégie de croissance chez Braeburn, Fuji et Ariane, tandis que X3305 a révélé une modification de son patron de ramification entre la 3^{ème} et la 4^{ème} année de croissance. En 2002, les jeunes arbres de Ariane et X3305 étaient encore dans une phase d'exploration du milieu avec un mode de ramification largement dominé par des rameaux longs. Cette proportion importante de rameaux longs peut être favorable à la capacité d'interception lumineuse des arbres, car ils sont souvent situés à la périphérie de la couronne, ce qui favorise l'occupation de l'espace et donc l'interception. En 2003, X3305 semble avoir commencé à « basculer » vers un comportement d'arbre plus mature, en produisant une plus forte proportion d'inflorescences et de rameaux courts, contrairement à Ariane qui a continué à produire beaucoup de rameaux longs. La présence de nombreuses inflorescences chez X3305 a pu exercer une concurrence trophique précoce aux dépens de la croissance primaire, comme en témoigne la diminution de l'effectif des PL ou des VL au cours de cette 4^{ème} année. Ces différences de nombre d'inflorescences entre Ariane et X3305 n'ont cependant pas abouti à une différence de charge en fruits, révélant ainsi des différences de capacités de nouaison de ces cultivars. Ces différences de capacité de nouaison entre Ariane et X3305 ont également été relevées par García-Villanueva (2004) (taux de nouaison de 25% pour X3305 contre plus de 60% pour Ariane). Ce résultat est cohérent avec les éléments de description de ces cultivars actuellement disponibles : tendance de la variété Ariane au maintien de plusieurs fruits par corymbe, et propension assez nette du génotype X3305 à l'auto-éclaircissage des fruits au sein des inflorescences.



Fuji



Braeburn



Ariane



X3305

Figure II.27. Photographies des feuilles des 4 cultivars mettant en évidence une variabilité de géométrie du limbe: chez certains cultivars, les feuilles sont repliées sur elles-mêmes le long de la nervure centrale alors que pour d'autres, elles sont plus étalées.

D'autre part l'analyse morphométrique et géométrique des feuilles a aussi permis de montrer que les feuilles des rameaux longs présentaient une orientation majoritairement plane (roulis et élévation) contrairement aux feuilles de rosette ou des rameaux courts dont les angles d'Euler sont plus aléatoires. On peut alors postuler que les rameaux longs ont une orientation plus favorable des feuilles aboutissant à une meilleure efficacité d'interception. Ce point sera repris en discussion dans le chapitre IV. Par contre, nos analyses n'ont pas révélé de différences d'orientation foliaire entre les cultivars. Cependant nos données n'ont concerné que l'orientation générale des feuilles et non la géométrie fine de leurs limbes. Nous avons en effet constaté que les feuilles des cultivars Braeburn et X3305 présentaient une pliure longitudinale au niveau de la nervure centrale beaucoup plus prononcée que celle des feuilles des cultivars Fuji et Ariane chez lesquels les feuilles apparaissaient plus étalées (Fig. II.27). Cette particularité peut influencer les capacités d'interception du rayonnement, mais compte tenu de la durée nécessaire à sa mesure (plusieurs points de digitalisation par feuille), elle n'a pas pu être prise en compte dans la suite du travail.

Il semble donc que les différences prépondérantes entre cultivars pouvant jouer un rôle sur le fonctionnement intégré des arbres résultent principalement de leur composition raméale plutôt que des différences de caractéristiques géométriques des feuilles.

Sous l'hypothèse selon laquelle les rameaux longs joueraient un rôle important dans l'interception lumineuse, une étude plus approfondie de ces rameaux à l'échelle foliaire a été entreprise. L'étude de l'évolution de la surface foliaire individuelle en fonction de leur rang d'insertion a montré des différences selon les types de rameaux longs (VL et PL) et selon les cultivars. Pour les deux types de rameaux longs, deux phases de croissance primaire ont été observées : une première phase au cours de laquelle la surface moyenne de la feuille augmente en fonction de son rang d'insertion, et une seconde phase où elle diminue ou se stabilise. Cette évolution a également été observée par Johnson et Lakso (1986) chez le pommier. Il apparaît que la transition entre ces deux zones se situe à des rangs de feuilles différents selon les types de rameaux et selon les cultivars. Dans le cas des VL, l'articulation de ces 2 phases au niveau de la 9^{ème} feuille correspond à la transition entre feuilles préformées et feuilles néoformées, selon les conclusions de divers auteurs (Fulford, 1965; Rivals, 1965; Fulford, 1966; Rivals, 1966; Costes *et al.*, 1995a; Lauri et Téroanne, 1995; Caraglio et Barthélémy, 1997). En début de saison de végétation, l'arbre remobilise ses réserves pour permettre le débourrement de ses bourgeons et le déploiement des feuilles préformées ce qui correspond à la première phase observée ici. Par la suite, ces feuilles préformées et développées commencent à fournir les assimilats nécessaires à la poursuite de la croissance

des rameaux et au déploiement des feuilles dites néoformées, qui correspondraient aux feuilles de la 2^{ème} zone décrite ci-dessus.

La zone de transition semble située à un rang inférieur chez Ariane et X3305 (au niveau de la 4^{ème} ou 5^{ème} feuille) que celui observé chez Fuji et Braeburn, mais nous avons constaté que cette transition se décalait vers une feuille de rang supérieur (7^{ème} ou 8^{ème} rang) en 2003 chez ces 2 variétés. Deux hypothèses peuvent être proposées pour expliquer ce décalage. La première consiste à invoquer une variation du nombre de feuilles préformées, résultant de l'âge des arbres. Mais elle est a priori invalidée par les études de morphogenèse évoquées ci-dessus (notamment Rivals, 1965 ; Fulford, 1965) qui ont conclu à un nombre d'organes préformés relativement stable dans les bourgeons. Notons toutefois que leurs travaux ne sont pas intéressés à une éventuelle variation de ce caractère en fonction de l'âge des arbres. La seconde hypothèse, plus envisageable, est que la transition entre les 2 phases ne correspondrait pas nécessairement à une transition entre pièces préformées et néoformées, mais plutôt à une variation de la vitesse d'expansion foliaire en fonction des conditions environnementales ou trophiques au moment de leur déploiement. Les arbres des cultivars Ariane et X3305 débutant la croissance de leurs rameaux plus tardivement que ceux de Fuji et Braeburn, c'est pour une feuille de rang inférieur que cette limitation interviendrait. De plus, ce décalage des périodes de croissance a été plus important en 2002 (3 semaines) qu'en 2003 (2 semaines), ce qui coïncide également avec un écart de feuille de transition moins important en 2003 (écart de 4 feuilles) qu'en 2002 (écart de 2 feuille) entre Fuji, Braeburn et Ariane, X3305.

Pour les PL (et sans doute les PC), la transition dans l'évolution de la surface individuelle des feuilles a été observée après la feuille de rang 2 pour tous les cultivars. Dans ce cas, si l'on se réfère à l'origine de ces pousses (axillaires sur l'inflorescence), les références de morphogenèse sont peu nombreuses. Pratt (1988) indique toutefois que la partie préformée des pousses dites de bourses ne comprendrait que 2 à 3 feuilles préformées. En effet ces pousses sont issues de bourgeons floraux qui possédaient également l'ensemble des pièces florales comme pièces préformées. Ce faible nombre de feuilles préformées des pousses de bourse est donc en accord avec nos observations sur les variations des surfaces foliaires individuelles.

Les différences d'évolution de la surface foliaire individuelle en fonction du rang d'insertion ne seront pas prises en compte dans le programme de reconstruction du feuillage des branches présenté au chapitre IV. Elles pourront être utilisées dans une version ultérieure de ce programme.

D'autre part, les relations d'allométrie présentées à l'échelle foliaire ou à l'échelle raméale entre la longueur des rameaux et le nombre ou la surface de feuilles pour les rameaux longs ont montré d'assez bonnes corrélations comme cela a également été observé pour quelques espèces comme le pêcher (Sonohat *et al.*, 2004) ou le pommier (Willaume et al, à paraître). Par contre, cela n'a pas été le cas des rameaux les plus courts de type I, IF ou PC, VC. La majorité de ces rameaux étant très courts (<1cm), il a été difficile d'obtenir une précision de cet ordre lors de la digitalisation des rameaux (Alméras, 2001).

La comparaison entre cultivars de ces relations a mis en évidence la nécessité d'établir une prise en compte spécifique pour chaque cultivar de ces relations dans le programme de reconstruction foliaire présenté dans le chapitre IV puisque des différences significatives ont été mises en évidence pour quelques types de rameaux. Notre analyse a également montré la nécessité de séparer les pousses dites végétatives des pousses de bourse qui sont significativement différentes pour les surfaces foliaires aux différents rangs d'insertion. Ceci est la conséquence des observations architecturales présentées dans ce chapitre rappelant l'origine différente des feuilles de ces pousses (feuilles préformées et néoformées). Par contre, peu de différences significatives ont été mises en évidence pour chaque type de rameau et pour chaque cultivar entre les 2 années successives de mesures, comme l'ont également montré Sonohat *et al.*, (2004). Les quelques différences significatives rencontrées peuvent résulter du fait que les arbres ayant fait l'objet des 2 années d'étude sont les arbres les plus jeunes : Ariane et X3305, qui n'ont pas encore atteint leur développement adulte. En phase de vieillissement du système aérien des pommiers, de profonds changements de typologie des rameaux interviennent et l'âge a donc pu être un facteur important dans l'évolution des paramètres au cours des années. Ceci ne doit pas être le cas des arbres âgés qui sont plus stables au niveau de leur croissance annuelle. Ces résultats soulignent donc le fait qu'un jeu de paramètres peut dans une certaine mesure être réutilisé d'année en année pour le programme de reconstruction foliaire, permettant un précieux gain de temps.

Variabilité inter-génotypique de la dynamique de croissance raméale

La dynamique de croissance raméale a fait l'objet de quelques études chez les arbres fruitiers, mais principalement concernant les rameaux longs pour lesquels il est plus facile de mesurer les longueurs d'entrenœuds (Abbott, 1984; Costes *et al.*, 2000). Nos résultats sont en accord avec ces travaux puisqu'ils montrent une évolution sigmoïdale de la dynamique de croissance. Concernant les rameaux courts, le nombre d'études concernant leur dynamique de croissance est très restreint (Johnson et Lakso, 1986; Barritt et Schonberg, 1990). Ces

rameaux représentent pourtant une grande part de la surface foliaire des arbres, surtout chez les individus âgés comme cela a été indiqué précédemment. Concernant la variabilité entre génotypes, quelques travaux ont montré des différences significatives de la croissance primaire que ce soit sur pommier (Barritt et Schonberg, 1990) ou sur pêcher (Kervella *et al.*, 1995). Dans notre étude, ce sont les pommiers les plus jeunes (cultivars Ariane et X3305) qui ont montré la période de croissance la plus longue (particulièrement X3305). Au début de leur vie, les arbres allouent une grande partie de leur ressources carbonées à l'édification de leur structure. Par la suite, la croissance est diffusée sur un plus grand nombre de points de croissance, aboutissant principalement à la production de rameaux courts (Costes *et al.*, 2003). Au fur et à mesure du vieillissement de l'arbre, une fois l'architecture établie, les ressources carbonées sont alors principalement dirigées vers les fruits (Cannell, 1985), au détriment de la croissance végétative. Les différences observées entre les génotypes peuvent donc provenir de différences de charge en fruits résultant de la différence d'âge des arbres. En effet, diverses études ont montré que la charge en fruits des arbres affectait leur croissance végétative (Barlow, 1964; Curry et Looney, 1986; Palmer, 1992).

Par ailleurs, des différences de période de mise en place de la surface foliaire ont été mises en évidence entre cultivars, à la fois pour les rameaux courts et les rameaux longs. Au cours d'une même année, la comparaison des dynamiques de croissance raméale a permis de classer les 4 génotypes en fonction de leur précocité de foliaison. Sous l'hypothèse d'une incidence mineure des variations de conditions environnementales entre les 2 parcelles, nous postulons que cet effet est essentiellement d'origine génotypique. Une entrée tardive en croissance des pommiers Ariane et surtout X3305 a été relevée par rapport à Braeburn et Fuji. Ce décalage de phénologie est susceptible d'avoir des répercussion indirecte sur l'expansion et la structure foliaire via les différences climatiques pendant leur déploiement. L'approche classique du déterminisme de la date de débournement repose sur la satisfaction des besoins en froid pour lever la dormance, puis sur la satisfaction de besoins en chaleur pour la croissance des ébauches au sein des bourgeons (*cf.* travaux réalisés sur pêcher (Rageau, 1982) ou sur noyer (Mauget, 1983)). Tout retard de phénologie peut donc être imputé soit à une levée d'endodormance plus tardive, soit à une réponse plus lente aux températures qui permettent l'évolution des ébauches en période d'écodormance. Au niveau de l'arrêt de croissance primaire, par ailleurs, nos résultats ont mis en évidence sa précocité chez Braeburn, et au contraire sa tardiveté chez Ariane et surtout chez X3305, en 2002 comme en 2003. Or la date d'arrêt de la croissance primaire est susceptible d'influencer le budget carboné de l'arbre à deux échelles :

i) un arrêt précoce de l'allongement des nouvelles pousses entraîne, à leur niveau individuel, un passage plus précoce à l'autotrophie (Johnson et Lakso, 1986). Ceci peut jouer un rôle important sur des différences de bilan carboné de l'arbre à l'échelle de la saison de végétation entre les cultivars. De plus, différents auteurs ont montré une évolution des capacités de fonctionnement foliaire au cours de la saison de végétation mettant en évidence un optimum entre la fin de l'expansion des feuilles et le mois de septembre (Fujii et Kennedy, 1985; Wünsche et Palmer, 1997). Le retard général de la phénologie est donc également de nature à influencer le fonctionnement de la canopée des arbres de X3305 considéré en terme de bilan sur la saison de végétation, si l'on considère que celle-ci a pu être plus courte que les autres sous l'hypothèse d'une sénescence foliaire comparable entre les cultivars ce qui n'a pas été mesuré.

ii) au niveau de l'arbre entier, un arrêt précoce de l'allongement des nouvelles pousses entraîne une acquisition plus rapide de la surface foliaire maximale. De ce point de vue, la comparaison des stratégies de croissance et de foliaison nous a permis de bien distinguer les 2 groupes de géotypes. Braeburn et Fuji, ici étudiés au stade adulte, ont fondé leur croissance sur la production de nombreux rameaux courts. Chez Braeburn, ils sont nettement majoritaires et contribuent à plus de 80% à la surface foliaire maximale, celle-ci étant stabilisée à mi-mai (# 7 semaines après le débourrement). Chez Fuji, la part des rameaux longs est un peu supérieure. Elle représente un peu plus de 30% de la surface foliaire maximale. La part prise par les rameaux longs dans la croissance est notablement plus forte chez les arbres jeunes. Chez Ariane, leur contribution à la surface foliaire totale est proche de 80% en 2002 comme en 2003, cette valeur n'étant acquise qu'après 10 semaines de croissance. Chez X3305, la foliaison ne s'est achevée en 2002 qu'après la fin de croissance des rameaux longs alors prédominants (13 semaines après débourrement). Chez ce cultivar, elle a été beaucoup plus rapide en 2003 (7 semaines), compte tenu de la part fortement croissante des rameaux courts et des rosettes, et de la diminution de la proportion des rameaux longs (50% de la surface foliaire finale). Chez Ariane et X3305, il a par ailleurs été noté en 2003 un net raccourcissement de longueur des rameaux longs (14 à 15 métamères en moyenne) par rapport à ceux de l'année 2002 (17 à 22 métamères).

Quelques différences de vitesse et de durée de croissance ont également été notées entre les rameaux et entre les cultivars. Elles sont à l'origine des différences observées de longueur finale des rameaux. L'analyse statistique des corrélations a mis en évidence les rôles complémentaires que jouent la vitesse et la durée de croissance dans l'acquisition de la dimension finale des rameaux, la vitesse semblant ici un facteur plus déterminant.

Les décalages de périodes de croissance, qui atteignent un mois entre les cultivars, ont pu également avoir des répercussions concernant leur fonctionnement. La caractérisation de la croissance primaire des différents cultivars nous a permis de déterminer les périodes de fin de croissance et donc d'acquisition probable de la pleine potentialité de fonctionnement des cultivars. Ceci nous a permis de placer les périodes de digitalisation des arbres après l'arrêt de leur croissance primaire, et donc de pouvoir procéder, grâce à l'application du modèle RATP, à une simulation de l'interception lumineuse et des échanges gazeux sur des structures ligneuses relativement stabilisées (*cf.* chapitre IV).

E. Conclusion

La comparaison architecturale des quatre cultivars de pommiers présentée dans ce chapitre s'est principalement focalisée sur une comparaison de leur stratégie de croissance primaire au cours de 2 années successives, cette approche étant complétée par l'étude de quelques propriétés morphométriques et géométriques du feuillage. Cette étude a permis de mettre en évidence un certain nombre de différences entre les cultivars. Mais notre souhait initial, qui était de comparer les caractéristiques architecturales inter-cultivars s'est heurté à la difficulté d'analyser les processus sur des arbres d'âges chronologiques différents. Les résultats ont donc été présentés et analysés pour les 4 cultivars conjointement, mais il apparaît que les comparaisons les plus pertinentes pour la croissance sont celles qui consistent à considérer les variétés deux à deux : Braeburn et Fuji, d'une part, Ariane et X3305, d'autre part. Le facteur âge jouant un rôle au niveau des caractéristiques architecturales, il sera alors intéressant de déterminer également l'impact de ce facteur sur le fonctionnement.

D'autre part, les résultats ont montré des différences importantes entre Fuji et Braeburn concernant leur mode de ramification. Braeburn est caractérisé par une croissance distribuée sur un nombre plus important de points de croissance (essentiellement des rameaux courts) ce qui aboutit à une canopée certainement plus agrégée que celle de Fuji dont la ramification est plus dispersée dans l'espace, avec une proportion plus importante de rameaux longs. Les cultivars Ariane et X3305 ont également montré des différences de patron de ramification par rapport à Fuji et Braeburn, étant donné leur composition raméale essentiellement formée de rameaux longs surtout en 2002. Au niveau foliaire, des différences d'orientation des feuilles ont été mises en évidence entre les différents types de rameaux ce qui peut également donner lieu à des différences d'interception entre les cultivars en fonction de leur composition raméale.

Ces éléments sont des préalables à la constitution de maquettes destinées à supporter l'application du modèle structure fonction RATP, et au paramétrage de ce modèle. Les maquettes des arbres étudiés seront présentées au chapitre IV.

The background of the slide is a photograph of apple leaves, which are green and have serrated edges. The leaves are slightly out of focus, creating a soft, natural texture. The text is overlaid on this background.

- Chapitre III -

Etude comparative de la structure et des propriétés fonctionnelles de la feuille isolée chez 4 cultivars de pommier

III. Etude comparative de la structure et des propriétés fonctionnelles de la feuille isolée chez 4 cultivars de pommier

A. Introduction

L'une des hypothèses présentées dans la problématique de ce travail est que la variabilité intra-spécifique de l'équilibre hydrique et de l'assimilation carbonée des arbres peut résulter d'une diversité de fonctionnement foliaire entre les cultivars.

Afin d'examiner cette hypothèse, le principal objectif de ce chapitre a donc été de comparer les 4 cultivars de pommier en terme de structure foliaire et de capacité de fonctionnement à cette échelle.

L'aspect structurel a été abordé par une analyse comparative des feuilles de lumière et des feuilles d'ombre chez les 4 cultivars. Cette analyse s'est fondée sur des critères morphométriques (mesures de la masse surfacique et de densité stomatique) et de quelques paramètres justifiant une étude histologique : épaisseur et la structure interne des tissus du limbe foliaire (parenchyme palissadique principalement).

L'aspect fonctionnel a consisté à analyser les réponses de la conductance stomatique aux variables environnementales (température, lumière et déficit de pression de vapeur) en vue de l'application du modèle de Jarvis (1976) au pommier. Nous avons par ailleurs comparé entre les cultivars les paramètres de fonctionnement photosynthétique (V_{cmax} , J_{max} et R_d) nécessaires au modèle biochimique de Farquhar *et al.* (1980).

En complément, les propriétés optiques des feuilles d'ombre et de lumière ont également été analysées, afin d'identifier d'éventuelles différences entre cultivars dans les propriétés de transmission ou de rediffusion de la lumière, qui pourraient se répercuter au niveau fonctionnel.

Les résultats de ce chapitre sont présentés en majeure partie sous la forme d'articles scientifiques soumis à publication.

B. Comparaison de la structure foliaire des 4 cultivars

Résumé de l'article soumis à Journal of Experimental Botany.

Comparaison des changements structurels foliaires en réponse à un ombrage chez 4 cultivars de pommier

Résumé: Les modifications de la structure et du fonctionnement foliaire en réponse à la lumière ont été peu étudiées chez les espèces pérennes à un niveau intra-spécifique. Cette étude présente une comparaison des structures internes de feuilles de lumière et de feuilles d'ombre chez 4 cultivars de pommier: Fuji, Braeburn, Ariane et X3305 cultivés en verger irrigués et fertilisés. Diverses variables structurelles telles que l'épaisseur des tissus foliaires (T_f), la masse surfacique (W_a), le nombre de cellules (C_n) et de couches cellulaires (C_l) du parenchyme palissadique, ainsi que la densité stomatique (S_d) ont été comparées. La teneur en azote surfacique (N_a) a été considérée comme indicatrice de l'exposition de la feuille à la lumière. Tous les paramètres structuraux étudiés ont été réduits par l'ombrage. La densité stomatique a diminué de manière similaire chez les différents cultivars, alors que la W_a et les autres paramètres étaient affectés différemment par l'ombrage, selon les cultivars. Le parenchyme palissadique s'est avéré être le tissu le plus modifié par l'ombrage et de façon la plus variable selon les cultivars. Des changements ont également été observés au niveau cellulaire pour ce tissu. Ces différences pourraient avoir pour conséquence une variabilité d'efficacité d'interception lumineuse entre les cultivars entraînant des différences de fonctionnement. Les différences structurelles révélées en intra-spécifique ont aussi permis de souligner la plasticité phénotypique des feuilles de pommier en réponse à l'ombrage. Certains des cultivars semblent plus adaptés aux changements de conditions lumineuses que d'autres.

Comparison between four apple tree cultivars of leaf structural changes in response to shade

Massonnet C.^{(1)*}, Escoute J.⁽²⁾, Costes E.⁽¹⁾ and Regnard J.L.⁽¹⁾

(1)UMR Biologie du Développement des Espèces Pérennes Cultivées – Equipe Architecture et Fonctionnement des Espèces Fruitières, INRA – Agro ; 2 Place Pierre Viala 34060 Montpellier Cedex 1 - France

(2)UMR Biologie du Développement des Espèces Pérennes Cultivées – Equipe Biotechnologies et Génomiques des Plantes Tropicales, CIRAD –AMIS/BIOTROP TA 40/03 Avenue Agropolis 34398 Montpellier Cedex 5.

Summary

The intra-specific factors responsible for the changes in leaf structure and function in response to light have been little investigated in perennial species. This paper presents a comparison of the structure of sunlit and shaded leaves in 4 apple cultivars: Fuji, Braeburn, Ariane and X3305 (a new INRA hybrid) grown in a fertilized and irrigated orchard for 2 seasons. Various structural traits such as leaf tissue thickness (T_i), leaf mass per area (W_a), number of cells (C_n) and cell layers (C_l) in the palisade parenchyma, and stomatal density (S_d) were compared. Leaf nitrogen per leaf area (N_a) was considered as reflecting leaf exposure to light. All structural parameters were reduced in shaded leaves compared to sunlit. Stomatal density decreased similarly in the four cultivars, while W_a and other histological parameters were reduced by different degrees. The palisade mesophyll was the tissue most affected by shade and the most variable from one cultivar to the next. Changes were also observed at the cellular level for this tissue. These differences could indicate variable light absorption efficiencies between the cultivars resulting in functional differences. These intra-specific structural differences also highlight the phenotypic plasticity of apple tree leaves in response to shade conditions. Some cultivars seem to be more adapted to changes of light conditions than others.

Keywords: intra-specific diversity; leaf morphology; leaf mass per area; *Malus x domestica*; stomatal density.

Introduction

The effect of the light environment on both leaf structure or function has been extensively studied in various perennial species (Farquhar and Sharkey, 1982; Flore and Lakso, 1989), including the apple tree (Campbell and Marini, 1992; Lakso, 1994). Authors studied shade effects by applying artificial shade to the whole tree or by comparing sunlit and shaded leaves within the tree (Nii and Kuroiwa, 1988; Mendes *et al.*, 2001). In apple, shade was shown to reduce leaf stomatal conductance and photosynthesis (Warrit *et al.*, 1980) resulting notably in a clear reduction in fruit quality (Jackson *et al.*, 1977).

Functional variations in various species were found to be related to structural changes in the leaves (Gutschick, 1999; Sack *et al.*, 2003). For instance for leaf structure it was demonstrated that shade reduced leaf mass per area (Kappel and Flore, 1983; Marini and Sowers, 1990; Frak *et al.*, 2002), stomatal density (Schoch, 1972; Loreti *et al.*, 1993; Hampson *et al.*, 1996; Klich, 2000) and the thickness of the various leaf tissues (Fails *et al.*, 1982; Wooge et Barden, 1987; Mendes *et al.*, 2001). It was also shown that shaded leaves in various species had a lower construction cost than sunlit leaves (Niinemets, 1999). This also led to functional differences in carbon budget like the lower compensation points to light and CO₂ in shaded leaves (Valladares *et al.*, 2000).

Some studies described inter-specific variability in leaf structure (Gratani et Bombelli, 2000; Mediavilla *et al.*, 2001). Notably, comparisons were made between light-demanding and shade-tolerant species (Niinemets et Tenhunen, 1997; Kitao *et al.*, 2000; Sack *et al.*, 2003). Far fewer studies investigated the intra-specific diversity of structural parameters. These were carried out in tropical trees (Hogan *et al.*, 1994) and evergreen and deciduous trees (Mediavilla *et al.*, 2001; Rotondi et Predieri, 2002) but few considered variations in leaf structure stemming from light exposure (Hanba *et al.*, 2002; Bruschi *et al.*, 2003). Studies in relation to genotype were also conducted in the apple tree, by Beakbane and Majumder, (1975) and Lespinasse and Noiton, (1986) but these authors did not investigate the phenotypic plasticity of the cultivars in response to fluctuating environmental conditions. This study would be particularly interesting to investigate in species which are propagated as clonal varieties as apple trees.

The general objective of our study was thus to explore the intra-specific diversity of the shading effect on leaf structure in apple trees. This paper presents a comparison of leaf structure variations between sunlit and shaded leaves in four apple cultivars through leaf structural characteristics such as leaf tissue thickness, a cell analysis of palisade parenchyma, leaf mass per area (W_a) and leaf stomatal density (S_d).

Materials and methods

Plant material

All the experiments were carried out at the INRA Melgueil experimental station (Montpellier, South of France). Four apple tree genotypes chosen for their architectural diversity in terms of shoot type composition (percentage of long and short vegetative and fruit shoots) were studied: two commercial cultivars, 'Braeburn' and 'Fuji', and two INRA hybrids, 'X3305' and the newly released Ariane. All are scab resistant and offer good fruit quality. Fuji and Braeburn apple trees were planted in December 1994, 6m x 1.8m apart, in a north – south orientation and trained using the Solaxe system (Lauri et Lespinasse, 2000). X3305 (Chantecler x Baujade) and Ariane (including Golden, Prima and Florina as parents) were planted in January 2000, 5m x 2m apart, in an east - west orientation, growing as a free trellis. All the trees were grafted on dwarfing M9 rootstock. The two adjacent experimental plots, possessing the same soil conditions, were regularly irrigated using a microjet system monitored by tensiometers to avoid soil water deficits. Mineral fertilization was supplied and pests and diseases controlled by conventional means in line with professional practices throughout the study. All trees underwent minimal pruning with crop load being adjusted by chemical thinning and a manual complement. The study was conducted using four trees for each cultivar either in 2002 or 2003. At the beginning of the experiment, average tree height was 2 m for Ariane and X3305 and 3m for Fuji and Braeburn, and average trunk diameter was 4.5cm and 6.5cm respectively. Leaves were taken randomly in all the experiments from long shoots within the crown, at an external position for sunlit leaves and an internal position for shaded leaves. Leaf sample sizes in each experiment are specified below.

Histological analysis

Fixation. In early August 2002, three healthy leaves fully exposed to light and three shaded leaves were taken from four trees of each of the four cultivars. Leaves were sampled on similar long shoot to avoid variability due to the type of leaves as showed by (Ghosh, 1973). Approximately 3 cm² of each leaf was rapidly cut out with scissors and placed for 24h in a flask containing 10ml of fixing mixture (glutaraldehyde (1%) - paraformaldehyde (2%) – caffeine (1%) in 0,1M phosphate buffer, pH7). Samples were first rinsed for 24h in 70° aqueous ethanol solution then stored in a second 70° ethanol bath for several months.

Dehydration. Samples were re-cut into rectangular fragments about 1cm in length (orthogonal to main leaf axis) and 3mm in width. These small fragments were dehydrated in three successive bathes (30 minutes each), containing ethanol with growing degree from 95° to 100°. The samples were then placed in 100° ethanol during overnight at 4°C.

Impregnation. Leaf tissues were progressively impregnated with resin by placing them in a bath containing resin (500ml), initiator (5g) (Technovit 7100; Kulzer), ethylene glycol dimethacrylate (2ml), PEG 400 (10ml) and 100° ethanol (1/1) at 4°C for 2h after 30 minutes in a vacuum. The samples were then transferred into a bath of pure resin for 48h at 4°C.

Inclusion. The samples were placed vertically into histomolds containing the resin impregnation solution (15ml) / hardener (1ml) (Technovit 7100; Kulzer) mix. Resin was left for 2 hours at room temperature and over night at 37°C in an incubator for polymerisation.

Transversal section. 3µm sections of the leaf were cut using a microtome and then laid on a glass slide. Three sections were cut for each sample, then dried for 20 minutes at 60°C before being brought back to room temperature.

Staining. A Fasga stain (Tolivia and Tolivia, 1987) diluted to 1 in 7 to avoid over-staining was chosen. The staining process took place overnight in the dark at room temperature. The slides were then rinsed with distilled water to remove the stain from the resin and were dried and covered with clearium and a strip to improve stain clarity.

Observations. The slides were observed under a transmitted light microscope (DMRXA ; LEICA) under 20X magnification. Each section was observed, photographed with a digital camera (NIKON Coolpix 990) and calibrated using a micrometer image. All measurements were taken at the same magnification to observe similar leaf zones between cultivars (sections 590µm in length).

Image analysis. Because of the time required to perform quantitative analyses, one representative image was chosen per sample for study. The images were first analysed using Photoshop software (V7.0, Adobe, San Jose CA, USA). Eight zones per leaf were distinguished as follows: upper epidermis, lower epidermis, stomata, palisade parenchyma, spongy parenchyma, xylem, sclerenchyma and total leaf. Tissue areas were then measured by Optilab Pro software (V2.6.2., Alliance Vision, Montélimar, France) which gave the number of detected particles of each colour, the pixel surface area, and the maximum length, maximum width and vacuum area of each particle.

In parallel, the palisade parenchyma tissue was more precisely described by the number of cell layers counted with a 0.25 precision and the cell number per layer.

Data analysis. The Optilab results files were compiled using Linux and Microsoft® Excel version 2000 software packages with specifically developed macro-instructions. With the exception of the spongy parenchyma, the transverse section area of each tissue (T_a) ($\mu\text{m}^2 \mu\text{m}^{-1}$) was calculated by the sum of the different particle areas for this tissue divided by the length of the section. Mean tissue thickness (T_t) (μm) was calculated by assimilating the

tissue section to a rectangle and by dividing the known tissue area (T_a) by the section length. Since the spongy parenchyma contained a high proportion of intercellular air space gaps, its area or thickness were determined by the difference between the total leaf area or thickness and the sum of all other different leaf tissues areas or thickness. Different variables were calculated from the cell count in the palisade parenchyma: i) cell area (C_{ar} , μm^2) by dividing the tissue area by the number of cells, ii) number of cells in the palisade parenchyma per length unit (C_n , $\text{Nbr } \mu\text{m}^{-1}$) by dividing the number of cells by the section length, iii) number of cells in each cell layer of the palisade parenchyma per length unit (C_{ni}) ($\text{Nbr } \mu\text{m}^{-1}$) by dividing the number of cells in each cell layer by the section length.

Leaf mass to area ratio (W_a) and leaf area nitrogen (N_a)

In the summer of 2003, samples of 12 to 17 leaves were collected from trees of all four cultivars in different exposure positions. Each leaf was scanned on a 1:1 scale, rapidly frozen in liquid nitrogen and finally stored at -20°C . The scanned images were then measured by image analysis (Optimas V6.5; Media Cybernetics, Silver Spring, MD, USA) to determine leaf area (A_l , m^2). The frozen leaves were lyophilised (Heto VR1 CT110, Denmark) and the dry matter corresponding to each leaf (W , g) was weighed on a precision balance. Leaf mass per area (W_a , g m^{-2}) was calculated by dividing W by A_l .

Leaf nitrogen content (N) was determined by gas chromatography after combustion (Agronomy Laboratory, Cirad-Amis, Montpellier). N content was expressed as percentage of dry matter (W , g). Leaf nitrogen content on area basis N_a (g m^{-2}) was calculated as follows:

$$N_a (\text{g m}^{-2}) = (N W / 100) / A_l \quad (\text{III.1})$$

Lower epidermal leaf prints

In early August 2003, three fully exposed leaves and three shaded leaves were removed from each of the four trees for each cultivar. The abaxial surface of each leaf was cleaned and its epidermal hairs were plucked off using adhesive tape. The smoothed area was coated with transparent nail varnish (Loreal® 001). After drying for a few minutes, double-side adhesive tape was applied to the nail varnish to draw off the leaf print which was then stuck onto a glass strip. These foliar prints were observed under a light transmitted microscope under 20X magnification. The number of stomata in each leaf print were counted in six zones. These zones were then photographed using a digital camera (NIKON Coolpix

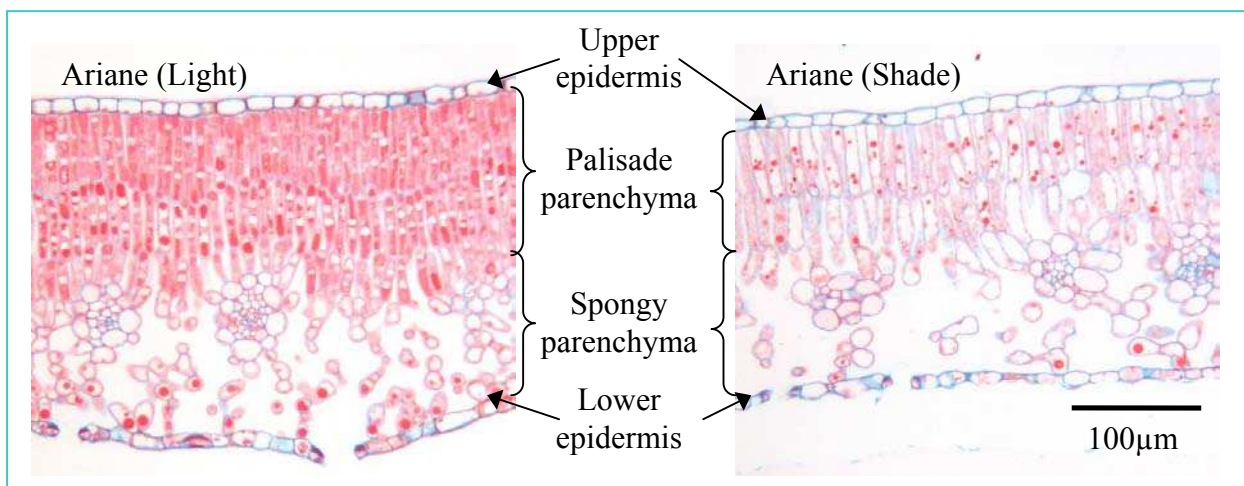


Figure III.1. Photography of histological section of Ariane leaves sunlit exposed on the left and shady exposed on the right. The central legend show the different tissues studied in this work.

Table III.1 : Comparison on the thickness of leaf tissues between cultivars and according to exposure conditions by a two-way ANOVA (Cultivars and Exposure). Within a same column, values with different letters are significantly different at $P<0.01$, $*P<0.05$ and no significantly different when NS is indicated.

Variables	Exposure	Cultivars	Nb	Mean thickness (μm) + Std deviation	Two-way ANOVA analysis		
					Cultivars	Exposure	Cultivar x exposure
Upper epidermis thickness	Sun leaves	Fuji	12	12.09 \pm 1.72	bc		bc*
		Braeburn	12	11.17 \pm 1.05	b		bc*
		Ariane	12	12.79 \pm 1.36	c		cd*
		X3305	12	9.77 \pm 1.25	a		a*
		mean	48	11.45 \pm 1.75		NS	
	Shade leaves	Fuji	12	11.54 \pm 1.73	a		bc*
		Braeburn	12	10.58 \pm 1.09	a		ab*
		Ariane	12	13.61 \pm 1.35	b		d*
		X3305	12	11.21 \pm 1.71	a		ab*
		mean	48	11.74 \pm 1.85			
Lower epidermis thickness	Sun leaves	Fuji	12	10.13 \pm 0.82	a		
		Braeburn	12	9.81 \pm 0.83	a		
		Ariane	12	9.68 \pm 1.34	a		
		X3305	12	11.59 \pm 1.45	b		
		mean	48	10.30 \pm 1.35		NS	NS
	Shade leaves	Fuji	12	9.47 \pm 1.16	a		
		Braeburn	12	9.34 \pm 0.74	a		
		Ariane	12	9.71 \pm 1.19	a		
		X3305	12	11.47 \pm 1.27	b		
		mean	48	9.99 \pm 1.38			
Palisade parenchyma thickness	Sun leaves	Fuji	12	69.56 \pm 9.33	a		b*
		Braeburn	12	86.42 \pm 13.73	b		c*
		Ariane	12	112.47 \pm 17.55	c		d*
		X3305	12	107.91 \pm 16.29	c		d*
		mean	48	94.09 \pm 22.41		a	
	Shade leaves	Fuji	12	39.15 \pm 6.95	a		a*
		Braeburn	12	49.23 \pm 9.77	b		a*
		Ariane	12	66.47 \pm 10.52	c		b*
		X3305	12	83.96 \pm 15.70	d		c*
		mean	48	59.70 \pm 20.37		b	
Spongy parenchyma thickness	Sun leaves	Fuji	12	114.52 \pm 22.41	a		
		Braeburn	12	108.70 \pm 21.95	a		
		Ariane	12	136.03 \pm 13.72	b		
		X3305	12	162.28 \pm 18.22	c		
		mean	48	130.38 \pm 28.36		a	NS
	Shade leaves	Fuji	12	96.97 \pm 7.02	a		
		Braeburn	12	94.27 \pm 16.29	a		
		Ariane	12	119.23 \pm 19.79	b		
		X3305	12	139.87 \pm 18.69	c		
		mean	48	112.58 \pm 24.42		b	
Limb thickness	Sun leaves	Fuji	12	206.30 \pm 28.22	a		
		Braeburn	12	216.10 \pm 31.34	a		
		Ariane	12	270.97 \pm 24.43	b		
		X3305	12	291.54 \pm 27.52	b		
		mean	48	246.23 \pm 45.31		a	NS
	Shade leaves	Fuji	12	157.14 \pm 11.53	a		
		Braeburn	12	163.42 \pm 23.38	a		
		Ariane	12	209.02 \pm 23.66	b		
		X3305	12	246.50 \pm 31.40	c		
		mean	48	194.02 \pm 43.22		b	

990), calibrated using a micrometer to calculate the area of the six zones by image analysis software Optilab Pro.

The stomatal density on each leaf (S_d) was calculated by dividing the number of stomata by the mean zone area counted (mm^2) for each of the six zones and by calculating the mean of the six values for each leaf.

Statistical analysis

All statistical analyses were performed by Statistica 6 software (Statsoft Inc., Tulsa, OK, USA). Firstly, differences between trees of the same cultivar were tested for each variable by a split-plot design ANOVA. In the absence of any between-tree differences for each light exposure group, the data were grouped per cultivar. Secondly, the normal distribution of the different variables was tested by a Shapiro-Wilk test. If the distribution was normal a factorial variance analysis (ANOVA, Fisher test) was performed on the data to test cultivar and exposure effects, and the cultivar x exposure interaction. If the F-value was significant, a Newman and Keuls test ($\alpha=0.05$) was performed for multiple mean comparisons.

Results

Comparison of four apple cultivars: leaf tissue thickness in response to shade.

Transverse sections of leaves from the four apple cultivars presented the typical structure of C_3 plants (Fig. III.1). Leaf histology was compared between the cultivars by measuring different leaf tissue thickness. No differences were detected for the same light exposure between the leaves taken from the different trees in the same cultivar as concerns the thickness of each leaf tissue (data not shown). But differences were noted for tissue thickness between the cultivars (Tab. III.1). The total thickness of the leaf lamina was similar in Fuji and Braeburn but smaller than in Ariane, which itself was smaller than in X3305. These differences were observed both in light and shade conditions excepted for X3305 sunlit leaves which are similar to Ariane sunlit leaves. Moreover, shade conditions in all cultivars reduced significantly ($P<0.05$) the thickness of the palisade and spongy parenchymas and total leaf blade while the thickness of the lower and upper epidermis was unaffected ($P>0.05$, Tab. III.1 and Fig. III.1). The thickness of the leaf lamina decreased by different degrees between the cultivars: reduction of 24% in Fuji, Braeburn and Ariane but only 15% in X3305. The thickness of the palisade tissue was the most affected by shade in leaves of Fuji, Braeburn and Ariane. The reduction in the total thickness of the leaf lamina between sunlit

Table III.2: Comparison of parenchyma palisade data (tissue area, cell layer numbers cell area and cell numbers per cell layer) between cultivars and according to exposure conditions by a two-way ANOVA (Cultivars and Exposure). Within a same column, values with different letters are significantly different at $P < 0.01$, $*P < 0.05$ and no significantly different when NS is indicated.

Variables	Exposure	Cultivars	Nb	Mean \pm Std deviation	Statistical analysis		
					Cultivars	Exposure	Cultivar x Exposure
Palisade parenchyma area ($\mu\text{m}^2 \mu\text{m}^{-1}$)	Sun leaves	Fuji	12	68.59 \pm 9.12	a		b*
		Braeburn	12	85.82 \pm 14.11	b		c*
		Ariane	12	107.36 \pm 16.49	c		d*
		X3305	12	111.37 \pm 18.53	c		d*
		mean	48	93.28 \pm 22.67		a	
	Shade leaves	Fuji	12	23017 \pm 4230	a		a*
		Braeburn	12	28965 \pm 5899	b		a*
		Ariane	12	38649 \pm 6342	c		b*
		X3305	12	49308 \pm 9230	d		c*
		mean	48	34985 \pm 11972		b	
Cell layers number	Sun leaves	Fuji	12	2.33 \pm 0.36	a		bc*
		Braeburn	12	2.85 \pm 0.34	b		d*
		Ariane	12	2.88 \pm 0.29	b		d*
		X3305	12	2.85 \pm 0.23	b		c*
		mean	48	2.72 \pm 0.38		a	
	Shade leaves	Fuji	12	1.98 \pm 0.07	a		a*
		Braeburn	12	2.15 \pm 0.29	a		ab*
		Ariane	12	2.04 \pm 0.10	a		ab*
		X3305	12	2.48 \pm 0.36	b		d*
		mean	48	2.16 \pm 0.30		b	
Average cell area (μm^2)	Sun leaves	Fuji	12	434.78 \pm 121.11	c		d*
		Braeburn	12	339.81 \pm 58.35	b		c*
		Ariane	12	295.65 \pm 61.06	b		bc*
		X3305	12	225.99 \pm 46.88	a		b*
		mean	48	324.06 \pm 107.10		a*	
	Shade leaves	Fuji	12	330.12 \pm 90.40	b		c*
		Braeburn	12	357.20 \pm 81.66	b		c*
		Ariane	12	293.62 \pm 97.62	b		c*
		X3305	12	152.55 \pm 28.32	a		a*
		mean	48	283.37 \pm 110.62		b*	
Cell number of palisade parenchyma per Length unit ($\text{nbr } \mu\text{m}^{-1}$)	Sun leaves	Fuji	12	0.240 \pm 0.027	a		c
		Braeburn	12	0.304 \pm 0.034	b		d
		Ariane	12	0.318 \pm 0.028	b		d
		X3305	12	0.300 \pm 0.027	b		d
		mean	48	0.291 \pm 0.041		a	
	Shade leaves	Fuji	12	0.176 \pm 0.020	a		a
		Braeburn	12	0.215 \pm 0.022	b		b
		Ariane	12	0.206 \pm 0.017	b		b
		X3305	12	0.249 \pm 0.023	c		c
		mean	48	0.211 \pm 0.033		b	
Cell number of layer one of palisade parenchyma per Length unit ($\text{nbr } \mu\text{m}^{-1}$)	Sun leaves	Fuji	12	0.118 \pm 0.008	a		
		Braeburn	12	0.134 \pm 0.011	b		
		Ariane	12	0.128 \pm 0.010	b		
		X3305	12	0.114 \pm 0.009	a		
		mean	48	0.124 \pm 0.012		a	
	Shade leaves	Fuji	12	0.106 \pm 0.010	a*		NS
		Braeburn	12	0.118 \pm 0.010	b*		
		Ariane	12	0.117 \pm 0.011	b*		
		X3305	12	0.113 \pm 0.007	ab*		
		mean	48	0.114 \pm 0.011		b	
Cell number of layer two of palisade parenchyma per Length unit ($\text{nbr } \mu\text{m}^{-1}$)	Sun leaves	Fuji	12	0.103 \pm 0.009	a		c
		Braeburn	12	0.111 \pm 0.009	b		d
		Ariane	12	0.120 \pm 0.007	c		d
		X3305	12	0.115 \pm 0.006	bc		d
		mean	48	0.112 \pm 0.010		a	
	Shade leaves	Fuji	12	0.071 \pm 0.016	a		a
		Braeburn	12	0.088 \pm 0.009	b		b
		Ariane	12	0.087 \pm 0.010	b		b
		X3305	12	0.099 \pm 0.005	c		c
		mean	48	0.086 \pm 0.014		b	
Cell number of layer three of palisade parenchyma per Length unit ($\text{nbr } \mu\text{m}^{-1}$)	Sun leaves	Fuji	12	0.019 \pm 0.023	a		a
		Braeburn	12	0.058 \pm 0.026	b		c
		Ariane	12	0.070 \pm 0.021	b		c
		X3305	12	0.070 \pm 0.016	b		c
		mean	48	0.055 \pm 0.030		a	
	Shade leaves	Fuji	12	0.000 \pm 0.000	a		a
		Braeburn	12	0.008 \pm 0.015	a		a
		Ariane	12	0.002 \pm 0.005	a		a
		X3305	12	0.037 \pm 0.026	b		b
		mean	48	0.012 \pm 0.021		b	

and shaded leaves in these cultivars mainly corresponded to that of palisade tissue which accounted for 62%, 71% and 74% of the total variation in the Fuji, Braeburn and Ariane cultivars, respectively. In X3305, the thickness of the leaf palisade and spongy parenchyma tissues was similarly reduced (by around 50% each). The reduction in the thickness of the palisade tissue between sunlit and shaded leaves exceeded 40% in Fuji, Braeburn and Ariane, but was only 22% in the X3305 cultivar. This different response to shade between the cultivars was confirmed by the significant cultivar x exposure interaction shown by the ANOVA analysis (Tab. III.1). A slightly significant cultivar x exposure interaction ($P < 0.05$) was also observed in the upper epidermis (a -15% to -5% thickness reduction depending on the cultivar) but not in the spongy parenchyma tissue which was reduced in the same proportion (between -12% and -15%) in all the cultivars.

Cell analysis of the leaf palisade tissue in four apple cultivars.

As the most marked variations in tissue thickness were noted in the palisade tissue, a more accurate analysis was undertaken of this tissue at the cell level. The results obtained are presented in Table III.2.

Braeburn, Ariane and X3305 leaf palisade tissue showed a similar number of cell layers (2.85, 2.79 and 2.85 respectively) in light exposed conditions. The value in Fuji was lower (2.33). Under shade conditions, Fuji Braeburn and Ariane showed similar numbers of palisade cell layers (1.98, 2.15 and 2.04 respectively). The value in X3305 was higher (2.48). In the same manner for thickness, the tissue area of the section was reduced in shaded leaves, and this for all cultivars. The reduction number in the cell layers caused by shading varied between the cultivars: a similar reduction was observed in Braeburn and Ariane (-25% and -27% respectively), and a lower reduction in Fuji and X3305 (-15% and -13% respectively).

ANOVA showed that cell area (transversal section) was less affected by shading ($P < 0.05$) than cell number, which was more significantly reduced ($P < 0.01$). Cell transverse sections in Braeburn and Ariane did not differ between sunlit and shaded conditions. Differences were observed only in Fuji and X3305 where cell sections were reduced by -24% and -32% respectively. But the number of cells in the palisade tissue per unit length was affected by shading in all the cultivars : by -27% in Fuji, -29% in Braeburn, -35% in Ariane and -17% in X3305. The analysis of the number of cells per layer (C_{ni}) showed that the second and third layers were most affected by shade: a reduction of -1% to -12% in the first layer depending on the cultivar; from -14% to -31% in the second layer and from -46% to -100% in the third layer.

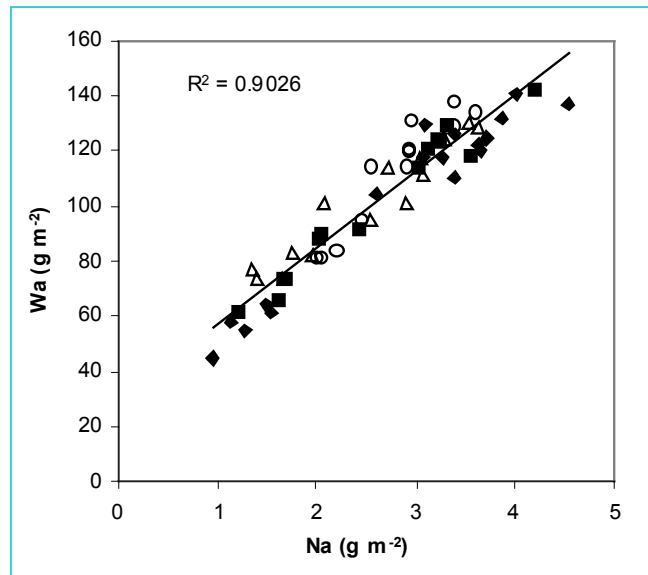


Figure III.2. Relationships between leaf mass per area (W_a , $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) and amount of leaf nitrogen per unit leaf area (N_a , $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) for 4 apple cultivars: ‘Fuji’ (◆), ‘Braeburn’ (■), ‘Ariane’(Δ) and ‘X3305’(O) cultivars.

Table III.3 : Covariance analysis of the relationships between leaf mass per area (W_a , $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) and leaf nitrogen content per unit area (N_a , $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) between 4 apple cultivars and according to exposure conditions with N_a as covariate. Within a same column, values with different letters are significantly different at $P < 0.01$.

Cultivars	Nb	regression coefficient			Covariance analysis
		a	b	R^2	Mean $W_a \pm$ Std deviation
Fuji	17	27.826	24.323	0.94	103.80 \pm 32.72 a
Braeburn	12	28.302	27.552	0.96	101.63 \pm 26.49 a
Ariane	14	24.841	38.891	0.91	100.80 \pm 20.42 a
X3305	12	37.357	8.3115	0.89	111.92 \pm 21.13 b
<i>mean</i>	55	27.735	29.632	0.90	

Table III.4: Comparison of leaf mass per area (W_a , $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) values between 4 apple cultivars and according to exposure conditions by a two-way ANOVA analysis. Within a same column, values with different letters are significantly different at $P < 0.01$.

	Cultivars	Nb	Mean $W_a \pm$ Std deviation	Two-way ANOVA		
				Cultivars	Exposure	Cultivars x Exposure
Sun leaves	Fuji	23	116.35 \pm 12.42	a		d
	Braeburn	20	117.89 \pm 18.87	a		d
	Ariane	24	107.78 \pm 13.28	a		d
	X3305	24	132.03 \pm 12.13	b		e
	<i>mean</i>	91	118.51 \pm 8.70		a	
Shade leaves	Fuji	9	56.69 \pm 6.24	a		a
	Braeburn	9	72.18 \pm 9.87	b		b
	Ariane	9	74.53 \pm 7.46	b		b
	X3305	8	86.05 \pm 7.08	c		c
	<i>mean</i>	35	72.36 \pm 10.46		b	

Comparison of four apple cultivars : W_a in response to shading.

An analysis was made of the mean W_a values in sunlit and shaded leaves for the 4 apple cultivars (Tab. III.3) and the relationship between W_a and N_a in each (Fig. III.2 and Tab. III.4). W_a values in sunlit leaves were similar in Fuji, Braeburn and Ariane cultivars, and higher in the X3305 cultivar (Tab. III.3). Values for shaded leaves in Braeburn and Ariane were similar, while Fuji had the lowest values and X3305 the highest. All the cultivars presented a significantly lower W_a value in shaded than in sunlit leaves ($P < 0.01$, Tab. III.3). An exposure x cultivar interaction was detected by ANOVA (Tab. III.3) showing differences in cultivar response to the shade effect. The decrease in W_a with shade was far more pronounced (51%) in Fuji than in Braeburn, Ariane and X3305 (30%, 38% and 35% respectively).

A unique linear relationship ($R^2 = 0.90$) was established between W_a and N_a (Fig. III.2). This was completed by a covariance analysis (considering N_a as covariate, Tab. III.4) which detected a significant cultivar effect ($P < 0.01$). For similar N_a values, the W_a values in the X3305 cultivar were higher than the W_a values in the other cultivars. A large variability of N_a and W_a values respectively between 1 and 4.5g m⁻² and between 45 and 145g m⁻², was observed in all cultivars leaves. These important ranges of values highlighted the large variation of light exposure between the leaves within the tree crown. The sunlit leaves presented a very high N_a values (up to 4g m⁻² *i.e.* N_w of 3.4%) signifying the high nitrogen nutritional status of the trees.

Comparison of four apple cultivars: stomatal density in response to shading.

The stomatal density (S_d) of sunlit and shaded leaves was compared in all four apple cultivars (Tab. III.5). Few differences were noted between the cultivars for stomatal density in sunlit leaves: only Ariane leaves presented a significantly lower S_d than X3305 leaves ($P < 0.01$, Tab. III.5). Leaf stomatal density was significantly lowered by shading in all the cultivars (Tab. III.5). Fuji and Ariane showed a similar S_d in shaded leaves, while higher stomatal densities were observed in Braeburn and in X3305. All the cultivars presented a similar reduction in stomatal density induced by shading as revealed by the absence of any cultivar x exposure interactions (Tab. III.3). The stomatal density reduction induced by shading was 23% in Braeburn, 28% in X3305, 31% in Ariane and 34% in Fuji.

A unique relationship was finally established between W_a and stomatal density in all cultivars, as shown in Figure III.3.

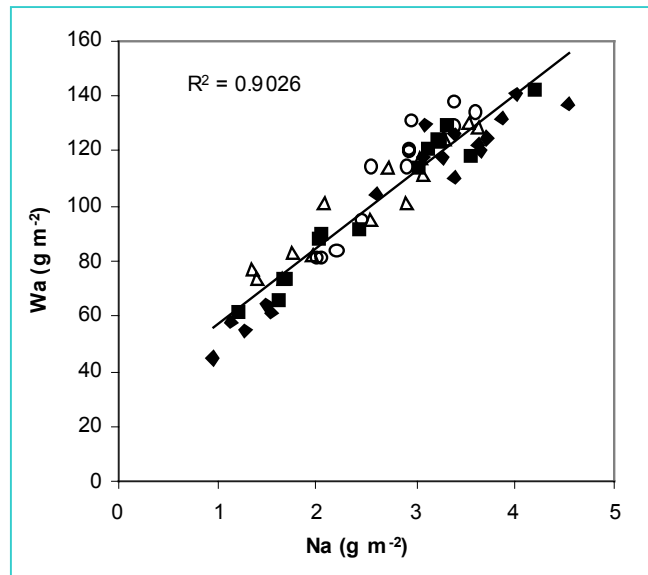


Figure III.2. Relationships between leaf mass per area (W_a , $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) and amount of leaf nitrogen per unit leaf area (N_a , $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) for 4 apple cultivars: 'Fuji' (\blacklozenge), 'Braeburn' (\blacksquare), 'Ariane'(\triangle) and 'X3305'(O) cultivars.

Table III.3 : Covariance analysis of the relationships between leaf mass per area (W_a , $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) and leaf nitrogen content per unit area (N_a , $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) between 4 apple cultivars and according to exposure conditions with N_a as covariate. Within a same column, values with different letters are significantly different at $P < 0.01$.

Cultivars	Nb	regression coefficient			Covariance analysis
		a	b	R^2	Mean $W_a \pm$ Std deviation
Fuji	17	27.826	24.323	0.94	103.80 \pm 32.72 a
Braeburn	12	28.302	27.552	0.96	101.63 \pm 26.49 a
Ariane	14	24.841	38.891	0.91	100.80 \pm 20.42 a
X3305	12	37.357	8.3115	0.89	111.92 \pm 21.13 b
<i>mean</i>	55	27.735	29.632	0.90	

Table III.4: Comparison of leaf mass per area (W_a , $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) values between 4 apple cultivars and according to exposure conditions by a two-way ANOVA analysis. Within a same column, values with different letters are significantly different at $P < 0.01$.

	Cultivars	Nb	Mean $W_a \pm$ Std deviation	Two-way ANOVA		
				Cultivars	Exposure	Cultivars x Exposure
Sun leaves	Fuji	23	116.35 \pm 12.42	a		d
	Braeburn	20	117.89 \pm 18.87	a		d
	Ariane	24	107.78 \pm 13.28	a		d
	X3305	24	132.03 \pm 12.13	b		e
	<i>mean</i>	91	118.51 \pm 8.70		a	
Shade leaves	Fuji	9	56.69 \pm 6.24	a		a
	Braeburn	9	72.18 \pm 9.87	b		b
	Ariane	9	74.53 \pm 7.46	b		b
	X3305	8	86.05 \pm 7.08	c		c
	<i>mean</i>	35	72.36 \pm 10.46		b	

Discussion

Intra-specific variations in tissue thickness in response to shade: a possible indication of differences in light use efficiency.

Leaf thickness was measured in leaves taken at the same time from all four cultivars in order to avoid differences due to seasonal variations, as stressed by Wooge and Barden (1987). In sunlit leaves the thickness of each tissue was comparable to that observed in various deciduous tree species (Schechter *et al.*, 1992; Mediavilla *et al.*, 2001). The thickness of the leaf lamina was reduced in shaded conditions as shown in numerous previous studies (Mendes *et al.*, 2001; Hanba *et al.*, 2002; Bruschi *et al.*, 2003; Oguchi *et al.*, 2003). But the different cultivars showed different leaf responses to shade. The thickness reduction in X3305 was less pronounced than in the other cultivars. This difference may result from the architecture of X3305 trees which possess a less dense canopy than the other cultivars. Accordingly, the leaves might be less shaded than in the other cultivars. This hypothesis was supported by our observation of a narrower range of leaf N_a variations in X3305 in 2003, (and in 2002, data not shown) than that observed in Ariane, Fuji and Braeburn, as shown in Figure III.2. Many previous studies have demonstrated that N_a and W_a variations express integrated changes in the light exposure of the leaves in the tree canopy (DeJong and Doyle, 1985; Niinemets, 1997; Le Roux *et al.*, 1999b; Rosati *et al.*, 2000; Urban *et al.*, 2003). A possible way of verifying this hypothesis would be to simulate absorbed radiation in the trees using the structural-functional RATP (Radiation Absorption, Transpiration and Photosynthesis) model (Sinoquet *et al.*, 2001).

When tissue composition was analysed, it was demonstrated that only palisade parenchyma tissue was affected by shading to different degrees in the cultivars. All other tissues were affected by shade, but in the same proportion for all the cultivars. As the palisade tissue was the most affected by shade, it would appear to be the most plastic leaf tissue in the apple tree. The palisade mesophyll is responsible for improved light penetration and absorption into the depth of the leaf, thanks to the cylindrical shape of its cells and the peripheral streaming of the chloroplasts while the spongy tissue enhances light capture by its scattering effect (Evans, 1999). Any shade-induced change in the proportions of the different tissue components would therefore modify light capture in the leaf and the efficiency of its tissue (Evans, 1999; Mendes *et al.*, 2001). Sunlit leaves possess a more efficient structure (higher stomatal density and palisade tissue thickness) in terms of gross photosynthesis (Mendes *et al.*, 2001). Moreover, Ariane and X3305, with thicker sunlit leaves

than Braeburn which in turn had thicker leaves than Fuji, also appear to possess more efficient leaves. Differences between the cultivars for the thickness of the palisade parenchyma in shaded leaves were also observed: shaded leaves in X3305, *i.e.* the cultivar with the thickest palisade parenchyma, may be more efficient and consequently more adapted to shade than leaves in Ariane, and in turn these were more efficient than those in Fuji and Braeburn. Changes in incident radiation led to more pronounced variations in leaf anatomy than in foliar biochemistry (Niinemets and Tenhunen, 1997). Shade also slightly affected the mean cell section and more greatly the number of cells in the 2^d and 3^d layers of palisade parenchyma. Shade therefore appeared to have more effect on cell division than on cell expansion during leaf development, as shown previously by Dengler (1980) in *Helianthus annuus*.

Varied W_a response to shading in the different cultivars.

Data for W_a presented in this paper (Fig. III.2) are within the range reported by several previous studies in the fruit tree (Kappel and Flore, 1983; Wooge and Barden, 1987; Schechter *et al.*, 1992). All the cultivars showed reduced W_a in shaded leaves, as reported in previous studies on various species including apple (Barden, 1977; Kappel and Flore, 1983; Marini and Sowers, 1990; Hanba *et al.*, 2002; Oguchi *et al.*, 2003). But our study also demonstrated that this reduction varied from one cultivar to the next: W_a was more reduced in Fuji than in Braeburn and Ariane but less than in X3305. These differences were due to lower shaded leaf W_a values in Fuji and a higher sunlit leaf W_a value in X3305. The W_a variations between sunlit and shaded leaves were due to specific leaf weight variations (*i.e.* leaf thickness) for this study showed that leaf area was little affected, as also shown by Marini and Sowers (1990) in peach. Only Fuji possessed significantly larger leaves in the shade than in sunny conditions (data not shown). Therefore, changes in leaf thickness were responsible for the largest part of the variations in W_a . Moreover, both W_a and N_a , *i.e.* variables that reflect leaf light exposure within the canopy were highly correlated one with the other, as shown in Figure III.2. Various physiological functions such as photosynthetic capacity parameters (J_{\max} , $V_{c\max}$...) and stomatal conductance parameters have been linked to N_a or W_a in numerous studies on various species such as walnut (Le Roux *et al.*, 1999), mango (Urban *et al.*, 2003), or apple (Massonnet *et al.*, unpublished) in an attempt to establish a relation between structural and functional parameters.

Stomatal density differences between cultivars but a similar reduction in response to shading.

All measurements of stomatal density were made during the summer when the greatest possible number of stomata are functional (Slack, 1974). Stomatal density in this study was within the range reported in apple tree by Slack (1974), Beakbane and Majumder (1975) and Vemmos and Goldwin (1993) but slightly higher than the values reported by (Lespinasse and Noiton, 1986) in various other apple cultivars. Our study showed that stomatal density values varied between the cultivars both in shaded and sunlit conditions. X3305 leaves possessed a higher stomatal density than Ariane in both sunlit and shaded conditions while Braeburn showed a higher stomatal density than Fuji in shaded conditions. As in previous studies on various species (Schoch, 1972; Mendes *et al.*, 2001; Valladares *et al.*, 2002; Torre *et al.*, 2003), stomatal density was reduced in shaded compared with sunlit leaves. In our study, this reduction was similar in all the cultivars. Also, a good correlation was observed between W_a and stomatal density. This relation was established using two independent leaf samples for W_a and stomatal density measurements (n = from 8 to 24 and 12 leaves respectively). This opens the road to discussions concerning the relation between the number of stomata and leaf functional traits. A literature analysis showed some discrepancies concerning this relation. Young and Yavitt (1987) and Goodfellow *et al.* (1997) highlighted that higher stomatal conductance or higher maximal stomatal conductance was related to higher stomatal densities in *Asimina triloba* and mango but not to larger stomatas. But other authors have also entered the debate, maintaining that when stomatal conductance is reduced in response to environmental factors, it is stomatal opening that mainly accounts for this reduction, not lower stomatal density (Radoglou and Jarvis, 1990; Centritto *et al.*, 1999; Costa *et al.*, 2000; Maherali *et al.*, 2002; Tognetti *et al.*, 2002).

Conclusion

Structural differences between sunlit and shaded leaves are clearly demonstrated in this paper in the apple tree, this confirming abundant previous research. Our study highlighted that some structural changes in leaves in response to shade conditions differed from one cultivar to the next, notably those concerning the histological organization of the leaves. Other structural parameters such as stomatal density varied in the same proportion in all the cultivars. This structural study highlights the phenotypic plasticity of apple tree leaf structure in response to shade and the consequent adaptability of some apple cultivars to fluctuating light conditions. Also, these structural differences may account for physiological differences

such as leaf light use efficiency for photosynthesis. It would be interesting to correlate these structural observations with the parallel study which is currently carried out on the functional traits of shaded and sunlit leaves in the same four apple cultivars (Massonnet et al., unpublished).

Acknowledgements:

The PhD grant received by C.M. was funded by INRA and the Languedoc-Roussillon region. The authors are greatly indebted to Pierre Barbier de Reuille (CIRAD, Montpellier) and Tancrede Almeras for the macro-commands developed in Linux and Excel respectively, and to Veronique Ripetti-Ballester (INRA Montpellier) for technical assistance.

References

- Barden J. A.** 1977. Apple tree growth, net photosynthesis, dark respiration, and specific leaf weight as affected by continuous and intermittent shade. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **102**, 391-394.
- Beakbane A. B., Majumder P. K.** 1975. A relationship between stomatal density and growth potential in apple rootstocks. *Journal of Horticultural Science* **50**, 285-289.
- Bruschi P., Grossoni P., Bussotti F.** 2003. Within- and among-tree variation in leaf morphology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. natural populations. *Trees: Structure and Function* **17**, 164-172.
- Campbell R. J., Marini R. P.** 1992. Light environment and time of harvest affect 'Delicious' apple fruit quality characteristics. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **117**, 551-557.
- Centritto M., Magnani F., Lee H. S. J., Jarvis P. G.** 1999. Interactive effects of elevated CO₂ and drought on cherry (*Prunus avium*) seedlings. II. Photosynthetic capacity and water relations. *New Phytologist* **141**, 141-153.
- Costa W. A. J. M. d., Abeysinghe W. A. M. W. K. S. B., Chandrapala A. G.** 2000. Relationship between stomatal conductance and leaf water potential in selected forest tree species growing under different levels of natural shade in the mid-country wet zone. *Journal of the National Science Foundation of Sri Lanka* **28**, 63-78.
- DeJong T. M., Doyle J. F.** 1985. Seasonal relationships between leaf nitrogen content (photosynthetic capacity) and leaf canopy light exposure in peach (*Prunus persica*). *Plant, Cell and Environment* **8**, 701-706.
- Dengler N. G.** 1980. Comparative histological basis of sun and shade leaf dimorphism in *Helianthus annuus*. *Canadian Journal of Botany* **58**, 717-730.
- Evans J. R.** 1999. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO₂ between chloroplasts. *New Phytologist* **143**, 93-104.
- Fails B. S., Lewis A. J., Barden J. A.** 1982. Anatomy and morphology of sun- and shade-grown *Ficus benjamina*. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **107**, 754-757.
- Farquhar G. D., Sharkey T. D.** 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* **33**, 317-345.

- Flore J. A., Lakso A. N.** 1989. Environmental and physiological regulation of photosynthesis in fruit crops. *Horticultural Reviews* **11**, 111-157.
- Frak E., Le Roux X., Millard P., Adam B., Dreyer E., Escuit C., Sinoquet H., Vandame M., Varlet-Grancher C.** 2002. Spatial distribution of leaf nitrogen and photosynthetic capacity within the foliage of individual trees: disentangling the effects of local light quality, leaf irradiance, and transpiration. *Journal of Experimental Botany* **53**, 1-10.
- Ghosh S. P.** 1973. Internal structure and photosynthetic activity of different leaves of apple. *Journal of Horticultural Science* **48**, 1-9.
- Goodfellow J., Eamus D., Duff G.** 1997. Diurnal and seasonal changes in the impact of CO₂ enrichment on assimilation, stomatal conductance and growth in a long-term study of *Mangifera indica* in the wet-dry tropics of Australia. *Tree Physiology* **17**, 291-299.
- Gratani L., Bombelli A.** 2000. Correlation between leaf age and other leaf traits in three Mediterranean maquis shrub species: *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* and *Cistus incanus*. *Environmental and Experimental Botany* **43**, 141-153.
- Gutschick V. P.** 1999. Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. *New Phytologist* **143**, 3-18.
- Hampson C. R., Azarenko A. N., Potter J. R.** 1996. Photosynthetic rate, flowering, and yield component alteration in hazelnut in response to different light environments. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **121**, 1103-1111.
- Hanba Y. T., Kogami H., Terashima I.** 2002. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. *Plant, Cell and Environment* **25**, 1021-1030.
- Hogan K. P., Smith A. P., Araus J. L., Saavedra A.** 1994. Ecotypic differentiation of gas exchange responses and leaf anatomy in a tropical forest understory shrub from areas of contrasting rainfall regimes. *Tree Physiology* **14**, 819-831.
- Jackson J. E., Palmer J. W., Perring M. A., Sharples R. O.** 1977. Effects of shade on the growth and cropping of apple trees. III Effects on fruit growth, chemical composition and quality at harvest and after storage. *Journal of Horticultural Science* **52**, 267-282.
- Kappel F., Flore J. A.** 1983. Effect of shade on photosynthesis, specific leaf weight, leaf chlorophyll content, and morphology of young peach trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **108**, 541-544.
- Kitao M., Lei T. T., Koike T., Tobita H., Maruyama Y.** 2000. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant, Cell and Environment* **23**, 81-89.
- Klich M. G.** 2000. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. *Environmental and Experimental Botany* **44**, 171-183.
- Lakso A. N.** 1994. Apple. In: Schaffer B. and Andersen P. C. eds. *Handbook of environmental physiology of fruit crops*, Vol. I - Temperate crops. University of Florida: CRC Press Inc, 3-35.
- Lauri P. E., Lespinasse J. M.** 2000. The vertical axis and solax systems in France. *Acta Horticulturae* **513**, 287-296.
- Le Roux X., Sinoquet H., Vandame M.** 1999. Spatial distribution of leaf dry weight per area and leaf nitrogen concentration in relation to local radiation regime within an isolated tree crown. *Tree Physiology* **19**, 181-188.
- Lespinasse Y., Noiton D.** 1986. Contribution to the study of a haploid apple plant (*Malus pumila* Mill.). Descriptive study and comparison with clones of different ploidy. I. Vegetative characters: internodes, leaves and stomata. *Agronomie* **6**, 659-664.
- Loreti F., Muleo R., Morini S., Tellini A.** 1993. Stomatal characteristics in peach tree canopies. *Advances in Horticultural Science* **7**, 41-43.

- Maherali H., Reid C. D., Polley H. W., Johnson H. B., Jackson R. B.** 2002. Stomatal acclimation over a subambient to elevated CO₂ gradient in a C₃/C₄ grassland. *Plant, Cell and Environment* **25**, 557-566.
- Marini R. P., Sowers D. L.** 1990. Net photosynthesis, specific leaf weight, and flowering of peach as influenced by shade. *HortScience* **25**, 331-334.
- Mediavilla S., Escudero A., Heilmeyer H.** 2001. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiology* **21**, 251-259.
- Mendes M. M., Gazarini L. C., Rodrigues M. L.** 2001. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments - effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. *Environmental and Experimental Botany* **45**, 165-178.
- Nii N., Kuroiwa T.** 1988. Anatomical changes including chloroplast structure in peach leaves under different light conditions. *Journal of Horticultural Science* **63**, 37-45.
- Niinemets U.** 1997. Role of foliar nitrogen in light harvesting and shade tolerance of four temperate deciduous woody species. *Functional Ecology* **11**, 518-531.
- Niinemets U.** 1999. Energy requirement for foliage formation is not constant along canopy light gradients in temperate deciduous trees. *New Phytologist* **141**, 459-470.
- Niinemets U., Tenhunen J. D.** 1997. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell and Environment* **20**, 845-866.
- Oguchi R., Hikosaka K., Hirose T.** 2003. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? *Plant, Cell and Environment* **26**, 505-512.
- Radoglou K. M., Jarvis P. G.** 1990. Effects of CO₂ enrichment on four poplar clones. II. Leaf surface properties. *Annals of Botany* **65**, 627-632.
- Rosati A., Day K. R., DeJong T. M.** 2000. Distribution of leaf mass per unit area and leaf nitrogen concentration determine partitioning of leaf nitrogen within tree canopies. *Tree Physiology* **20**, 271-276.
- Rotondi A., Predieri S.** 2002. Leaf anatomy and photosynthesis of pear trees with different growth habit. *Acta Horticulturae* **596**, 745-749.
- Sack L., Cowan P. D., Jaikumar N., Holbrook N. M.** 2003. The 'hydrology' of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell and Environment* **26**, 1343-1356.
- Schechter I., Proctor J. T. A., Elfving D. C.** 1992. Morphological differences among apple leaf types. *HortScience* **27**, 101-103.
- Schoch P. G.** 1972. Effects of shading on structural characteristics of the leaf and yields of fruit in *Capsicum annuum* L. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **97**, 461-464.
- Sinoquet H., Le Roux X., Adam B., Améglio T., Daudet F. A.** 2001. RATP: a model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration and photosynthesis within canopies: application to an isolated tree crown. *Plant, Cell and Environment* **24**, 395-406.
- Slack E. M.** 1974. Studies of stomatal distribution on the leaves of four apple varieties. *Journal of Horticultural Science* **49**, 95-103.
- Tognetti R., Costagli G., Minnocci A., Gucci R.** 2002. Stomatal behaviour and water use efficiency in two cultivars of *Olea europaea* L. *Agricoltura Mediterranea* **132**, 90-97.
- Tolivia D., Tolivia J.** 1987. Fasca: a new polychromatic method for simultaneous and differential staining of plant tissues. *Journal of Microscopy* **148**, 113-117.
- Torre S., Fjeld T., Gislerod H. R., Moe R.** 2003. Leaf anatomy and stomatal morphology of greenhouse roses grown at moderate or high air humidity. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **128**, 598-602.

- Urban L., Le Roux X., Sinoquet H., Jaffuel S., Jannoyer M.** 2003. A biochemical model of photosynthesis for mango leaves: evidence for the effect of fruit on photosynthetic capacity of nearby leaves. *Tree Physiology* **23**, 289-300.
- Valladares F., Chico J. M., Aranda I., Balaguer L., Dizengremel P., Manrique E., Dreyer E.** 2002. The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees: Structure and Function* **16**, 395-403.
- Valladares F., Martinez-Ferri E., Balaguer L., Perez-Corona E., Manrique E.** 2000. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytologist* **148**, 79-91.
- Vemmos S. N., Goldwin G. K.** 1993. Stomatal and chlorophyll distribution of Cox's Orange Pippin apple flowers relative to other cluster parts. *Annals of Botany* **71**, 245-250.
- Warrit B., Landsberg J. J., Thorpe M. R.** 1980. Responses of apple leaf stomata to environmental factors. *Plant, Cell and Environment* **3**, 13-22.
- Wooge J. D., Barden J. A.** 1987. Seasonal changes in specific leaf weight and leaf anatomy of apple. *HortScience* **22**, 292-294.
- Young D. R., Yavitt J. B.** 1987. Differences in leaf structure, chlorophyll, and nutrients for the understory tree *Asimina triloba*. *American Journal of Botany* **74**, 1487-1491.

C. Comparaison du fonctionnement foliaire des 4 cultivars

Résumé de l'article soumis à *Tree physiology*.

Etude de la variabilité entre cultivars des capacités photosynthétiques et de la régulation stomatique des feuilles du pommier.

Résumé : Les variations intra-spécifiques de la régulation de la photosynthèse et de la conductance stomatique en réponse aux facteurs environnementaux ont été peu étudiées chez les espèces fruitières, y compris chez le pommier. Cette étude présente les résultats d'une comparaison conduite pendant 2 années, portant sur les paramètres de fonctionnement foliaire de 4 cultivars de pommier : Fuji, Braeburn, Ariane et X3305 (nouveaux hybrides INRA), cultivés en verger irrigués et fertilisés. La comparaison s'est fondée sur les variations des paramètres du modèle biochimique de photosynthèse de Farquhar et al. (1980) et du modèle de conductance stomatique foliaire de Jarvis (1976). Une relation unique a été établie pour tous les cultivars entre V_{cmax} (vitesse maximale de carboxylation) et N_a (azote foliaire par unité de surface), et entre J_{max} (vitesse maximale de transport des électrons) et N_a . De faibles différences ont été notées entre les cultivars pour la relation liant R_d (respiration mitochondriale) et N_a . A la différence des paramètres photosynthétiques, la régulation stomatique a présenté une diversité intra-spécifique dans sa réponse à la température foliaire et au VPD (déficit de pression de vapeur), mais pas à la lumière. La relation entre la conductance stomatique maximale g_{swmax} et N_a a également varié selon les cultivars. Les réponses stomatiques variables en fonction des cultivars indiquent qu'ils peuvent présenter des capacités d'adaptation différentes aux conditions chaudes et sèches. De plus, les résultats ont permis de mettre en évidence une limitation stomatique des processus d'assimilation pour 2 des 4 cultivars étudiés.

Between-cultivar variations in photosynthetic capacity and stomatal regulation of apple tree leaves

Massonnet C.^{(1)*}, Costes E.⁽¹⁾, Rambal S.⁽²⁾, and Regnard J.L.⁽¹⁾

(1) UMR Biologie du Développement des Espèces Pérennes Cultivées – Equipe Architecture et Fonctionnement des Espèces Fruitières, INRA – Agro ; 2 Place Pierre Viala 34060 Montpellier Cedex 1 - France

(2) Dream Unit, CEFE CNRS - 1919, route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5 France

Summary

Intra-specific variations in the regulation of photosynthesis and stomatal conductance in response to environmental variables have undergone little investigation in fruit species, including apple tree. This paper presents a comparison of leaf function in four apple cultivars: Fuji, Braeburn, Ariane and X3305 (a new INRA hybrid) grown in a fertilized and irrigated orchard for 2 seasons. The comparison is based on the parameters used in the biochemical photosynthesis model proposed by Farquhar et al. (1980) and the leaf stomatal conductance model proposed by Jarvis (1976). A unique relationship was observed for all the cultivars between V_{cmax} (maximum carboxylation rate) and N_a (nitrogen leaf content on an area basis), and similarly between J_{max} (maximum electron transport rate) and N_a . Slight differences were noted between the cultivars for the relationship between R_d (dark respiration rate) and N_a . Unlike photosynthetic function, stomatal regulation showed intra-specific diversity in response to temperature and VPD (Vapor Pressure Deficit), but not to solar radiation. The relationship between maximum stomatal conductance and N_a also differed between the cultivars. These differences in stomatal conductance regulation between the cultivars underlined variations used to adapt the mechanisms to drier and hotter conditions. Moreover results revealed a stomatal limitation of processes for two of the four apple cultivars studied.

Keywords: intra-specific diversity, leaf nitrogen, leaf temperature, light, *Malus domestica*, modeling, photosynthesis, stomatal conductance, vapor pressure deficit.

Introduction

Numerous studies have shown that leaf CO_2 assimilation and stomatal conductance in many C_3 fruit species vary in response to the environment (Berry and Bjorkman, 1980; Farquhar et al., 1980; Flore and Lakso, 1989) including apple tree (Warrit et al., 1980; Lakso,

1994). In the short term, stomatal conductance and photosynthesis are controlled primarily by solar radiation (Barden, 1974; Marini and Sowers, 1990; Francesconi et al., 1997), but also by air and leaf temperature (Seeley and Kammereck, 1977; Lakso et Seeley, 1978; Pretorius and Wand, 2003), leaf to air vapor pressure deficit (*VPD*) (Watson et al., 1978; Fanjul and Jones, 1982), soil and plant water status (Schulze, 1986) and mineral nutrition. Authors have also shown a close relationship between nitrogen leaf content - which reflects Rubisco leaf content and activity and photosynthesis (Cheng and Fuchigami, 2000b). Stomata are used for the short-term control of gas exchanges (CO_2 , water vapor, O_2) that take place at the plant-atmosphere interface (Jones, 1998). Apple stomata opening and closure are also regulated over the long term by photosynthetic demand for CO_2 and by sink strength of the growing vegetative and reproductive organs (Pretorius and Wand, 2003).

In many species, leaf functional capacities have been analyzed by considering overall parameters for maximum photosynthetic capacity (Avery, 1977; Myers et al., 1999; Grassi et al., 2002; Maroco et al., 2002; Walcroft et al., 2002). Some authors have also focused on variations in the photosynthetic or stomatal parameters at an inter-specific level (Wullschleger, 1993; Dreyer et al., 2001; Wilson et al., 2001; Kosugi et al., 2003) but few have compared the physiological functioning of different cultivars in the same species (Moon et al., 1987; Winkel and Rambal, 1990; Atkinson et al., 2000). A study was therefore conducted to investigate the intra-specific variability of apple tree functioning. A preliminary study (Costes et al., 2002; Massonnet et al., 2004) highlighted functional diversity between two apple cultivars with regards to transpiration at the branch scale. Two hypotheses were put forward to account for this difference which may be related to branch architecture (shoot composition and geometrical patterning) and/or to differences in leaf functioning between the cultivars.

The general objective of this study was therefore to compare physiological parameters of the leaves in four apple tree cultivars in relation to photosynthesis, respiration and stomatal function. The first aim of this work was to compare the four cultivars for the relationship between leaf photosynthesis and leaf stomatal conductance. Secondly, we quantified the leaf photosynthetic capacities of cultivars using photosynthetic parameters such as the maximum carboxylation rate (V_{cmax}), the light-saturated rate of electron transport (J_{max}) and dark respiration (R_d) in the absence of water or nutrient limitations. Finally, we compared the cultivars for their stomatal conductance response to environmental changes (such as solar radiation, leaf temperature and water vapor pressure deficit (*VPD*)) through parameterization of Jarvis's model (1976). Within-canopy variations in photosynthetic parameters and

maximum stomatal conductance were related to leaf nitrogen content per area (N_a). With this study we assessed the following questions: (i) how do leaf gas exchange characteristics vary within and between apple cultivars? (ii) Can we apply the current models for photosynthesis (Farquhar et al., 1980) and stomatal regulation (Jarvis, 1976) to describe the gas exchange characteristics of the investigated trees with a simple parameterization, to analyze our data?

Materials and methods

Plant material

All experiments were carried out at the INRA Melgueil experimental station (Montpellier, South of France). Four apple tree genotypes chosen for their architectural diversity in terms of shoot type composition (percentage of long and short vegetative and fruit shoots) were studied: two commercial cultivars, ‘Braeburn’ and ‘Fuji’, and two INRA hybrids, ‘X3305’ and the newly released Ariane, that are scab resistant and show good fruit quality. Fuji and Braeburn apple trees were planted in December 1994, 6 m x 1.8 m apart, in a north – south orientation, and trellised using the Solaxe training system (Lauri and Lespinasse, 2000). X3305 (Chantecler x Baujade) and Ariane (including Golden, Prima and Florina as parents) were planted in January 2000, 5m x 2m apart in an east - west orientation, growing as a free trellis. All the trees were grafted on dwarfing M9 rootstock. The two adjacent experimental plots, with the same soil conditions, were regularly irrigated using a microjet system to avoid soil water deficits. Tensiometers were installed at a depth of 60 cm along the tree rows. A weekly control of these probes was used to make irrigation decisions, and resulted in soil water potential values consistently higher than -0.10 MPa. Pests and diseases were controlled by conventional means in line with professional practices throughout the study. All trees were left unpruned, crop load being adjusted by chemical thinning and a manual complement. This study was conducted using four trees for each cultivar in 2002 and 2003. At the beginning of the experiment, average tree height was 2 m for Ariane and X3305 and 3m for Fuji and Braeburn, and average trunk diameter was 4.5 cm and 6.5 cm respectively. Leaves were taken randomly in all the experiments from long shoots within the crown, at an external position for sunlit leaves and an internal position for shaded leaves. Leaf numbers evaluated for each experiment are specified below.

Determination of photosynthetic parameters.

Parameters describing photosynthetic capacity according to (Farquhar et al., 1980), and adapted by (Harley et al., 1992) i.e. V_{cmax} , J_{max} and R_d , were compared between the cultivars.

In this study we assumed that triose phosphate was not limiting and net CO_2 assimilation (A_n) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) was expressed by the following equation:

$$A_n = [1 - (0.5O)/(\tau C_i)] \min\{W_c, W_j\} + R_d, \quad (\text{III.2})$$

where O (Pa) and C_i (Pa) are the O_2 and CO_2 partial pressures in the intercellular air spaces, W_c ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) is the carboxylation rate limited by the amount, state of activation and/or kinetic properties of Rubisco, W_j ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) is the carboxylation rate limited by the ribulose-1,5-bi-phosphate (RuBP) regeneration rate, τ is the specificity factor for Rubisco (Jordan et Ogren, 1984) and R_d ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) is the rate of CO_2 production in light resulting from processes other than photorespiration.

W_c is expressed as:

$$W_c = V_{\text{cmax}} C_i / [C_i + K_c (1 + O / K_o)], \quad (\text{III.3})$$

where V_{cmax} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) is the maximum carboxylation rate and K_c (Pa CO_2) and K_o (Pa O_2) are Michaelis constants for carboxylation and oxygenation, respectively. Values for K_c and K_o were drawn from Harley et al. (1992).

W_j is expressed as:

$$W_j = J C_i / [4(C_i + O/\tau)] \quad (\text{III.4})$$

The parameterization of Farquhar's photosynthesis model consisted of determining V_{cmax} , J_{max} and R_d parameters, combining either equations (1) and (2), or equations (1) and (3). These parameters were determined from A_n/C_i curves obtained from *in situ* leaf measurements in July 2002. CO_2 exchanges were measured using a portable infrared leaf photosynthesis system (LI-6400, Li-Cor, Inc., Lincoln, NE, USA) which we can vary CO_2 concentration, temperature and irradiance. A_n in response to C_i was measured by setting orgemair CO_2 concentrations (C_a) at different values in the following order: $C_a = 0, 180, 2.5, 150, 5, 100, 7.5, 60, 10, 40, 15, 20$ and 30 Pa. The alternating high and low C_a values avoided leaf saturation by assimilates resulting from persistently high CO_2 values. The CO_2 concentration in the assimilation cuvette was controlled using a LI-6400 CO_2 injection system fed by compressed CO_2 from CO_2 cartridges. Irradiance levels were obtained by adjusting an internal red/blue LED light source (LI-6400-02B, Li-Cor, Lincoln, NE, USA).

Each value was recorded after equilibration for at least 20 minutes (steady-state condition). All measurements were made under assumed optimal conditions of leaf Temperature ($T_l = 25^\circ\text{C}$), Photosynthetically Active Radiation ($PAR = 1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and Vapor Pressure Deficit ($VPD < 1.5\text{kPa}$). Four to seven sunlit and shaded leaves sampled in three trees were measured per cultivar. The best fit for V_{cmax} value was determined by non-linear least squares regression (SAS macro) for measurements made with C_a of not more than 20 Pa and for J_{max} value for measurements made with C_a of not less than 60 Pa.

R_d values were determined for each cultivar by measuring the CO_2 production rate at the end of the night (2:00 to 4:00 a.m. in solar time) for six or seven sunlit and shaded leaves previously identified within the trees. These R_d values were used directly in subsequent analyses without fitting by the least squares regression method on the A_n-C_i curves because respiration values cannot be deduced from such fittings (Montpied, personal communication).

The 10 to 14 leaves used for the V_{cmax} , J_{max} and R_d determinations were then collected to measure nitrogen content (N) (see below) and establish the relationships between these parameters and leaf nitrogen content on an area basis (N_a , g m^{-2}).

Determination of parameters for stomatal regulation in response to the environment.

The parameters used in Jarvis' (1976) stomatal conductance model were studied in all four apple cultivars. This empirical model takes the interactions between the plant, PAR , T_l , VPD , C_a and Ψ_l into account, which is expressed by the following equation:

$$g_{\text{sw}} = g_{\text{swmax}} \cdot f_1(PAR) \cdot f_2(T_l) \cdot f_3(VPD) \cdot f_4(C_a) \cdot f_5(\Psi_l), \quad (\text{III.5})$$

where PAR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) is Photosynthetically Active Radiation, T_l ($^\circ\text{C}$) is leaf temperature, VPD (kPa) is leaf to air water vapor pressure deficit, C_a (Pa) is the CO_2 concentration of the air at the leaf surface, Ψ_l (MPa) is leaf water potential and g_{swmax} ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) is stomatal conductance defined under the standard environmental conditions considered as optimal for leaf functioning ($PAR = 1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $T_l = 25^\circ\text{C}$, $VPD < 1.5 \text{kPa}$ and $C_a = 35 \text{Pa}$).

All measurements of stomatal conductance variations in response to environmental variables (PAR , T_l and VPD) were made using an LI-6400 system on sunlit leaves. The mathematical formalisms used to fit the different functions in equation 4 are presented below.

Function f_1 used to describe the response of relative g_{sw} (i.e. $g_{\text{sw}}/g_{\text{swmax}}$) to PAR was a rectangular hyperbola function whose parameters were determined by measuring stomatal

conductance responses to decreasing values of PAR (1500, 1000, 600, 400, 200, 100, 50, 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). These responses were obtained from four sunlit leaves per cultivar.

The best function f_2 used to describe the response of relative g_{sw} to leaf temperature was a second-order polynomial function whose parameters were determined by measuring stomatal conductance responses to increasing temperatures (20°C ($\pm 1^\circ\text{C}$), 25°C, 30°C ($\pm 1^\circ\text{C}$)).

The function f_3 used to describe the response of relative g_{sw} to water vapor pressure deficit was a decreasing linear function, as described by Jarvis (1976), whose parameters were determined by measuring stomatal conductance responses to increasing values of VPD (1, 1.5, 2, 2.5, 3, 3.5 kPa). The leaf to air VPD was adjusted by regulating the relative humidity of the air in the LI 6400 cuvette chamber either by forcing a part of the air stream through a desiccating column or by humidifying the inlet air through a series of 25L cans holding water, and thus approaching saturated vapor pressure.

Function f_4 , used to describe the response of relative g_{sw} to the atmospheric CO_2 concentration at the leaf's surface, was assumed to be 1 because C_a variations in the orchard during the day were considered as negligible in comparison with other sources of variation.

Function f_5 was also considered to be 1 because trees were growing under non-limiting water conditions.

Maximum stomatal conductance values measured under standardized environmental conditions in 12 to 17 sunlit or shaded leaves per cultivar were related to N_a by a linear function, as described by Le Roux et al. (1999a).

This function establishes an indirect relation between maximum stomatal conductance and light interception by leaves in the trees because light is known to affect the nitrogen content of leaves on an area basis (DeJong and Doyle, 1985; Le Roux *et al.*, 1999b).

All stomatal conductance measurements were made between early July and early August 2003.

For the f_1 to f_3 functions, the best fitting values for the parameters were determined by linear or non linear least squares regression using Sigmaplot software (2001, SPSS Inc., Chicago, Illinois, USA).

Leaf area nitrogen (N_a)

Twenty-two to 31 leaves subjected to physiological measures in four cultivars were collected, scanned on a 1:1 scale, rapidly frozen in liquid nitrogen and finally stored in a freezer at -20°C. The resulting images were then analyzed to determine leaf area (A_l , m^2) with

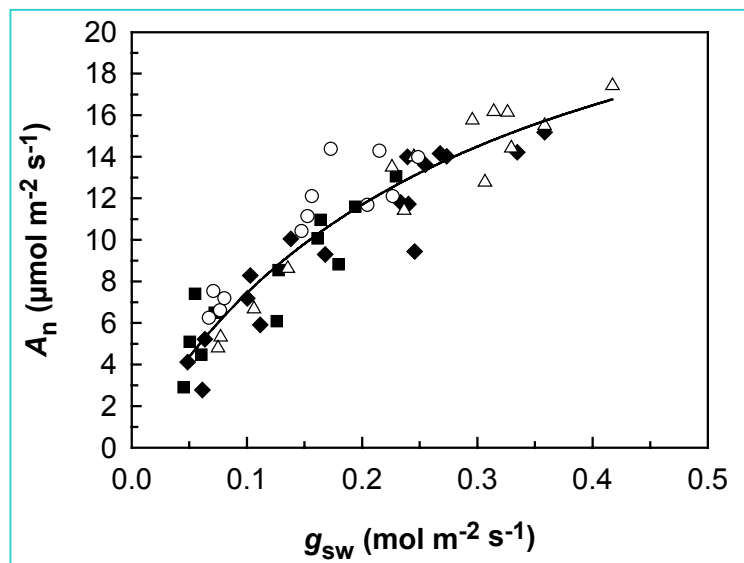


Figure III.4. Net Assimilation (A_n) and Stomatal conductance (g_{sw}) relationship for ‘Fuji’ (◆), ‘Braeburn’ (■), ‘Ariane’(Δ) and ‘X3305’(O) apple cultivars. The solid line represents the single equation that fitted all the data with a non linear least squares method. The fitted equation is : $\{A_n = (a b g_{sw})/(a + b g_{sw}) + c\}$ where $a = 4.1348$, $b = 97.4661$ and $c = 0.2230$; $R^2 = 0.88$ as indicated in Table 1.

Table III.6. Fitting parameters for net assimilation (A_n) in relation to stomatal conductance (g_{sw}) for four apple cultivars. The best fit was a hyperbola: $\{A_n = (a b g_{sw})/(a + b g_{sw}) + c\}$ for Fuji, Ariane or mean between all cultivars, and a linear equation $\{A_n = a g_{sw} + b\}$ for Braeburn and X3305. Covariance analysis between the cultivars and A_n used g_{sw} as covariate. Two or one stars were mentioned beside the P -value when it was respectively highly or meanly significant i.e. < 0.01 or < 0.05 . Significant differences between cultivar groups resulted from a Newman and Keuls test (if P -value < 0.05 , different letters in the same column indicate significant differences).

Cultivars	Number of leaves	regression parameters				Covariance analysis				NK Cultivar effect
		a	b	c	R^2	g_{sw}		Cultivar		Average A_n
						F	P	F	P	
Fuji	17	18.685	4.671	-0.183	0.90					10.06 b
Braeburn	15	43.835	2.611		0.82	269.37	0.000 **	3.92	0.013 *	8.84 a
X3305	15	42.332	4.221		0.82					12.70 c
Ariane	14	21.549	4.565	-1.335	0.94					10.97 b
All Cvs	61	4.1348	97.466	0.223	0.88					

Optimas software (V6.5; Media Cybernetics, Silver Spring, MD, USA). Frozen leaves were lyophilized (Heto VR1 CT110, Denmark) and the dry matter resulting from each leaf (W , g) was weighed on a precision balance. Leaf nitrogen content (N) was measured by catharometry after dry ignition (Agronomy Laboratory Cirad-Amis Montpellier, France). Nitrogen content was expressed as % of dry matter. The N content expressed by leaf area (N_a , g m⁻²) was calculated as follows:

$$N_a \text{ (g m}^{-2}\text{)} = (N W/100) / A_l \quad \text{(III.6)}$$

Statistical analysis

SAS software was used to determine photosynthetic parameters on the basis of a predefined macro established by Montpied (INRA, Nancy).

All statistical comparisons between the cultivars were performed using Statistica 6 software (Statsoft, Inc., Tulsa, OK, USA). The cultivar effect on each physiological parameter was determined by a unifactorial ANOVA. When the studied parameters also depended on another variable, the cultivar effect was determined by a covariance analysis using the continuous variable as covariate. Mean values for each cultivar were compared by a Newman-Keuls test for parametric analyses (more than 10 leaves) or a Kruskal-Wallis test for non-parametric analyses (less than 10 leaves).

Results

Relationship between stomatal conductance and photosynthesis in the different cultivars.

Figure III.4 presents the relationship between photosynthesis and stomatal conductance in the 4 apple cultivars. This relationship was established from g_{swmax} and A_{nmax} measured under environmental conditions assumed to be optimal (PAR = 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $T_l = 25^\circ\text{C}$ and $VPD < 1.5 \text{ kPa}$), as stemming from stomatal conductance responses to leaf temperature, VPD and irradiance. This relationship appeared to be highly conserved between the cultivars since a single hyperbolic fit was used for all, with a correlation coefficient (R^2) of 0.88. But the range of stomatal conductance variations was different between the cultivars since X3305 and Braeburn exhibited smaller variations than Ariane and Fuji. Stomatal conductance values in X3305 and Braeburn ranged between 0.05 and 0.25 mol m⁻² s⁻¹ whereas those in Ariane and Fuji reached 0.4 mol m⁻² s⁻¹ as the highest value. These differences were confirmed by independent measurements made in 2002 using a Li-Cor 6200 system (Data not shown). Values for g_{sw} and net assimilation were adjusted in Ariane and

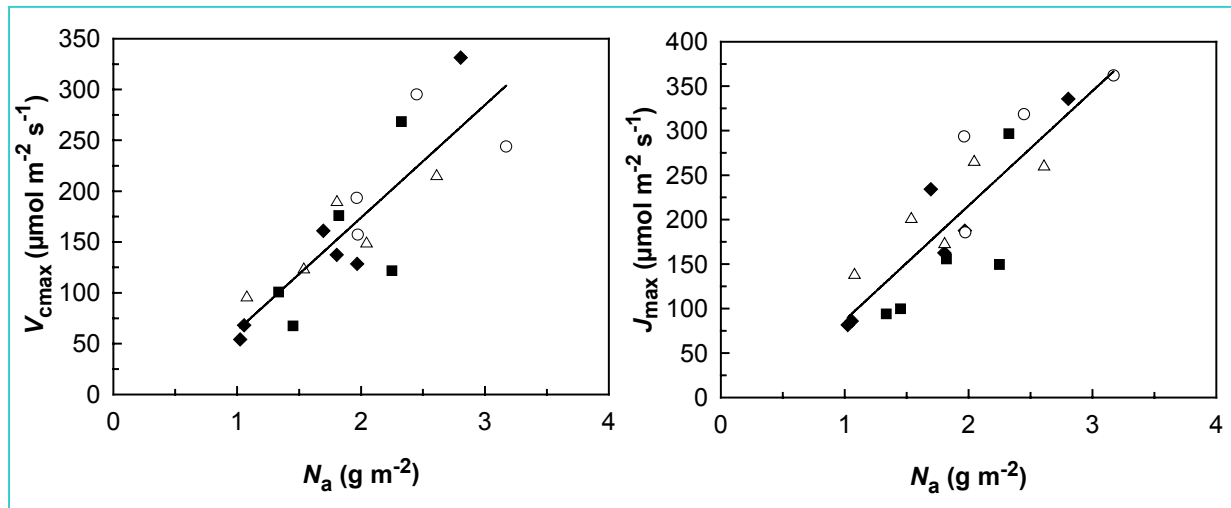


Figure III.5. Relationships between maximum carboxylation rate (V_{cmax}), maximum electron transport rate (J_{max}) and amount of leaf nitrogen per leaf area (N_a) for ‘Fuji’ (◆), ‘Braeburn’ (■), ‘Ariane’(△) and ‘X3305’(O) apple cultivars. The solid line represents the equation that fitted all the cultivar V_{cmax} and J_{max} data using a linear least squares method. In the equation: $\{V_{cmax} = a N_a + b\}$, $a = 110.86$, $b = -47.81$ ($R^2 = 0.71$) and in the equation $\{J_{max} = a N_a + b\}$, $a = 128.85$, $b = -42.04$ ($R^2 = 0.74$). Each V_{cmax} and J_{max} value was determined using a non linear least squares method by fitting net assimilation (A_n) versus internal CO_2 concentration (C_i) with curves plotted at leaf temperature $T_l = 25^\circ C$, water vapour pressure deficit $VPD < 1.5kPa$ and light radiation $PAR = 1500 \mu mol m^{-2} s^{-1}$.

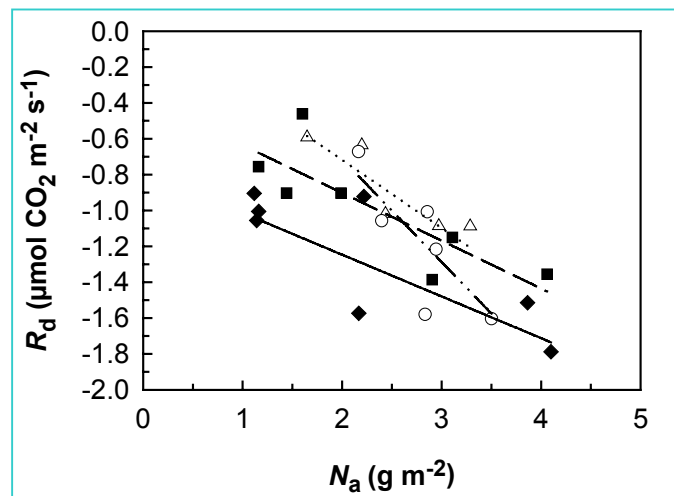


Figure III.6 Relationships between dark respiration rate (R_d) and amount of leaf nitrogen per leaf area (N_a) for ‘Fuji’ (◆), ‘Braeburn’ (■), ‘Ariane’(△) and ‘X3305’(O) apple cultivars. The solid line represents the equation that fitted the Fuji data, the medium dashed line the Braeburn data, the dotted line the Ariane data and the dashed double dot line the X3305 data. Fitted equations are presented in table 2. R_d measurements were made at the end of the night at a leaf temperature $T_l = 25^\circ C$, and $VPD < 1.5kPa$.

Fuji using a better non-linear fit whereas those in X3305 and Braeburn were linear because of their lower variation (Tab. III.6). A covariance analysis performed to compare the cultivars, using g_{sw} as covariate, revealed slight but significant differences in net assimilation between the cultivars ($p=0.013$, Tab. III.6). Higher rates of net assimilation were observed for the X3305 cultivar in response to similar values of g_{sw} .

Comparison of photosynthetic properties between four apple cultivars.

The photosynthetic properties of sunlit and shaded leaves were compared between the cultivars by the linear variation of V_{cmax} , J_{max} and R_d in relation to N_a (Fig. III.5 and Fig. III.6). The N_a variability of the leaves was caused by variations in the leaves to light exposure within the tree crown. Firstly, one single fit was observed between V_{cmax} , J_{max} and N_a in all the cultivars with R^2 values of 0.71 and 0.74 (Fig. III.5). This was corroborated by a covariance analysis (Tab. III.7), which showed that cultivar and exposure did not have any significant effect on these physiological parameters, with N_a as covariate. Of the two variables combined in N_a , i.e. nitrogen leaf content on a mass basis (N_w) and leaf mass area (W_a), W_a played the most important role in J_{max} and V_{cmax} variations. This was shown in our results by comparing the correlation coefficients which were far higher between V_{cmax} , J_{max} and W_a (0.62 and 0.46, respectively) than between V_{cmax} , J_{max} and N_w (0.24 and 0.23, respectively) (data not shown). Secondly, significant differences were observed between the cultivars in the R_d response to N_a (Tab. III.7). The response was similar in Fuji and Braeburn (parameter a, Tab. III.7) though R_d intensity was higher in Fuji (-0.91 to $-1.79 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) than in Braeburn (-0.76 to $-1.39 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Fig. III.6). The R_d values for leaves measured in Ariane and X3305 trees were closer to those observed in Braeburn. Variations in N_a values were different in X3305 where respiration rose more rapidly as N_a increased than in the other cultivars (higher slope 'a' coefficient, Tab. III.7).

Comparison of g_{sw} response to the environment in the four apple cultivars.

The stomatal conductance response was studied for each environmental parameter i.e. for Photosynthetically Active Radiation (PAR), leaf temperature (T_l) and Vapor Pressure Deficit (VPD). The response of relative g_{sw} to PAR variations (Fig. III.7), was fitted using a rectangular hyperbola function for all 4 cultivars. In each, maximum stomatal conductance was reached when PAR exceeded $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Slight differences appeared between the cultivars mainly at low light values, i.e. less than $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, where g_{sw} was decreased, but to different degrees depending on the cultivar. The X3305 cultivar showed the greatest

Table III.7. Fitting parameters for V_{cmax} , J_{max} and R_d in relation to N_a for four apple cultivars. The fitted equations were linear: $\{P = a N_a + b\}$. Covariance analyse between the cultivars and photosynthetic parameters used N_a as covariate. Two or one stars were mentioned beside the P -value when it was respectively highly or meanly significant i.e. < 0.01 or < 0.05 . Significant differences between cultivar groups resulted from a Newman and Keuls test (if P -value < 0.05 , different letters in the same column indicate significant differences).

Variables	Cultivars	Number of leaves	regression parameters			Covariance analysis						Cultivar effect
			a	b	R^2	N_a		Cv		Exposure		
V_{cmax}	Fuji	7	143.39	-100.69	0.90	F	p	F	p	F	p	
	X3305	4	62.58	72.817	0.35	27.70	0.000 **	0.04	0.989 NS	0.00	0.978 NS	
	Braeburn	4	126.43	-85.22	0.52							
	Ariane	5	75.579	16.91	0.79							
	all Cvs		110.86	-47.81	0.71							
J_{max}	Fuji	7	137.63	-56.227	0.89	F	p	F	p	F	p	
	X3305	4	103.19	43.282	0.61	38.13	0.000 **	1.44	0.270 NS	0.01	0.919 NS	
	Braeburn	4	146.9	-110.6	0.65							
	Ariane	5	83.068	56.147	0.74							
	all Cvs		128.85	-42.04	0.74							
R_d	Fuji	6	-0.2328	-0.7809	0.79	F	p	F	p	F	p	-1.31 a
	X3305	6	-0.5741	0.4353	0.77	35.39	0.000 **	5.44	0.007 **	5.57	0.028 *	-1.18 ab
	Braeburn	7	-0.2665	-0.3697	0.67							-0.96 b
	Ariane	6	-0.3797	0.0411	0.59							-0.94 b
	all Cvs											

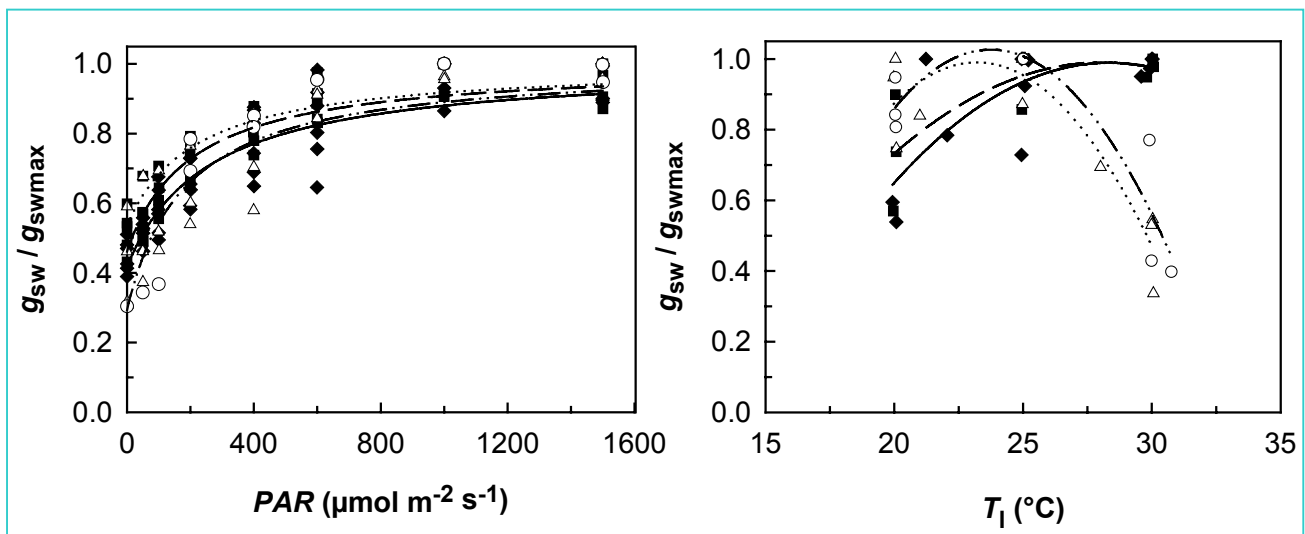


Figure III.7: Variations in stomatal conductance (g_{sw}) normalized by the maximum stomatal conductance value (g_{swmax}) in response to (i) light radiation (PAR) on the left (ii) to leaf temperature (T_l) on the right for ‘Fuji’ (◆), ‘Braeburn’ (■), ‘Ariane’(Δ) and ‘X3305’(O) apple cultivars. The solid line represents the equation that fitted the Fuji data, the medium dashed line the Braeburn data, the dotted line the Ariane data and the dashed double dot line the X3305 data. The response of relative g_{sw} to PAR was fitted by a regression whose equation was : $\{g_{sw} / g_{swmax} = a (PAR - b) / (1 + (PAR - b))\}$ and the response to T_l by a second-order polynomial regression $\{g_{sw} / g_{swmax} = a_T T_l^2 + b_T T_l + c_T\}$. Fitting parameters are presented in table 3. All curves for the PAR and T_l responses were determined under optimal conditions: $VPD < 1.5$ kPa and $T_l = 25^\circ C$, and $VPD < 1.5$ kPa and $PAR = 1500 \mu mol m^{-2} s^{-1}$, respectively.

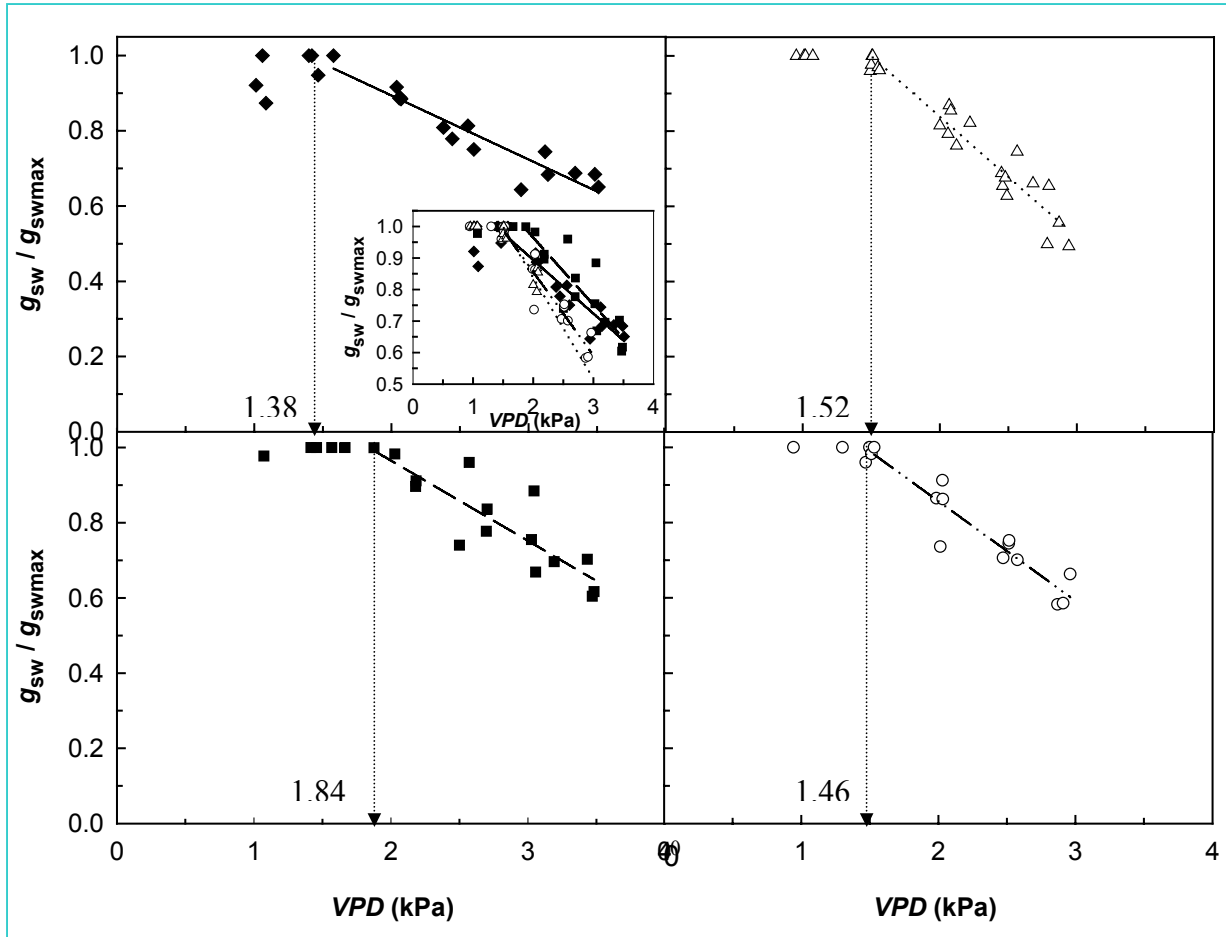


Figure III.8: Variations in stomatal conductance (g_{sw}) normalized by the maximum stomatal conductance value (g_{swmax}) in response to the leaf to air water vapour pressure deficit (VPD) for ‘Fuji’ (◆), ‘Braeburn’ (■), ‘Ariane’(△) and ‘X3305’(O) apple cultivars. The solid line represents the equation that fitted the Fuji data, the medium dashed line the Braeburn data, the dotted line the Ariane data and the dashed double dot line the X3305 data. Response of g_{sw}/g_{swmax} to VPD was fitted by a linear regression $\{g_{sw} / g_{swmax} = a_D VPD + b_D\}$ whose parameters are presented in Table 3. Values noted on the 4 graphs correspond to the maximal VPD value ensuring $g_{sw} = g_{swmax}$. The graph overlaid on the top left graph shows a superposition of the response to VPD variations for the 4 cultivars.

decline in relative g_{sw} in response to PAR since it fell from 0.9 to 0.3 when PAR values developed below $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. By contrast, relative g_{sw} in Fuji, Braeburn and Ariane fell from 0.9 to 0.5 for a similar PAR variation. However, non-parametric statistical analyses, failed to show any significant differences between the cultivars at any PAR level (Tab. III.8), when all levels of PAR were considered simultaneously.

By contrast, the response of relative g_{sw} to leaf temperature (T_l) (Fig. III.7) differed between the cultivars when considered by pairs. Variations were similar in Fuji and Braeburn on the one hand, and for Ariane and X3305 on the other. Fuji and Braeburn leaves showed the highest relative g_{sw} values when the temperature reached 29°C , whereas relative g_{sw} values at 20°C were 0.6 and 0.7 of the maximum respectively. By contrast, Ariane and X3305 showed the highest relative g_{sw} values for a leaf temperature of 24°C . At 20°C , relative g_{sw} values decreased only to 0.8 in both cultivars while at temperatures greater than 25°C , relative g_{sw} values decreased rapidly to around 0.4 at 30°C . ANOVA and Kruskal-Wallis tests showed significant differences ($p=0.019$) between the cultivars only at 30°C (Tab. III.8).

All the cultivars showed a similar pattern in their relative g_{sw} response to VPD (Fig. III.8): at low water Vapor Pressure Deficit values, relative g_{sw} was always 1, but beyond a VPD threshold value, it decreased linearly as VPD increased. However, differences were noted between the cultivars both for rates of relative g_{sw} decrease with increasing VPD values, and for the threshold VPD values. Ariane, Braeburn and X3305 seemed to present a similar rate of relative g_{sw} decrease in response to VPD (Fig. III.8): a relative g_{sw} reduction of about 40% was observed as VPD increased by 1.5kPa. Fuji presented a lower rate of decrease (Tab. III.8) since the same 40% reduction was observed when the VPD increase was 2.5kPa. The covariance analysis comparing mean values of relative g_{sw} in relation to mean values of VPD , the covariate, but not the slopes of the relationships, showed a significant difference between the Ariane and Braeburn cultivars. Moreover, cultivars were also different as regards the threshold values: the experimental threshold values were similar for Ariane, X3305 and Fuji (1.52, 1.46 and 1.38 kPa respectively) but was higher in Braeburn (threshold $VPD = 1.84$ kPa).

Response of g_{swmax} values to leaf nitrogen content expressed for leaf area.

The relationship between g_{swmax} values and N_a values was adjusted by a linear fit for all 4 cultivars (Fig. III.9). The cultivars were different as regards the slopes and g_{swmax} values of these linear relations. Ariane and X3305 showed similar g_{swmax} responses to N_a with slopes of 0.12 and 0.10. Similar responses were also observed in Fuji and Braeburn with slopes of

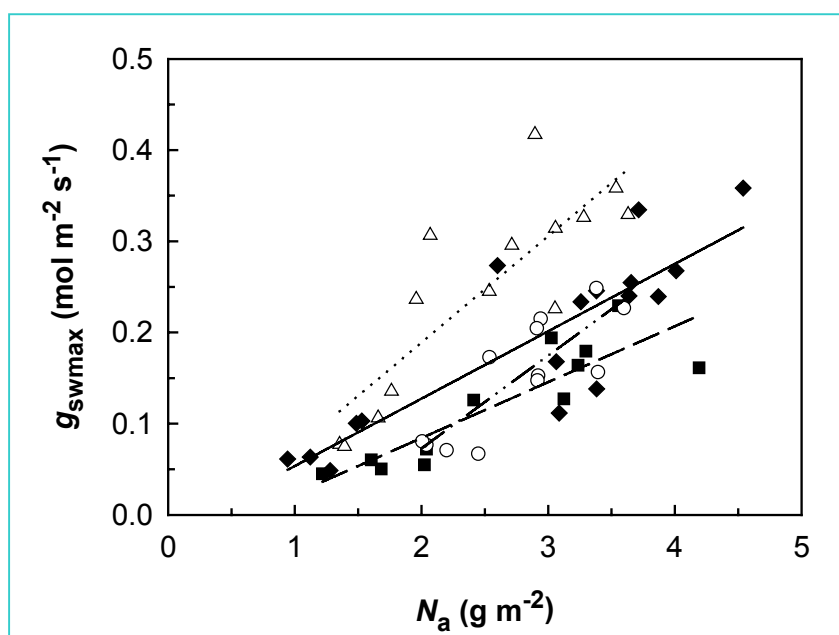


Figure III.9: Relationships between the maximum stomatal conductance (g_{swmax}) value and the amount of leaf nitrogen per leaf area (N_a) for ‘Fuji’ (◆), ‘Braeburn’ (■), ‘Ariane’(△) and ‘X3305’(O) apple cultivars.

The response of g_{swmax} to N_a was fitted by a different linear regression for each cultivar $\{g_{swmax} = a N_a + b\}$ whose parameters are presented in table 4. The solid line represents the equation that fitted the Fuji data, the medium dashed line the Braeburn data, the dotted line the Ariane data and the dashed double dot line the X3305 data.

Table III.9. Fitting parameters for g_{swmax} in relation to N_a for each apple cultivar. The fitted equations were linear: $\{g_{swmax} = a N_a + b\}$. Covariance analyse between the cultivars and g_{swmax} used N_a as covariate. Two or one stars were mentioned beside the P -value when it was respectively highly or meanly significant i.e. < 0.01 or < 0.05 . Significant differences between the cultivars were detected by a Newman and Keuls test (if P -value < 0.05 , different letters in the same column indicate significant differences).

Cultivars	Number of leaves	regression coefficient			Covariance Analysis				Cultivar effect
		a	b	R^2	N_a		Cultivar		g_{swmax}
Braeburn	12	0.0613	-0.0383	0.77	F	p	F	p	0.12 a
X3305	12	0.1018	-0.1306	0.70	107.56	0.000 **	18.49	0.000 **	0.15 a
Fuji	17	0.0739	-0.0203	0.74					0.19 b
Ariane	14	0.1167	-0.0444	0.70					0.25 c

0.07 and 0.06 (Tab. III.9). Differences were also noted when g_{swmax} values were compared between cultivars pairs: Ariane and Fuji gave g_{swmax} values higher than those in X3305 and Braeburn. In Ariane and X3305 the lowest g_{swmax} value was $0.08 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ but differences were observed for maximum values ($0.25 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for X3305 and $0.42 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ for Ariane). Minimum g_{swmax} values in the Fuji and Braeburn cultivars were slightly lower than for Ariane and X3305 ($0.04 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). The highest g_{swmax} value ($0.35 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) for Fuji was greater than that in Braeburn ($0.21 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Discussion

This discussion concerns both the validity of the fit used to determine the parameters and the inter-cultivar comparison of these parameters.

A single relation between stomatal conductance and photosynthesis in the four cultivars.

All CO_2 assimilation and stomatal conductance data in our study were contained within a range of values previously observed in numerous studies of the apple tree (Avery, 1977; Lakso, 1979; Campbell et al., 1992; Higgins et al., 1992; Cheng and Fuchigami, 2000a). The broad range of g_{sw} variations was primarily related to shaded vs. sun-exposed conditions. A unique curvilinear equation was retained to plot net assimilation against stomatal conductance for all four cultivars. As previously determined in Mediterranean oak trees (Mediavilla et al., 2001), a rectangular hyperbola fit was used. In this relation, A_n reaches a plateau for the highest g_{sw} values. This highlights non-stomatal limitations where A_n is limited either by the amount or the activity of Rubisco or by the rate of electron transport. Slight differences were observed nevertheless between the cultivars as shown by the covariance analysis. In Braeburn and X3305, where maximum g_{sw} values were low, a simple linear function was adequate. Such a linear fitting was already adopted in apple (Lakso, 1979) or mango (Urban et al., 2004). Since we observed no saturation of photosynthesis with the highest g_{sw} for the above mentioned cultivars, it is more likely that the gas exchange was limited by stomatal conductance. In contrast Fuji and Ariane showed no stomatal limitation of leaf photosynthesis, since their stomata were not as responsive compared to those of X3305 and Braeburn. Thus, Fuji and Ariane less rapidly restricted their loss of water by transpiration than X3305 and Braeburn. These discrepancies could affect intrinsic water use efficiency (WUE) as the trade-off between assimilation and transpiration is modified. Cultivars showing

a prevailing stomatal limitation (Braeburn and X3305) could be more water-conservative and consequently exhibit higher *WUE*.

Similar photosynthetic capacities in the four apple cultivars.

The Farquhar et al. (1980) biochemical photosynthetic model has been extensively applied to various species to characterize their photosynthetic function. As in deciduous tree species such as walnut (Le Roux et al., 1999a), peach (Le Roux et al., 2001; Walcroft et al., 2002) or conifers (Porté and Loustau, 1998) and annual species such as cotton (Harley et al., 1992), the present study described a linear relationship between photosynthetic capacity parameters (V_{cmax} , J_{max} and R_d) and N_a . N_a and W_a vary as a result of leaf exposure to light, whereas N_w varies very little as demonstrated in numerous species (DeJong and Doyle, 1985; Niinemets, 1997; Le Roux et al., 1999b; Rosati et al., 2000; Frak et al., 2002). Photosynthetic parameters (V_{cmax} , J_{max} and R_d) were determined in shaded and fully exposed leaves to obtain a wide range of N_a variation.

In the present study, V_{cmax} values determined at 25°C were higher than those previously reported in different forest species (Dreyer et al., 2001), such as pine (Porté and Loustau, 1998), walnut (Le Roux et al., 1999a) or poplar (Turnbull et al., 2002). In addition, the $J_{\text{max}} / V_{\text{cmax}}$ ratio was determined to be 1.2 at this temperature (data not shown). Values reported in the literature for this ratio vary greatly (Leuning, 1997) and a review presented by Wullschlegel (1993) indicated a mean ratio of 1.64 for 109 species including *Malus* sp. Values reported by Watson et al. (1978) for V_{cmax} and J_{max} in *Malus* were noticeably lower than those observed in our study, but these authors grew trees in containers whereas our observations were carried out in a well fertilized orchard. This was confirmed by the high N_a values (up to 4 g m⁻² *i.e.* N_w of 3.4%) found in sunlit leaves. Other field studies have recorded, showing lower maximum N_a values: *e.g.* 2.7 g m⁻² in mango (Urban et al., 2003) or 3 g m⁻² in walnut (Le Roux et al., 1999b). The high nitrogen nutritional status of the trees could account for the elevated V_{cmax} values. This is consistent with recent observations (Grassi et al., 2002) showing that V_{cmax} values increase and $J_{\text{max}} / V_{\text{cmax}}$ ratios decrease with increasing nutrient supplies in *Eucalyptus* sp. The proposed argument was preferential allocation of excess N to Rubisco rather than to protein regulating the rate of electron transport. The consequence was therefore an increase in V_{cmax} but not in J_{max} resulting in a decrease in the $J_{\text{max}} / V_{\text{cmax}}$ ratio as N leaf content increased.

The great similarity between the J_{max} / N_a , and V_{cmax} / N_a relationships for all cultivars does not exclude a possible temporal modification of these ratios. Indeed, a previous study showed that photosynthetic parameters changed over the vegetation season (Wilson et al.,

2001). The non significant difference between the cultivars for both the V_{cmax} and J_{max} variables, as revealed by the covariance analysis, showed that all four had a similar photosynthetic capacity. More precisely, these results suggest a similar limitation in all four cultivars by Rubisco activity or by the rate of electron transport. Conversely, leaf R_d was slightly but significantly different between the cultivars both in R_d values and in the slopes of the relation between R_d and N_a . Leaf R_d values in all four cultivars were contained within the range of those observed in other species such as peach (Le Roux *et al.*, 2001), and in other studies on apple (Higgins *et al.*, 1992; Wibbe *et al.*, 1993; Tartachnyk and Blanke, 2002). As leaf R_d values in Fuji were higher than in Ariane and Braeburn, this cultivar lost more CO_2 by respiration than the others. This probably lessened its net carbon assimilation. In all the cultivars, R_d tended to increase with N_a , as observed in numerous other species (Reich *et al.*, 1998), including walnut (Le Roux *et al.*, 1999a), peach, (Le Roux *et al.*, 2001) and mango (Urban *et al.*, 2003). The more sun-exposed a leaf during the day, the more active its respiration during the night. Here, X3305 showed a more rapid increase in R_d with N_a than the other cultivars. Its shaded leaves had a respiration level close to those of Braeburn and Ariane while its sunlit leaves behaved like those of Fuji. This suggests that foliar N_a and consequently respiration capacity in this cultivar are more sensitive to shade than in the others.

Between-cultivar variations of g_{sw} responses to the environment.

The Jarvis model (1976) considers five environmental variables: light, temperature, VPD , CO_2 and leaf water potential. Only the first three were analyzed in this paper because the trees were growing in supposed constant ambient CO_2 , under well-watered conditions. The Jarvis model is based on the important assumption that environmental factors play an independent part in stomatal regulation. This was emphasized by Lhomme *et al.* (1998) who added a soil hydraulic potential function to the model. Parameterization of the Jarvis model meant determining the g_{sw} response to environmental variables considered one by one. As air temperature and relative humidity are inter-dependent, attention must be paid to decoupling leaf temperature and VPD effects. In our study, the effects of the different variables on stomatal conductance were analyzed separately by modifying the LI-6400 system using a humidifying air inlet device. Results for stomatal regulation in response to leaf temperature in Fuji and Braeburn cultivars suggested that a more refined fit would have been obtained if the measurements had been made at a higher temperature than 30° . However, as temperature and

VPD are inversely correlated, no such measurements were made because of difficulties in maintaining *VPD* below 1.5kPa even with the humidifying system.

More marked differences were observed between the cultivars for stomatal regulation than for photosynthetic parameters. As previously proposed by Le Roux et al. (1999a), the stomatal response to environmental factors such as leaf temperature, *VPD* and *PAR* (Fig. III.5 and Fig. III.6) was presented as the percentage of the maximal g_{sw} value reached for each leaf measured. All measurements were made on sunlit leaves with the hypothesis that shaded leaves present the same type of response to the environment but with lower maximum g_{sw} values (in assumed optimal conditions). This hypothesis is supported by Sala and Tenhunen, (1996) who showed in the oak tree that g_{sw} of sunlit and shaded leaves undergoes the same g_{sw} diurnal changes but with different maximum values.

The stomatal response to *PAR* was similar to that observed in previous studies in different species (Leuning et al., 1995; Le Roux et al., 1999a) including apple (Landsberg et al., 1975; Warrit et al., 1980). Relative g_{sw} fell as light intensity decreased in all the cultivars. As shown by Le Roux et al. (1999a), stomatal conductance was not reduced to nil when light intensity fell to zero. This result was attributed to the long equilibration time required to observe total stomatal closure in the absence of light. But this is not a problem when model running because the model is used solely for simulations during the day, when the stomata are not totally closed in situ. Concerning the g_{sw} response to *VPD* variations, the linear decrease used to fit this relation was consistent with previous studies in different species (Le Roux et al., 1999a; Li et al., 2002). The existence of a threshold *VPD* value, followed by a decrease in g_{sw} with *VPD* has already been described by Watson et al. (1978) in apple tree and more recently by Mediavilla et Escudero (2004) in different oak species. Concerning the relative g_{sw} response to leaf temperature, a second-order polynomial fit was used for all the cultivars. This function showed an optimal temperature for maximum stomatal conductance.

Stomatal responses to leaf temperature and *VPD* showed more marked differences between the cultivars than the response to *PAR*. This primarily concerned the stomatal conductance point of sensitivity to vapor pressure deficits, i.e. the threshold value, and also the rate at which g_{sw} decreased as *VPD* increased beyond this threshold value. In this respect, Braeburn and Fuji exhibited less conservative water-use behavior since they maintained the highest stomatal conductance values for the highest *VPD* values. Differences were also observed between the cultivars, considered pair wise, with regard to the optimal temperature for maximum relative g_{sw} . Though it may be assumed that Braeburn and Fuji were more tolerant of heat and air desiccation, these differences in stomatal sensitivity to increasing leaf

temperature cannot be explained by genotype alone. Indeed, as the Fuji and Braeburn trees were older and larger than Ariane and X3305, the different tree responses could also result from heavier crop loads. The intensity of stomatal regulation may vary according to sink-source relationships. Indeed, Pretorius et Wand (2003) showed that the fruit load may lower stomatal sensitivity to high temperatures in apple tree, slowing the stomatal closure when sink demand is very active.

Between-cultivar variability of g_{swmax} values.

A broad range of g_{swmax} values were obtained for each cultivar by measurements taken in shaded and sunlit leaves. A similar linear relation was found between g_{swmax} and N_a as that shown by Le Roux et al. (1999a) and Niinemets et al. (1999). Relationships between stomatal conductance and leaf nitrogen have been described in various annual and perennial species (Leuning et al., 1995; Cheng and Fuchigami, 2000a; Broadley et al., 2001). In fruit trees, it is particularly difficult to measure stomatal conductance variations in response to a single environmental factor because this is affected by many other parameters such as the type of shoot bearing the leaf, leaf position on the branch and the presence of fruit near the leaf (Flore and Lakso, 1989; Urban et al., 2004). This may explain the dispersion of the g_{swmax} values in the relationship between g_{swmax} and N_a (R^2 of about 0.7 for all the cultivars, Tab. III.9). Here, leaf exposure may not have been the only factor with an effect, even though leaves measured were chosen to be in similar positions.

Although some differences in stomatal responses to environmental fluctuations were shown, the most marked differences between the cultivars were observed between g_{sw} maximum values. The cultivars were different for g_{swmax} values and for the slope of the relation between g_{swmax} and N_a . As for the response of g_{sw} to environmental factors, different relations were observed between the cultivars considered pair wise, i.e. Fuji and Braeburn on the one hand and Ariane and X3305 on the other. The cultivars were also different for g_{swmax} as shown by the covariance analysis between g_{swmax} and cultivars considering N_a as covariate. Braeburn and X3305 leaves gave lower g_{swmax} values than Fuji leaves, which in turn were lower than in Ariane. This observation was consistent with experimental measurements of transpiration at the branch scale showing higher transpiration rates in Fuji than in Braeburn.

Conclusions

In this study, Farquhar's parameters were demonstrated to be rather invariant between the cultivars, showing little variability in non-stomatal processes such as Rubisco

carboxylation rate and electron transport rate, both involved in the limitation of photosynthesis. By contrast, stomatal regulation in response to environmental factors such as solar radiation, leaf temperature and vapor pressure deficit appeared to be relatively different between the cultivars. Results showed that some of the cultivars presented functional traits more adapted to drier and hotter conditions.

Moreover, this study was undertaken in a modeling perspective. Farquhar's photosynthetic model and Jarvis' stomatal model are used as submodels of the RATP (Radiation Absorption, Transpiration and Photosynthesis) structure-function model (Sinoquet et al., 2001) applied to the apple tree (Massonnet et al., unpublished). This study has helped define general model parameters to investigate photosynthesis in all apple cultivars while more cultivar-specific parameters will be determined for stomatal function.

Acknowledgments

The PhD grant received by C.M. was funded by INRA and by the Languedoc-Roussillon region. The authors are greatly indebted to Charles Valancogne (Bioclimatology Unit, INRA Bordeaux) and to Michel Ducrey (Mediterranean Forest tree breeding, INRA Avignon) for the loan of portable photosynthesis systems, to Pierre Montpied (Forest Ecology Unit, INRA Champenoux) for SAS fitting procedures and to Erwin Dreyer (Forest Ecology Unit, INRA Champenoux) for helpful scientific discussions.

References

- Atkinson, C.J., M. Policarpo, A.D. Webster and G. Kingswell 2000. Drought tolerance of clonal *Malus* determined from measurements of stomatal conductance and leaf water potential. *Tree Physiol.* 20: 557-563.
- Avery, D.J. 1977. Maximum photosynthetic rate - a case study in apple. *New Phytol.* 78: 55-63.
- Barden, J.A. 1974. Net photosynthesis, dark respiration, specific leaf weight, and growth of young apple trees as influenced by light regime. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 99: 547-551.
- Berry, J. and O. Bjorkman 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Ann. Rev. Plant Phys.* 31: 491-543.
- Broadley, M.R., A.J. Escobar-Gutierrez, A. Burns and I.G. Burns 2001. Nitrogen-limited growth of lettuce is associated with lower stomatal conductance. *New Phytol.* 152: 97-106.
- Campbell, R.J., R.P. Marini and J.B. Birch 1992. Canopy position affects light response curves for gas exchange characteristics of apple spur leaves. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 117: 467-472.
- Cheng, L. and L.H. Fuchigami 2000a. Rubisco activation state decreases with increasing nitrogen content in apple leaves. *J. Exp. Bot.* 51: 1687-1694.
- Cheng, L. and L.H. Fuchigami 2000b. CO₂ assimilation in relation to nitrogen in apple leaves. *J. Hort. Sci. Biot.* 75: 383-387.

- Costes, E., J.L. Regnard, J.A. Constant, H. Sinoquet, B. Adam and T. Améglio 2002. Estimating transpiration of apple tree branches from leaf stomatal conductance measurements - a first assessment of RATP model on apple trees. *Acta Hort.* 584: 95-100.
- DeJong, T.M. and J.F. Doyle 1985. Seasonal relationships between leaf nitrogen content (photosynthetic capacity) and leaf canopy light exposure in peach (*Prunus persica*). *Plant Cell Environ.* 8: 701-706.
- Dreyer, E., X. Le Roux, P. Montpied, F.A. Daudet and F.A. Masson 2001. Temperature response of leaf photosynthetic capacity in seedlings from seven temperate tree species. *Tree Physiol.* 21: 223-232.
- Fanjul, L. and H.G. Jones 1982. Rapid stomatal responses to humidity. *Planta.* 154: 135-138.
- Farquhar, G.D., S. von Caemmerer and J.A. Berry 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta.* 149: 78-90.
- Flore, J.A. and A.N. Lakso 1989. Environmental and physiological regulation of photosynthesis in fruit crops. *Hortic. Rev.* 11: 111-157.
- Frak, E., X. Le Roux, P. Millard, B. Adam, E. Dreyer, C. Escuit, H. Sinoquet, M. Vandame and C. Varlet-Grancher 2002. Spatial distribution of leaf nitrogen and photosynthetic capacity within the foliage of individual trees: disentangling the effects of local light quality, leaf irradiance, and transpiration. *J. Exp. Bot.* 53: 1-10.
- Francesconi, A.H.D., A.N. Lakso and S.S. Denning 1997. Light and temperature effects on whole-canopy net carbon dioxide exchange rates of apple trees. *Acta Hort.* 451: 287-294.
- Grassi, G., P. Meir, R. Cromer, D. Tompkins and P.G. Jarvis 2002. Photosynthetic parameters in seedlings of *Eucalyptus grandis* as affected by rate of nitrogen supply. *Plant Cell Environ.* 25: 1677-1688.
- Harley, P.C., R.B. Thomas, J.F. Reynolds and B.R. Strain 1992. Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant Cell Environ.* 15: 271-282.
- Higgins, S., F. Larsen, R. Bendel, G. Rademaker, J. Bassman, W. Bidlake and A. Al Wir 1992. Comparative gas exchange characteristics of potted, glasshouse-grown almond, apple, fig, grape, olive, peach and asian pear. *Sci. Hort.* 52: 313-329.
- Jarvis, P.G. 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Phil. Trans. R. Soc. Lond B.* 273: 593-610.
- Jones, H.G. 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *J. Exp. Bot.* : 387-398.
- Jordan, D.B. and W.L. Ogren 1984. The CO₂/O₂ specificity of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Planta.* 161: 308-313.
- Kosugi, Y., S. Shibata and S. Kobashi 2003. Parameterization of the CO₂ and H₂O gas exchange of several temperate deciduous broad-leaved trees at the leaf scale considering seasonal changes. *Plant Cell Environ.* 26: 285-301.
- Lakso, A.N. and E.J. Seeley 1978. Environmentally induced responses of apple tree photosynthesis. *HortSci.* 13: 646-650.
- Lakso, A.N. 1979a. Seasonal changes in stomatal response to leaf water potential in apple. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 104: 58-60.
- Lakso, A.N. 1979b. Seasonal changes in stomatal response to leaf water potential in apple. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 104: 58-60.
- Lakso, A.N. 1994. Apple. *In Handbook of environmental physiology of fruit crops* (eds B. Schaffer and P.C. Andersen). CRC Press Inc, University of Florida, pp. 3-35.
- Landsberg, J.J., P.V. Beadle, D.R. Biscoe, B. Butler, L.D. Davidson, G.B. Incoll, P.G. James, P.J. Jarvis, R.E. Martin, D.B.B. Neilson, E.M. Powell, M.R. Slack, N.C. Thorpe, B. Turner, B. Warritt and W.R. Watts 1975. Diurnal energy, water and CO₂ exchanges in an apple orchard. *J. Appl. Ecol.* 12: 659-684.

- Lauri, P.E. and J.M. Lespinasse 2000. The vertical axis and solax systems in France. *Acta Hort.* 513: 287-296.
- Le Roux, X., S. Grand, E. Dreyer and F.A. Daudet 1999a. Parameterization and testing of a biochemically-based photosynthesis model for walnut (*Juglans regia* L.) trees and seedlings. *Tree Physiol.* 19: 481-492.
- Le Roux, X., H. Sinoquet and M. Vandame 1999b. Spatial distribution of leaf dry weight per area and leaf nitrogen concentration in relation to local radiation regime within an isolated tree crown. *Tree Physiol.* 19: 181-188.
- Le Roux, X., A.S. Walcroft, F.A. Daudet, H. Sinoquet, M.M. Chaves, A. Rodrigues and L. Osorio 2001. Photosynthetic light acclimation in peach leaves: importance of changes in mass:area ratio, nitrogen concentration, and leaf nitrogen partitioning. *Tree Physiol.* 21: 377-386.
- Leuning, R., F.M. Kelliher, D.G.G. de Pury and E.D. Schulze 1995. Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: scaling from leaves to canopies. *Plant Cell Environ.* 18: 1183-1200.
- Leuning, R. 1997. Scaling to a common temperature improves the correlation between the photosynthesis parameters J_{max} and V_{cmax} . *J. Exp. Bot.* 48: 345-347.
- Lhomme, J.P., E. Elguero, A. Chehbouni and G. Boulet 1998. Stomatal control of transpiration: examination of Monteith's formulation of canopy resistance. *Wat. Resour. Res.* 34: 2301-2308.
- Li, F., S. Cohen, A. Naor, K. Shaozong and E. Amnon 2002. Studies of canopy structure and water use of apple trees on three rootstocks. *Agric. Wat. Manag.* 55: 1-14.
- Marini, R.P. and D.L. Sowers 1990. Net photosynthesis, specific leaf weight, and flowering of peach as influenced by shade. *HortSci.* 25: 331-334.
- Maroco, J.P., E. Breia, T. Faria, J.S. Pereira and M.M. Chaves 2002. Effects of long-term exposure to elevated CO₂ and N fertilization on the development of photosynthetic capacity and biomass accumulation in *Quercus suber* L. *Plant Cell Environ.* 25: 105-113.
- Massonnet, C., E. García-Villanueva, E. Costes and J.L. Regnard 2004. Integrating apple tree aerial and root architecture in a structure-function approach. *Acta Hort.* 636: 601-608.
- Mediavilla, S., A. Escudero and H. Heilmeyer 2001. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiol.* 21: 251-259.
- Mediavilla, S. and A. Escudero 2004. Stomatal responses to drought of mature trees and seedlings of two co-occurring Mediterranean oaks. *For. Ecol. Manag.* 187: 281-294.
- Moon, J.W., Jr., J.F. Hancock, Jr., A.D. Draper and J.A. Flore 1987. Genotypic differences in the effect of temperature on CO₂ assimilation and water use efficiency in blueberry. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 112: 170-173.
- Myers, D., R.B. Thomas and E.H. Delucia 1999. Photosynthetic responses of loblolly pine (*Pinus taeda*) needles to experimental reduction in sink demand. *Tree Physiol.* 19: 235-242.
- Niinemets, U. 1997. Role of foliar nitrogen in light harvesting and shade tolerance of four temperate deciduous woody species. *Funct. Ecol.* 11: 518-531.
- Niinemets, U., W. Bilger, O. Kull and J. Tenhunen 1999. Responses of foliar photosynthetic electron transport, pigment stoichiometry, and stomatal conductance to interacting environmental factors in a mixed species forest canopy. *Tree Physiol.* 19: 839-852.
- Porté, A. and D. Loustau 1998. Variability of the photosynthetic characteristics of mature needles within the crown of a 25-year old *Pinus pinaster*. *Tree Physiol.* 18: 223-232.

- Pretorius, J.J.B. and S.J.E. Wand 2003. Late-season stomatal sensitivity to microclimate is influenced by sink strength and soil moisture stress in 'Braestar' apple trees in South Africa. *Sci. Hortic.* 98: 1-15.
- Reich, P.B., M.B. Walters, D.S. Ellsworth, J.M. Vose, J.C. Volin, C. Gresham and W.D. Bowman 1998. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia.* 114: 471-482.
- Rosati, A., K.R. Day and T.M. DeJong 2000. Distribution of leaf mass per unit area and leaf nitrogen concentration determine partitioning of leaf nitrogen within tree canopies. *Tree Physiol.* 20: 271-276.
- Sala, A. and J.D. Tenhunen 1996. Simulations of canopy net photosynthesis and transpiration in *Quercus ilex* L. under the influence of seasonal drought. *Agric. For. Meteorol.* 78: 203-222.
- Schulze, E.D. 1986. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Phys.* 37: 247-274.
- Seeley, E.J. and R. Kammereck 1977. Carbon flux in apple trees: the effects of temperature and light intensity on photosynthetic rates. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 102: 731-733.
- Sinoquet, H., X. Le Roux, B. Adam, T. Ameglio and F.A. Daudet 2001. RATP: a model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration and photosynthesis within canopies: application to an isolated tree crown. *Plant Cell Environ.* 24: 395-406.
- Tartachnyk, I. and M.M. Blanke 2002. Effect of mechanically-simulated hail on photosynthesis, dark respiration and transpiration of apple leaves. *Env. Exp. Bot.* 48: 169-175.
- Turnbull, M.H., R. Murthy and K.L. Griffin 2002. The relative impacts of daytime and nighttime warming on photosynthetic capacity in *Populus deltoides*. *Plant Cell Environ.* 25: 1729-1737.
- Urban, L., X. Le Roux, H. Sinoquet, S. Jaffuel and M. Jannoyer 2003. A biochemical model of photosynthesis for mango leaves: evidence for the effect of fruit on photosynthetic capacity of nearby leaves. *Tree Physiol.* 23: 289-300.
- Urban, L., P. Lu and R. Thibaud 2004. Inhibitory effect of flowering and early fruit growth on leaf photosynthesis in mango. *Tree Physiol.* 24: 387-399.
- Walcroft, A., X. Le Roux, A. Diaz-Espejo, N. Dones and H. Sinoquet 2002. Effects of crown development on leaf irradiance, leaf morphology and photosynthetic capacity in a peach tree. *Tree Physiol.* 22: 929-938.
- Warrit, B., J.J. Landsberg and M.R. Thorpe 1980. Responses of apple leaf stomata to environmental factors. *Plant Cell Environ.* 3: 13-22.
- Watson, R.L., J.J. Landsberg and M.R. Thorpe 1978. Photosynthetic characteristics of the leaves of Golden delicious apple trees. *Plant Cell Environ.* 1: 51-58.
- Wibbe, M.L., M.M. Blanke and F. Lenz 1993. Effect of fruiting on carbon budgets of apple tree canopies. *Trees Struct. Func.* 8: 56-60.
- Wilson, K.B., D.D. Baldocchi and P.J. Hanson 2001. Leaf age affects the seasonal pattern of photosynthetic capacity and net ecosystem exchange of carbon in a deciduous forest. *Plant Cell Environ.* 24: 571-583.
- Winkel, T. and S. Rambal 1990. Stomatal conductance of some grapevines growing in the field under a Mediterranean environment. *Agric. For. Meteorol.* 51: 107-121.
- Wullschleger, S.D. 1993. Biochemical limitations to carbon assimilation in C₃ plants - a retrospective analysis of the A/C_i curves from 109 species. *J. Exp. Bot.* 44: 907-920.

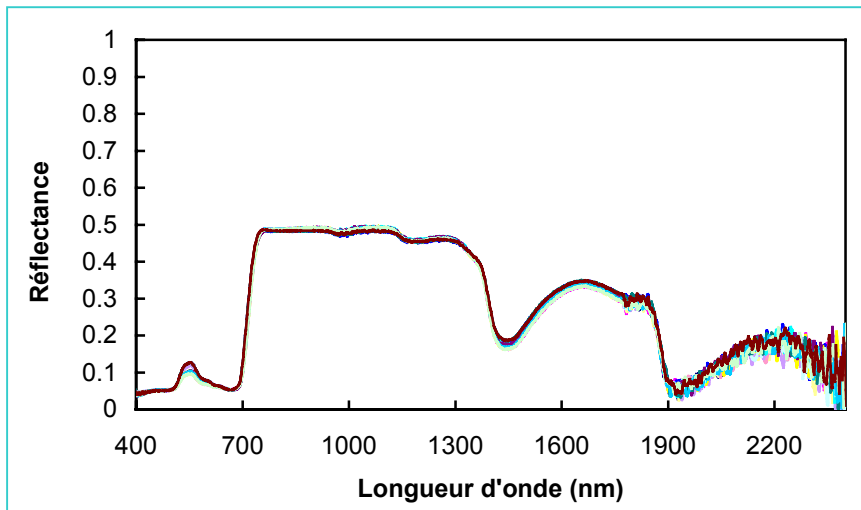


Figure III.10. Exemple de spectre de mesures de réflectance de 15 feuilles du cultivar Ariane entre 400 et 2400 nm.

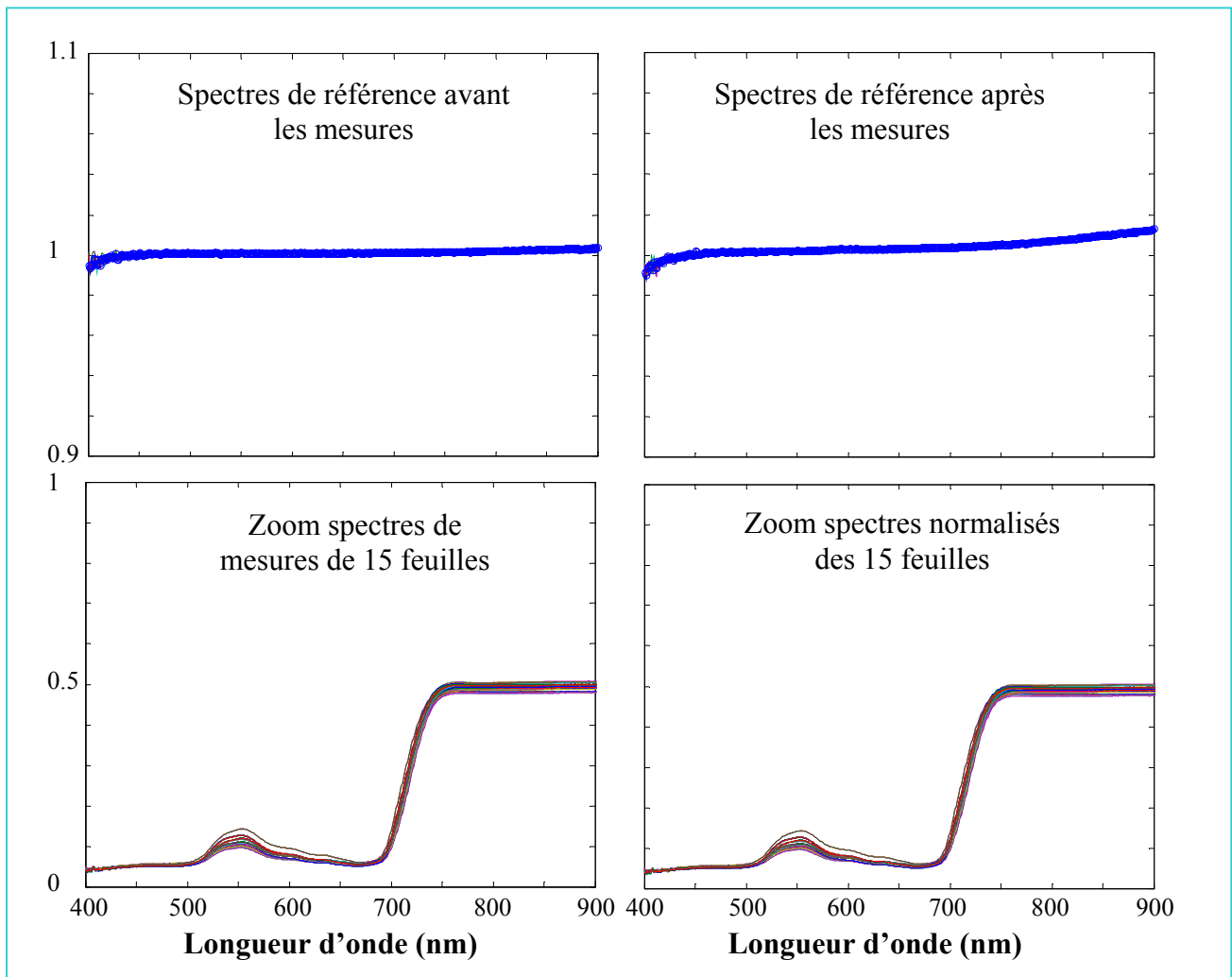


Figure III.11. Spectres de réflectance dans la bande de longueur d'onde 400-900nm pour 15 feuilles de lumière du cultivar Ariane (spectroradiomètre portable Li-1800 de type ASD équipé d'une sphère d'intégration, INRA-CSE Avignon).

D. Comparaison des propriétés optiques foliaires des 4 cultivars

1. Prélèvement

Quinze feuilles de lumière et 15 feuilles d'ombre par cultivar réparties sur les quatre arbres étudiés ont été prélevées en juin 2003. Elles ont été conservées dans une glacière pour être transportées jusqu'au laboratoire de l'UR Climat, Sol et Environnement de l'INRA Avignon où les mesures de transmittance et de réflectance par spectroradiométrie ont été réalisées.

2. Mesures

Les mesures ont été réalisées avec un spectroradiomètre portable Li-1800 de type ASD (Analytical Spectral Devices). Celui-ci comporte une sphère d'intégration et utilise plusieurs modèles d'exploitation FiedspecTM dont le modèle FR qui présente une large gamme d'application, puisqu'il utilise une bande spectrale comprise entre 350 à 2500nm et une résolution de 1nm (exemple de spectre présenté en Figure III.10).

Pour les mesures de réflectance, une mesure de référence (10 spectres) a été réalisée avant et après chaque série de mesures (Fig. III.11) pour chaque cultivar avec une bille de téflon pressée. Une série de trois spectres par feuille a ensuite été réalisée pour chacune des 15 feuilles. Seule la face supérieure a été mesurée puisque c'est celle qui est le plus souvent orientée à la lumière chez le pommier.

Pour les mesures de transmittance, 2 références ont été utilisées : la première est identique à celle utilisée pour les mesures de réflectance (10 spectres enregistrés), et la seconde a consisté à utiliser une vitre. Pour la mesure de la transmittance la face de la feuille présentée à la source lumineuse a peu d'influence (Combes, 2002). Les mesures ont été réalisées en plaçant la vitre de référence derrière la feuille dans le trajet optique (3 spectres enregistrés par feuille).

3. Analyse des données

Les données ont été traitées sous Matlab (V6.5.1, 2003, The Math Works, Inc.) grâce à la collaboration de Frédéric Baret (INRA-CSE, Avignon).

Les spectres de réflectance ont été normalisés par les différences des valeurs moyennes de référence établies avant et après chaque mesure (Fig III.11). Les valeurs moyennes de réflectance ont été calculées dans les bandes du spectre comprises entre 450 et

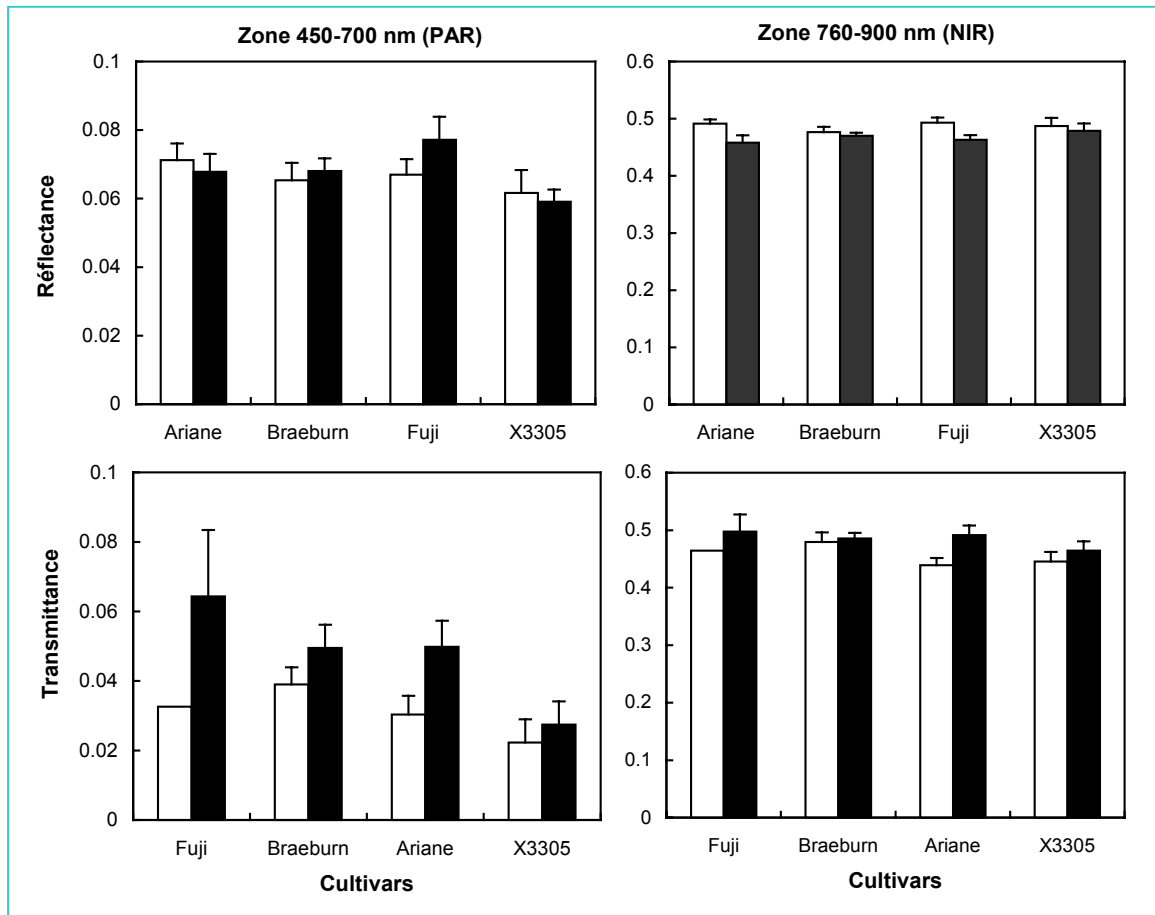


Figure III.12. Moyenne des valeurs de réflectance et de transmittance dans les domaines spectraux du PAR (450-700 nm) et du NIR (760-900nm) pour des feuilles de lumière (□) et des feuilles d'ombre (■) des 4 cultivars. Les barres verticales correspondent aux écarts-types.

Tableau III.10. Analyse statistique des différences de propriétés optiques des feuilles entre cultivars de pommier: réflectance et transmittance dans le PAR et dans le NIR.

		ANOVA à 2 facteurs: cultivars et exposition								
		Lumière				Ombre				
		Fuji	Braeburn	Ariane	X3305	Fuji	Braeburn	Ariane	X3305	
Réflectance	PAR	effet cultivar	b	b	c	a	c	b	b	a
		effet cultivar x exposition	d	c	e	b	f	d	d	a
	NIR	effet cultivar	c	a	bc	b	b	c	a	d
		effet cultivar x exposition	f	d	ef	e	b	c	a	d
Transmittance	PAR	effet cultivar	ab	b	ab	a	c	b	b	a
		effet cultivar x exposition	a	ab	a	a	c	bc	bc	a
	NIR	effet cultivar	ab	b	a	a	b	b	b	a
		effet cultivar x exposition	ab	b	a	a	b	b	b	ab

700nm (valeur stable de réflectance dans le *PAR*), entre 700 et 760 nm, et entre 760 et 900 nm (valeur stable de réflectance dans le proche infrarouge ou *NIR*).

Les spectres de transmittance ont été normalisés par les valeurs moyennes des références. Comme les spectres étaient très irréguliers, les données n'ont pas pu être utilisées directement et la transmittance a été recalculée à partir des données de réflectance grâce l'utilisation inversée du modèle PROSPECT (Jacquemoud et Baret, 1990). Ce modèle permet de calculer des mesures de transmittance à partir de l'estimation des teneurs en chlorophylle des feuilles, à partir des données de réflectance.

4. Analyse statistique des données

Les données concernant les propriétés optiques foliaires ont été analysées d'abord par une ANOVA imbriquée qui a permis d'analyser les différences entre arbres au sein de chaque cultivar. L'effet arbre ayant été écarté, les données ont été regroupées par cultivar puis analysées par une ANOVA factorielle combinant les facteurs cultivar et exposition de la feuille.

5. Résultats et discussion

Les valeurs moyennes de réflectance et de transmittance dans le *PAR* et dans le *NIR* pour 15 feuilles de lumière et de 15 feuilles d'ombre par cultivar sont présentés dans la Figure III.12 pour les 4 cultivars. Les résultats ont mis en évidence quelques faibles différences entre feuilles d'ombre et feuilles de lumière pour la réflectance dans le *PAR* et dans le *NIR* et pour la transmittance dans le *NIR*. Des différences plus importantes de transmittance dans le *PAR* ont été révélées entre feuilles d'ombre et feuilles de lumière. De manière générale la réflectance des feuilles de lumière a été supérieure à celle des feuilles d'ombre alors que leur transmittance a été au contraire plus faible. Le limbe des feuilles d'ombre est plus mince, comme l'a montré l'analyse structurelle (Fig. III.1 et Tab. III.1), ce qui améliore la capacité de ces feuilles à la transmission de la lumière comparativement aux feuilles de lumière.

Des différences significatives de transmittance et de réflectance ont également été révélées entre cultivars (Tab. III. 10), pour les feuilles de lumière comme pour les feuilles d'ombre. Une interaction significative cultivar x exposition a également été mise en évidence. Les différences entre cultivars ont été plus marquées dans le *PAR* que dans le *NIR*, et plus en transmittance qu'en réflectance. Les valeurs de réflectance et de transmittance dans le *PAR* pour les feuilles du cultivar X3305 ont été systématiquement plus faibles que celles des autres

cultivars, qu'il s'agisse de feuilles de lumière ou de feuilles d'ombre. Ceci est en adéquation avec les résultats d'épaisseur foliaire supérieure observés précédemment pour ce cultivar.

Pour chaque cultivar, les données de réflectance et de transmittance ont été moyennées dans le *PAR* et dans le *NIR* pour être utilisées comme paramètres d'entrée du modèle RATP (chapitre IV).

E. Conclusions

Les résultats présentés dans ce chapitre ont mis en évidence l'existence au niveau foliaire de quelques différences entre génotypes à la fois structurelles mais surtout fonctionnelles. Ces différences sont prises en compte dans l'étude de la variabilité interspécifique du fonctionnement à l'échelle de la branche fruitière qui sera présentée dans le chapitre IV. D'une part, les différences structurelles constatées seront mises en relation avec les capacités d'interception lumineuse des arbres. D'autre part, les différences fonctionnelles seront prises en considération par une paramétrisation spécifique pour chaque cultivar du modèle RATP.



- Chapitre IV -

Comparaison des capacités d'interception lumineuse et des échanges gazeux de 4 cultivars de pommier par l'utilisation d'un modèle structure-fonction

IV. Comparaison des capacités d'interception lumineuse et des échanges gazeux de 4 cultivars de pommier par l'utilisation d'un modèle structure-fonction

A. Introduction

Le principal objectif de ce chapitre est de comparer les 4 cultivars de pommier en termes d'interception lumineuse, de capacités d'acquisition de carbone et de transpiration à l'échelle intégrée de la branche. Le modèle RATP, qui couple une composante fonctionnelle avec une composante géométrique spécifique pour chaque cultivar, procède à l'estimation de variables de sortie qui permettent l'exploration de la variabilité intra- et inter-variétale de l'interception du rayonnement et des échanges gazeux de leur système aérien.

Dans un premier temps, cette analyse s'est appuyée sur la construction de maquettes architecturales. Pour chaque arbre, une maquette du feuillage a été obtenue par l'association entre, d'une part, les feuilles digitalisées individuellement (*cf.* chapitre II), et d'autre part les feuilles du reste de l'arbre, obtenues par une méthode de reconstruction basée sur des relations d'allométrie foliaire et raméale. L'évaluation de la qualité des reconstructions sera présentée pour chacun des cultivars dans ce chapitre. Sur la base des maquettes des arbres, l'application *VegeSTAR* a permis d'appréhender l'efficacité d'interception du rayonnement diffus par composante de végétation et par cultivar.

Dans un deuxième temps, ce chapitre présente un couplage entre l'architecture des arbres et les paramètres de fonctionnement foliaire. Pour cela, nous avons utilisé un modèle de type structure – fonction : le modèle RATP (Rayonnement Absorbé, Transpiration et Photosynthèse, (Sinoquet *et al.*, 2001)) pour permettre un passage de l'échelle foliaire à l'échelle branche fruitière et faciliter ainsi la comparaison des variétés. Ce chapitre présente d'une part les estimations de l'interception qui seront comparées à celle calculées avec le logiciel *VegeSTAR* afin d'appréhender l'impact d'une simplification de la prise en compte de la géométrie du couvert sur ces estimations. Ces données à l'échelle du voxel sont également mises en relation avec l'architecture par la prise en compte de la densité de surface foliaire par voxel. Par ailleurs, les estimations d'échanges gazeux obtenues avec le modèle RATP sont confrontées à des mesures expérimentales. Enfin, ce chapitre présente une analyse de sensibilité du modèle, réalisée en faisant varier un à un les différents paramètres ou variables d'entrée pour analyser leurs effets sur les variables de sortie estimées.

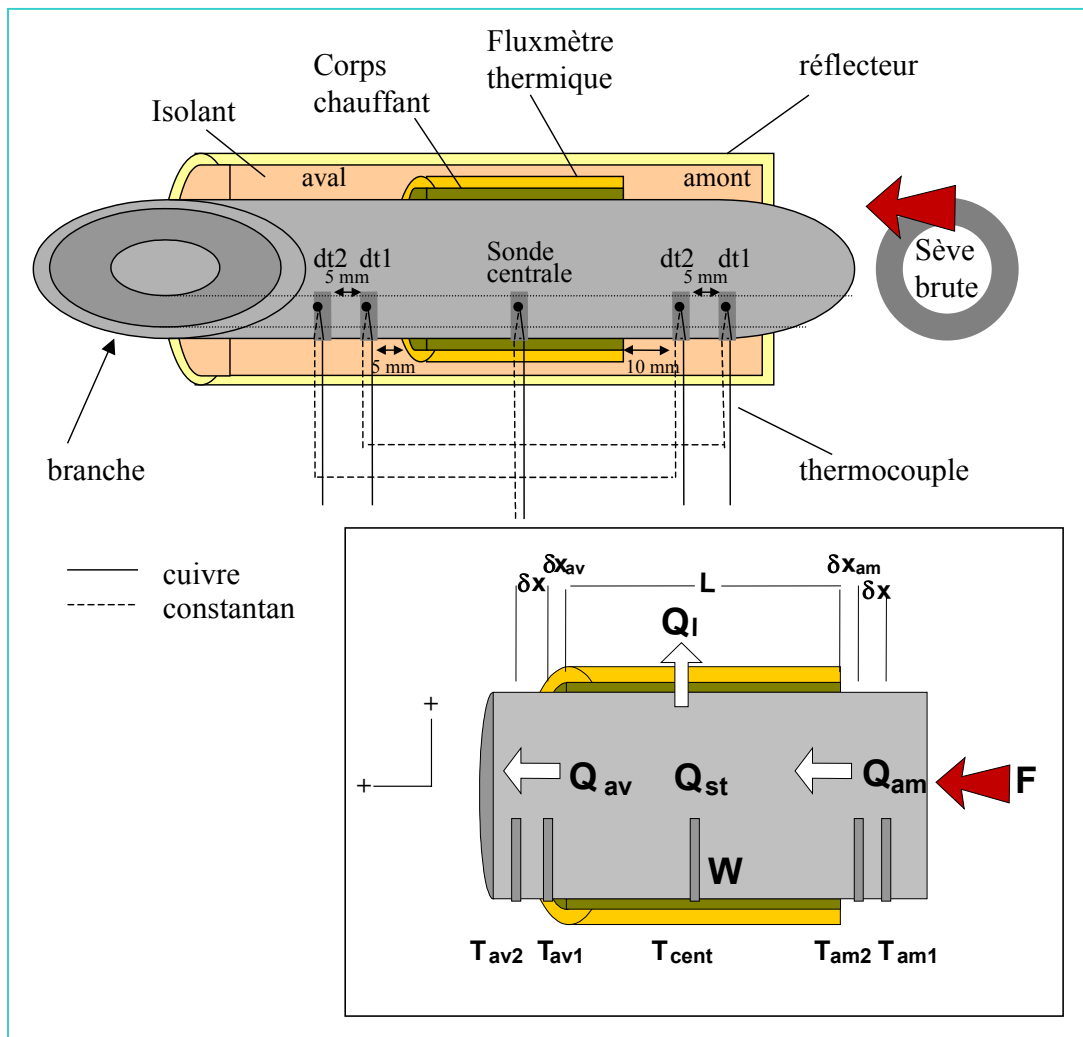


Figure IV.1. Schéma d'un capteur de flux de sève positionné à la base d'une branche, utilisant la méthode du bilan de chaleur (Valancogne et Nasr, 1989).

B. Matériel et méthodes

1. Mesures fonctionnelles à l'échelle intégrée de la branche fruitière

a. Transpiration

La transpiration a été estimée en 2001 et 2002 par des mesures de flux de sève réalisées à l'aide de capteurs placés à la base des branches. Une première série de mesures sur quelques journées consécutives a été effectuée au cours de l'été 2001 sur 2 branches d'un arbre de la variété Fuji et deux branches d'un arbre de la variété Braeburn. Pour chacun de ces arbres, les deux branches ont été choisies en situations opposées (*i.e.* orientations est et ouest) et situées assez hautes lorsque cela était possible de manière à limiter au maximum l'ombrage résultant du reste de la couronne qui n'était pas pris en compte dans la digitalisation cette année là. En 2002, les mesures ont été conduites sur 2 branches par cultivar situées sur 2 arbres différents, donc au total sur 8 arbres différents pour les 4 cultivars. Les branches des cultivars Fuji et Braeburn étaient orientées à l'est et celles des cultivars Ariane et X3305 au sud.

Les mesures de flux de sève ont utilisé la méthode du bilan de chaleur (Valancogne et Nasr, 1989). Le principe de cette méthode est de mesurer les pertes de chaleur par conduction thermique à partir d'une source de chaleur délivrant une quantité d'énergie connue. On peut ainsi déterminer le flux de chaleur transporté par convection par la sève, et en déduire le flux xylémien. Chaque capteur comporte 5 sondes de température : 2 sondes dt1 (une en amont et une en aval), 2 sondes dt2, et une sonde centrale (Fig. IV.1). Ces sondes de température sont positionnées radialement sur une même génératrice longitudinale à 4mm d'épaisseur dans la branche. La branche est entourée d'un manchon chauffant exactement adapté à son diamètre. Ce manchon est réalisé avec une résine souple permettant d'emprisonner une résistance de constantan qui constitue la source de chaleur. Cette résistance est alimentée par une tension réglable afin de moduler l'intensité du chauffage ; elle délivre une puissance de chauffage W . De ce manchon résultent des flux de chaleurs (Fig. IV.1) : par conduction suivant l'axe du bois vers l'amont (Q_{am}), vers l'aval (Q_{av}), radialement vers l'air environnant (Q_l) et stocké (Q_{st}) ; par convection (Q_s). Le débit de sève F est proportionnel à Q_s . Les flux de chaleur radiaux vers l'air environnant sont mesurés par un fluxmètre thermique. Celui-ci est formé d'une bande de silicone sur laquelle sont montés en série de part et d'autre des thermocouples

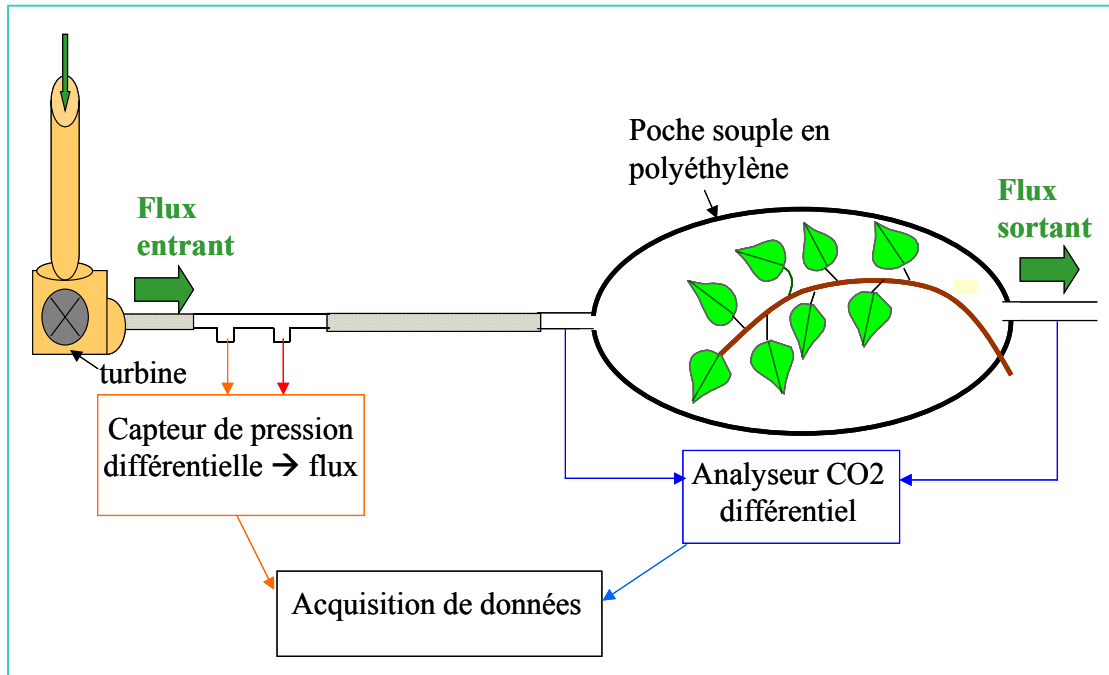


Figure IV.2. Schéma du système de mesure de photosynthèse de branche utilisé en 2002, d'après la méthode branch bags (Daudet, 1987)

permettant de mesurer les différences de température entre l'intérieur et l'extérieur de la bande.

Les flux de sève sont calculés par l'équation générale suivante :

$$F \propto Q_s = W - (Q_{av} - Q_{am}) - Q_l - Q_{st} \quad (IV.1)$$

Les données de températures ont été enregistrées tous les 15 secondes, puis moyennées toutes les 600 secondes par une centrale d'acquisition de données (Campbell, CR10X) couplée à un multiplexeur à relais (Campbell, AM416).

Ces mesures constituent des jeux de données expérimentales qui vont être confrontés aux valeurs de transpiration issues du modèle RATP afin de pouvoir valider les estimations réalisées.

b. Assimilation carbonée

Un système de « branch bags » (Daudet, 1987) a été construit au laboratoire (Fig. IV.2). Ce système comprend une poche en polyéthylène de 50 μ m d'épaisseur, atténuant très peu l'intensité lumineuse, et entourant la branche soumise à la mesure d'échanges gazeux. Une turbine prélève de l'air au-dessus du verger et l'achemine par un tuyau en PVC jusque dans la poche d'assimilation. Le débit d'air est ajustable (de 10 à 45 m³ h⁻¹) grâce à une tension d'alimentation réglable. Le tuyau d'alimentation comporte un organe déprimogène Annubar Model GHNT (Dieterich Standard, Inc.) relié à un capteur de pression différentielle (3051C, Fisher-Rosemount MFG GmbH) qui permet de connaître à tout instant par calcul, le débit de l'air circulant dans le système. Un analyseur de CO₂ à infrarouge (ADC LCA2) assure la mesure différentielle de la teneur en CO₂ à l'entrée et à la sortie de la poche (circuit ouvert).

La valeur du débit est très importante pour la mesure, car elle doit être ajustée en fonction de la surface foliaire. En effet si le débit d'air est trop faible, le différentiel de CO₂ est trop fort et la valeur de la photosynthèse sort de la gamme de linéarité. De plus, il y a un risque d'échauffement de l'air. Au contraire, si le débit est trop fort, le Δ CO₂ est trop faible pour être mesuré avec précision.

Un ventilateur a été ajouté dans la poche de manière à homogénéiser l'air. Le calcul de la photosynthèse nette de la branche (A_n , μ mol CO₂ m⁻² s⁻¹) se fait à partir du débit dans le système et de la différence de concentration en CO₂ entre l'entrée et la sortie de la poche par l'équation suivante :

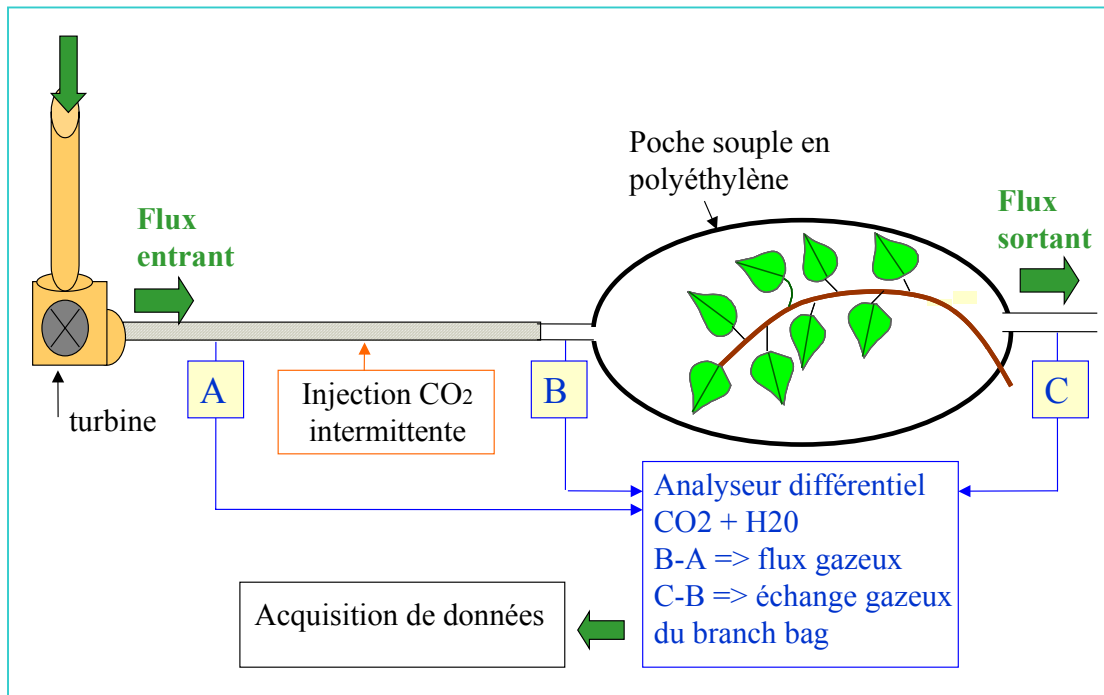


Figure IV.3. Schéma du système de mesure des échanges gazeux de branche utilisé en 2003 (Montage de Adam et Daudet, 2001)

$$A_n = k [(CO_2E - CO_2S) D] / S \quad (IV.2)$$

Où CO_2S ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) correspond à la concentration en CO_2 à la sortie de la poche, CO_2E à la concentration en CO_2 à l'entrée de la poche, D ($\text{m}^3 \text{h}^{-1}$) au débit d'air envoyé dans la poche, et S (m^2) à la surface foliaire totale de la branche mesurée. La valeur k assure l'homogénéité de l'équation aux dimensions, et prend en compte la température de l'air.

Ces mesures ont été réalisées en 2002 sur une branche par arbre d'orientation Est (la même branche que celle ayant fait l'objet des mesures de flux de sève) sur deux arbres différents pour chacun des cultivars Fuji et Braeburn. Les valeurs issues de ces mesures ont été confrontées aux sorties du modèle RATP concernant la partie photosynthèse afin de pouvoir valider les estimations réalisées.

En 2003, un dispositif plus performant, construit par l'équipe du PIAF de Clermont-Ferrand (F.A. Daudet et B. Adam) a été utilisé (Fig. IV.3). Il a permis de mesurer la transpiration et la photosynthèse sur plusieurs branches simultanément. Dans ce système, les branches ont été enfermées dans des poches en polyéthylène de $50\mu\text{m}$ d'épaisseur, gonflées par des turbines qui pompent l'air externe à un débit variant entre 20 à $45 \text{m}^3 \text{h}^{-1}$. Les mesures *in situ* de transpiration et photosynthèse ont été obtenues par des mesures des échanges de CO_2 et de vapeur d'eau des branches en circuit ouvert multi-voies. Le débit est mesuré par la méthode de dilution (Daudet, 1987) : de brèves et intermittentes micro-injections de CO_2 sont réalisées grâce à un débit-mètre massique et les mesures différentielle de teneur en CO_2 permettent le calcul du flux d'air dans chaque poche. Les différences de concentrations de CO_2 et d' H_2O entre l'entrée et la sortie de la poche ont été mesurées par des analyseurs de gaz. Les données sont enregistrées sur un ordinateur portable toutes les 3 minutes, temps nécessaire à la stabilisation des mesures.

Ce système a été utilisée sur deux branches par arbre d'orientation sud-est et sud-ouest sur deux arbres différents pour chacun des cultivars Ariane et X3305.

2. Méthode de reconstruction du feuillage

Le feuillage des rameaux digitalisé de manière simplifiée (*cf.* chapitre II) a été reconstruit *a posteriori* en utilisant le programme 'Makepom' écrit sous Fortran 90 (Sinoquet, communication personnelle). Ce programme s'appuie sur les paramètres des relations d'allométrie établies à l'échelle du rameau et de la feuille (*cf.* chapitre II) et sur une série d'hypothèses simplificatrices qui sont : une surface foliaire identique quel que soit le rang de

la feuille sur l'axe qui le porte, une longueur constante des entre-nœuds et une absence de pétiole, ceux-ci étant ajoutés a posteriori (*cf. infra*).

Makepom s'appuie sur deux fichiers d'entrée :

➤ Le premier contient une description des coordonnées de la base (X_B , Y_B et Z_B) et du sommet (X_S , Y_S et Z_S) de chaque rameau, permettant ainsi de calculer la longueur des rameaux (L_r) suivant l'équation :

$$L_r = \sqrt{(X_S - X_B)^2 + (Y_S - Y_B)^2 + (Z_S - Z_B)^2} . \quad (\text{IV.3})$$

➤ Le second est un fichier 'paramètre' composé des paramètres des relations d'allométrie foliaire et raméale, spécifique de chaque type de rameau pour chaque cultivar, obtenues sur la base des données de digitalisation foliaire détaillée des branches (*cf. chapitre II*). D'autre part, afin d'obtenir une orientation réaliste des feuilles reconstruites, pour le roulis et l'élévation, les distributions de surface foliaire en fonction des classes d'angle présentées dans le chapitre II, ont été utilisées pour chaque type de rameau et chaque cultivar. La loi de distribution de la surface foliaire en fonction de la classe d'azimut, qui est uniforme, n'a pas été prise en compte dans le programme 'Makepom'. Un tirage aléatoire dans cette distribution a donc été réalisé.

Le programme 'Makepom' permet de définir pour chaque feuille : ses coordonnées (X , Y , Z), son orientation (A , B , C) et ses dimensions (L_f , l_f). Ceci permet donc l'obtention de maquette représentant les feuilles de l'arbre et donc une meilleure appréhension du microclimat lumineux au sein de la couronne de l'arbre.

3. Estimation sur les maquettes

a. Estimation de l'interception du rayonnement par le STAR avec le logiciel VegeSTAR

Le programme 'Makepom' génère un fichier de sortie dont la configuration lui permet d'être utilisé directement par VegeSTAR V2 (Adam *et al.*, 2000). Ce fichier comprend une ligne pour chaque feuille virtuelle, avec les attributs suivants: la longueur, la largeur et l'épaisseur (valeur 1 par défaut), les coordonnées (X , Y et Z), les orientations (angles d'Euler modifiés pour tenir compte de l'inversion de l'orientation des feuilles lors de la digitalisation : $C * (-1)$; $B * (-1)$; et $A + 180^\circ$). Il comprend aussi une série de 3 valeurs comprises entre 0 et 255 combinant une part de rouge, de vert et de bleu, définissant ainsi une fausse couleur pour

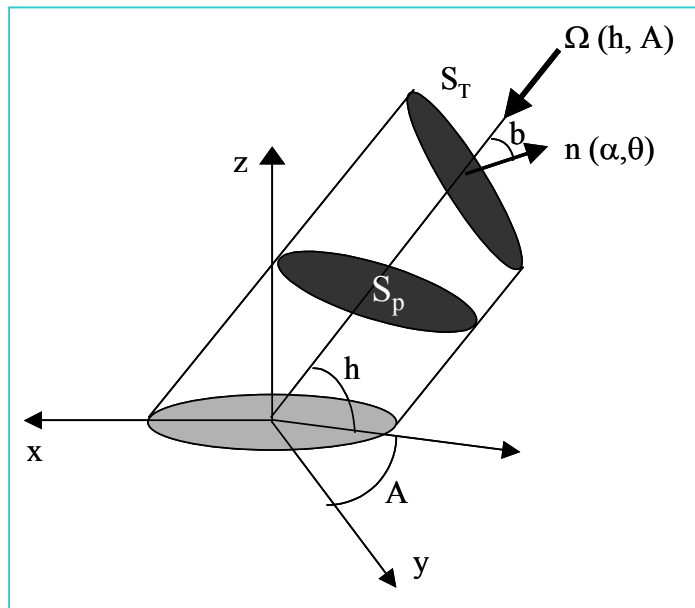


Figure IV.4. Principe de calcul du paramètre Silhouette to Total leaf Area Ratio (STAR). Ω : rayon incident d'élévation h et d'azimut A ; n : rayon rediffusé d'élévation α et d'azimut θ ; b : angle de rediffusion ; S_p : surface projetée perpendiculairement au rayon incident et S_T : surface foliaire totale.
(D'après Adam et al, 2004)

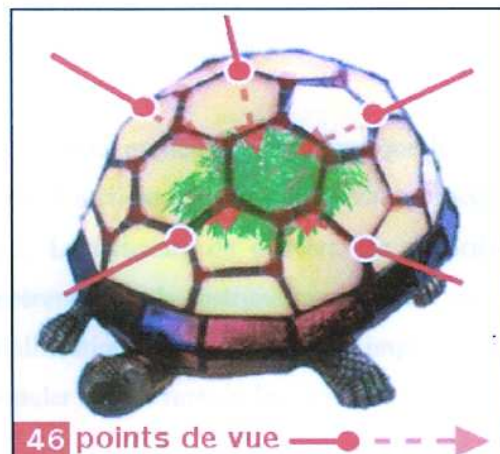


Figure IV.5. Discrétisation de la voûte céleste en 46 directions de rayonnement incident ('Turtle sky')
(D'après Kulandaivelu, 2001)

chaque élément du feuillage. Par ces couleurs, certains organes peuvent être distingués dans la scène, afin de calculer leurs propriétés d'interception lumineuse. VegeSTAR, dans sa version 2, permet de visualiser la scène 3D correspondant aux feuilles des arbres en utilisant un autre fichier d'entrée qui définit une forme polygonale de feuille basée sur les relations d'allométrie entre S_{fl} et L_f et l_f , et prenant en compte une longueur moyenne de pétiole déterminée pour chaque cultivar par une série de mesures indépendantes. VegeSTAR permet à partir de cette description précise de la canopée de calculer le paramètre Silhouette to Total Area Ratio (STAR ; (Oker-Blom et Smolander, 1988)) de la scène (Fig. IV.4). Le rayonnement incident est séparé en diffus et direct. L'éclairement diffus émane de la voûte céleste, et par simplification celle-ci est discrétisée en 46 pentagones et hexagones de taille égale (Fig. IV.5) : on parle de 'Turtle Sky' (Den Dulk, 1989). Chaque polygone possède une normale descendante correspondant à une direction incidente unique de rayonnement. Un lancer de rayon dans les 46 directions a été réalisé sur l'arbre de manière à calculer le STAR moyen de l'arbre, grâce à une pondération de type Standard Over Cast (SOC) dans laquelle le rayonnement dépend seulement de l'élévation (Moon et Spencer, 1942) cité par (Sinoquet *et al.*, 1998). La rediffusion du rayonnement est négligée, ce qui affecte peu le bilan radiatif dans les domaines spectraux où l'absorption par les feuilles est élevée (le PAR notamment). Le STAR moyen correspond à la moyenne des surfaces projetées du feuillage par rapport à la surface foliaire réelle pour ces 46 directions de rayonnement incident selon l'équation suivante :

$$STAR = \frac{\sum_{i=1}^{46} \alpha_i \times (SF \cdot \text{éclairée})_i}{S_t} = \frac{\sum_{i=1}^{46} \alpha_i \times (S_p)_i / \sin(h_i)}{S_t} \quad (IV.4)$$

Où α_i est le coefficient de pondération SOC pour la direction i , $(SF \text{ éclairée})_i$ est la surface foliaire éclairée par un faisceau de lumière de direction i , $(S_p)_i$ est la surface foliaire projetée perpendiculairement à la direction i , h_i est l'élévation de la direction i du rayonnement incident et S_t la surface foliaire totale. Le calcul du STAR est basé sur un rayonnement directionnel : la surface foliaire, vue d'un point représentant la source de rayonnement, est la surface projetée qui est éclairée par cette source de rayonnement et qui intercepte la lumière. Le nombre de pixels de chaque couleur « vu » depuis le point source peut être calculé.

Pour chaque branche digitalisée feuille à feuille en 2002 et 2003 (*cf.* chapitre II), la surface foliaire et le STAR moyen de chaque type de rameau ont été calculés ainsi que la

contribution du STAR de chaque type de rameau au STAR total de la branche. Le STAR moyen par branche a également été calculé.

D'autre part, les feuilles dont le fonctionnement stomatique et photosynthétique a été mesuré avec le dispositif de mesure des échanges gazeux Licor 6400 ont été digitalisées, puis prélevées afin de déterminer leur teneur en azote surfacique N_a . Connaissant la position de ces feuilles dans la maquette, leur STAR a pu être calculé avec le logiciel VegeSTAR. Le PAR intercepté par ces feuilles a été obtenu en multipliant leur valeur individuelle de STAR par le PAR incident moyen cumulé par jour sur une période de 15 jours avant leur mesure. La relation entre le PAR intercepté et la valeur de N_a a ainsi pu être établie afin d'être utilisée dans le modèle RATP (*cf. infra*).

b. Estimation de l'interception du rayonnement, de la transpiration et de la photosynthèse des branches par le modèle RATP

Le modèle RATP (Rayonnement Absorbé, Transpiration et Photosynthèse) s'appuie sur différents paramètres d'entrées décrivant la géométrie du couvert et le fonctionnement foliaire et calcule une estimation du rayonnement intercepté par la canopée, de sa transpiration et de sa photosynthèse. Ce paragraphe de présentation du modèle RATP rappelle les principales hypothèses et équations utilisées par le modèle. Celui-ci est présenté de manière plus détaillée en annexe 1. Les paramètres du modèle utilisés dans ce chapitre sont récapitulés en annexe 2.

➤ *Description des fondements et des paramètres d'entrée du modèle RATP*

Le modèle RATP comprend 10 modules:

- un module de description de la géométrie du couvert:

Les données de géométrie de l'arbre constituent l'un des paramètres d'entrée du modèle et sont consignées dans un fichier digital3d.xxx. Elles ont été acquises selon la procédure de digitalisation des arbres présentée dans le chapitre II et de reconstruction du feuillage présentée ci-dessus (§ IV.B.2). Pour chaque arbre et chaque année, une à deux branches par arbre ont été digitalisées feuille à feuille afin de faire l'objet des analyses par le modèle RATP, tandis que le reste de l'arbre (en partie ou en totalité selon les cultivars et les années) était digitalisé de manière simplifiée puis reconstruit.

Le modèle RATP s'appuie sur un jeu de données de digitalisation foliaire décrivant les coordonnées X, Y et Z de la position centrale de chaque feuille, pour chaque composante de végétation. Cette position a été estimée par les équations suivantes :

$$X_{\text{centre}} = X + L/2 \cos(\text{azimut}) \cos(\text{elevation}) \quad (\text{IV.5})$$

$$Y_{\text{centre}} = Y + L/2 \sin(\text{azimut}) \cos(\text{elevation}) \quad (\text{IV.6})$$

$$Z_{\text{centre}} = Z + L/2 \sin(\text{elevation}) \quad (\text{IV.7})$$

où X, Y et Z correspondent aux coordonnées de la jonction limbe – pétiole de chaque feuille de chaque composante de végétation, et L à la longueur de la feuille digitalisée. Pour les feuilles reconstruites, une longueur moyenne de pétiole a été ajoutée à chaque feuille ($L/2 + L_{\text{pétiole}}$).

Le modèle peut prendre en considération plusieurs composantes de végétation : soit plusieurs branches (notre cas), soit plusieurs arbres ou plusieurs espèces, en fonction des objectifs recherchés.

- un module de description de la grille:

Le modèle utilise les données du fichier digital.xxx et redistribue la surface foliaire dans des cellules appelés voxels. Chaque cellule est donc caractérisée par une densité de surface foliaire pour chaque composante de végétation. La simplification introduite par le modèle consiste ici à considérer le feuillage comme un milieu turbide. Le choix de la taille des voxels est paramétrable et dépend du volume de l'arbre étudié et du degré de précision souhaité pour l'étude des processus. Il résulte d'un compromis entre un degré de précision suffisamment élevé des estimations et un temps de calcul raisonnable par le modèle. Dans notre étude, la taille des voxels a été fixée à 15cm d'arête, correspondant à une longueur moyenne des rameaux de pommier d'âge adulte. Le choix de la taille de la grille (déterminé par le nombre de voxels) est fonction des distances inter-arbres et inter-rangs des arbres du verger puisque plusieurs grilles peuvent être juxtaposées. La grille de cellules 3D prend également en considération la surface de sol que l'arbre recouvre pour en tenir compte dans les échanges de rayonnement. Les paramètres de construction et d'orientation de la grille sont consignés dans un fichier grid3d.xxx. Lorsque le modèle effectue des estimations, il crée un fichier leafarea.xxx qui peut également servir de fichier d'entrée de description de la structure du couvert. Ce fichier est constitué de données à l'échelle du voxel précisant son numéro, ses

coordonnées x , y , z dans la grille, la densité de surface foliaire qu'il contient par composante de végétation et sa teneur surfacique moyenne d'azote foliaire.

Ces données permettent donc d'avoir accès à une estimation de la distribution par voxel dans l'arbre de la densité de surface foliaire et de la teneur en azote surfacique foliaire qui est elle-même directement dépendante de la capacité d'interception lumineuse. Ces deux variables ont donc été comparées entre les 4 cultivars afin d'être reliées aux comparaisons des caractéristiques architecturales présentés dans le chapitre II.

- un module 'skyvault'.

Il s'agit d'un fichier d'entrée du modèle contenant la description d'une voûte céleste discrétisée en 46 angles solides (turtle skye) caractérisés par leur direction centrale. Ce fichier précise l'élévation et l'azimut du soleil pour chacune de ces directions, l'angle du rayon et la proportion de rayonnement rediffusé.

- un module 'vegetation type':

Ce fichier d'entrée du modèle dénommé xxx.veg a pour but de décrire les propriétés physiques et physiologiques de chaque composante de végétation, dont certaines ont été présentées dans le chapitre III.

Il comprend une description de la distribution des angles d'inclinaison de la normale des feuilles, c'est à dire la proportion de surface foliaire dans chaque classe d'inclinaison (9 classes de 10° allant de 0 à 90°). L'inclinaison de la normale est calculée pour chaque feuille par l'équation suivante:

$$I_n = \text{Arccos}(\cos(\text{roulis}) * \cos(\text{élévation})) \quad (\text{IV.8})$$

Dans cette équation, le roulis et l'élévation sont exprimés en radians. Le module végétation intègre également les propriétés optiques des feuilles (*cf.* chapitre III.D) sur la base de la moyenne de leur réflectance et de leur transmittance dans le *PAR* et dans le *NIR*.

Les paramètres de la relation entre la vitesse du vent (W_s , m s^{-1}) et la résistance de couche limite (g_a , m s^{-1}), qui sont considérés comme ayant peu d'effet sur les estimations de transpiration et de photosynthèse (Daudet *et al.*, 1999), ont été repris à partir de ceux du noyer (Le Roux *et al.*, 1999a). La relation est la suivante :

$$g_a = a W_s + b \quad (\text{IV.9})$$

Ce fichier comporte aussi les paramètres de 2 sous-modèles qui ont été présentés dans le chapitre IV :

i) le modèle biochimique de photosynthèse de Farquhar (Farquhar *et al.*, 1980)

$$A_n = [1 - (0.5O)/(\tau C_i)] \min\{W_c, W_j\} + R_d \quad (IV.10)$$

(*cf.* annexe 1 pour les détails de cette équation)

Dont les paramètres sont :

$$J_{\max} = a_J N_a + b_J \quad (IV.11)$$

$$V_{c\max} = a_V N_a + b_V \quad (IV.12)$$

$$R_d = a_R N_a + b_R \quad (IV.13)$$

Ces paramètres ont été présentés dans le chapitre III et sont récapitulés en annexe 2 .

ii) le modèle de conductance stomatique de Jarvis (Jarvis, 1976)

$$g_{sw} = g_{sw\max} \cdot f_1(PAR) \cdot f_2(T_1) \cdot f_3(VPD) \cdot f_4(C_a) \cdot f_5(\Psi_1), \quad (IV.14)$$

où

$$f_1(PAR) = (a_p PAR + b_p) / (c_p PAR + d_p) \quad (IV.15)$$

$$f_2(T_1) = a_T T_1^2 + b_T T_1 + c_T \quad (IV.16)$$

$$f_3(VPD) = 1 \text{ si } VPD < \text{seuil} ; \text{ et } f_3(VPD) = a_D VPD + b_D, \text{ si } VPD > \text{seuil} \quad (IV.17)$$

La valeur du seuil est fixée comme paramètre dans le modèle.

$$f_4(C_a) = a_C C_a^2 + b_C C_a + c_C \text{ (non prise en compte dans notre étude)} \quad (IV.18)$$

f_5 n'a pas été prise en compte dans cette étude car les arbres étaient en conditions hydriques supposées non limitantes puisque les vergers étaient irrigués.

$$g_{sw\max} = a_G N_a + b_G \quad (IV.19)$$

Ces différents paramètres ont été présentés au chapitre III et sont récapitulés en Annexe 2.

- un module de micro-météorologie :

Ce fichier d'entrée (mmeteo.xxx) est constitué des valeurs d'une série de variables environnementales pendant la période où les estimations sont réalisées. Il comprend la date (n° jour julien), l'heure, le rayonnement dans le *PAR* direct ($W\ m^{-2}$), le *PAR* diffus ($W\ m^{-2}$), le *NIR* direct ($W\ m^{-2}$), le *NIR* diffus ($W\ m^{-2}$), le rayonnement atmosphérique ($W\ m^{-2}$), la température du sol et de l'air ($^{\circ}C$), la pression partielle de vapeur d'eau de l'air (E_{air} en Pa), la pression partielle de CO_2 dans l'air (Pa) et la vitesse du vent ($m\ s^{-1}$).

Les paramètres de température (T_{air}), d'humidité (HR) de l'air et de rayonnement ont été enregistrés en continu pendant toute la saison de végétation par des capteurs positionnés dans les parcelles expérimentales. Les données de température et d'humidité de l'air ont été mesurées par une sonde Vaisala HMP45C (Campbell Scientific), les données de rayonnement net direct (R_n) par un capteur Skye (Campbell Scientific) et les données de rayonnement net diffus (R_{nd}) par un capteur Solems protégé du rayonnement direct au moyen d'un anneau équatorial. L'ensemble de ces données a été enregistré au pas de temps de 10 minutes par une centrale d'acquisition de données CR10X (Campbell Scientific Inc.). Le rayonnement direct dans le *PAR* (PAR , en $W\ m^{-2}$) a été calculé par l'équation: $PAR = 0.48 R_n / 2.02$, le rayonnement direct dans le *NIR* (NIR , en $W.m^{-2}$) par l'équation: $PAR = 0.52 R_n / 2.02$. Pour des raisons expérimentales, les données locales de rayonnement diffus dans le *PAR* et dans le *NIR* n'ont pas pu être utilisées en 2002 et 2003. Elles ont été estimées à hauteur de 20% du *PAR* direct et du *NIR* direct (Rambal, communication personnelle), ce qui correspond à ce que l'on rencontre lors de journées pleinement ensoleillées, conditions souvent observées lors de nos expérimentations. La température du sol (T_{sol}) a été estimée comme identique à la température de l'air (T_{air}), et la pression partielle de CO_2 dans l'air a été considérée comme constamment égale à 35 Pa. La pression partielle de vapeur d'eau dans l'air (E_{air} , Pa) a été calculée selon l'équation de Tetens, (1930) :

$$E_{air} = 610.78 \exp\left(\frac{17.27 T_{air}}{237.2 + T_{air}}\right) \frac{HR}{100} \quad (IV.20)$$

Les données de vitesse du vent sont des données acquises par la station météorologique de l'aéroport de Fréjorgues, située à moins de 1 km de nos parcelles. Le rayonnement atmosphérique a été considéré comme constant au verger à une valeur de $350\ W\ m^{-2}$.

- un module 'dir interception'

Ce module a pour but de calculer l'interception du rayonnement direct pour chaque composante de végétation. Il permet donc d'avoir accès aux valeurs de *STAR* par la résolution de l'équation du bilan radiatif. Pour le rayonnement direct, la source est le ciel, et les récepteurs sont le sol et les feuilles. Pour les rayons réfléchis, les sources sont le sol, et les feuilles et les récepteurs, le sol, les feuilles et le ciel. Les coefficients d'échange sont calculés selon la loi de Beer-Lambert pour chaque voxel traversé par les rayons au sein de la maquette. Une option permet de préciser si une scène est constituée d'un arbre isolé ou d'un ensemble de grille juxtaposées.

- un module 'hemi interception'

Ce module a pour but de calculer l'interception des rayonnements hémisphériques par la somme des interceptions directionnelles calculées par le module 'dir interception'.

- un module 'shortwave balance'

Ce module calcule le bilan radiatif pour les courtes longueurs d'onde. Il dépend des propriétés optiques des feuilles et des rayonnements direct et diffus dans le *PAR* et dans le *NIR*, et des échanges hémisphériques calculés dans le module 'hemi interception'.

- un module bilan d'énergie :

Il s'appuie sur l'équation suivante :

$$Rn_{jk} - H_{jk} - E_{jk} = 0 \quad (IV.21)$$

Où Rn_{jk} est le rayonnement net, H_{jk} et E_{jk} sont les flux de chaleur sensible et latente pour la composante de végétation j et pour la cellule 3D k .

Ce module permet le calcul de la transpiration, de la conductance stomatique et de la température de feuille en fonction des données micrométéorologiques, des données calculées par les modules 'hemi-interception' et 'shortwave-balance'. Pour cela, le modèle RATP résout le bilan d'énergie de la surface foliaire éclairée et ombrée de chaque composante de végétation dans chaque voxel par un procédé itératif prenant en compte la température de feuille, le *VPD*, la conductance stomatique et le bilan radiatif.

- un module de photosynthèse

Ce module permet le calcul de la photosynthèse à partir du modèle de Farquhar en fonction des données micrométéorologiques, de la teneur en azote foliaire, de la température foliaire, de la concentration interne en CO_2 (C_i).

➤ La procédure d'utilisation du modèle

La version actuelle du modèle RATP fonctionne sous le langage Python. Lors d'une première étape, le modèle est utilisé afin de calculer le STAR par voxel et le STAR par branche (composante de végétation) en utilisant l'option 'arbre isolé' (Sinoquet, communication personnelle), ceci à partir du fichier digital.xxx comportant une valeur fixe de N_a pour toutes les feuilles (N_a n'intervenant pas dans le calcul du STAR).

A partir de la relation $PAR_i = f(N_a)$ (cf. résultats Fig. IV.17), la valeur moyenne de N_a par voxel est estimée et réattribuée à chaque voxel dans le fichier leafarea.xxx. Au cours de la seconde étape, le modèle utilise alors le fichier leafarea implémenté, afin de calculer la transpiration et la photosynthèse par branche en fonction des conditions météorologiques. L'option 'grilles juxtaposées' est utilisée afin de prendre en compte l'effet d'arbres voisins sur les estimations.

4. Evaluations des reconstructions et des estimations

a. Evaluation de la qualité des reconstructions du feuillage

Une partie des rameaux digitalisés feuille à feuille, et choisis au hasard pour chaque arbre pour chaque cultivar, n'a pas été prise en compte pour la détermination des paramètres des relations d'allométrie destinées à paramétrer Makepom. Ces rameaux ont été utilisés par la suite comme échantillon indépendant pour évaluer les reconstructions de Makepom. Pour certains types de rameaux très peu représentés dans les arbres, cet échantillonnage indépendant n'a pas pu être assuré ; la comparaison s'est alors appuyée sur les rameaux ayant servi au paramétrage. Pour chaque cultivar et pour chaque type de rameau, le nombre de feuilles, la surface foliaire, la surface foliaire interceptrice du rayonnement (p) et la valeur du STAR par rameau (les deux dernières variables étant calculées à partir du logiciel VegeSTAR) ont été comparés pour ces rameaux échantillons entre mesures et reconstructions. Les variables étudiées ont été divisées en classes, et les différences entre mesures et reconstructions ont été analysées par un test de Khi^2 portant sur l'effectif de rameaux par classe.

A l'échelle des branches, celles entièrement digitalisées feuille à feuille ont également été reconstruites avec le logiciel Makepom afin d'évaluer les maquettes à cette échelle. Le nombre de feuilles, la surface foliaire, la surface foliaire interceptrice et le STAR moyen par branche ont été comparés entre branches reconstruites et digitalisées par une ANOVA non paramétrique et un test de Kruskal-Wallis en raison du faible nombre de branches comparées par cultivar.

b. Evaluation des estimations du modèle RATP

Les évaluations des estimations du modèle par rapport aux mesures de transpiration et de photosynthèse à une échelle infra-horaire ont été réalisées grâce à la détermination de 3 paramètres :

- le paramètre racine de l'erreur quadratique moyenne ou 'Root Mean Squared Error' (RMSE):

$$\text{RMSE} = \sqrt{\sum_{i=1}^n (X_{Si} - X_{mi})^2 / n} \quad (\text{IV.22})$$

X_s = valeur estimée ; X_m = valeur mesurée. La valeur du RMSE permet d'évaluer l'écart global du modèle aux mesures

- le paramètre biais (b):

$$b = \sum_{i=1}^n (X_{Si} - X_{mi}) / n \quad (\text{IV.23})$$

n = nombre d'observations. Cette variable permet d'évaluer la sur- ou la sous-estimation du modèle.

- le paramètre 'Relative RMSE' (RMSER) :

$$\text{RMSER} = \text{RMSE} / \bar{y} \quad (\text{IV.24})$$

où \bar{y} est la valeur moyenne des observations.

Cette dernière variable permet une meilleure comparaison entre les différentes estimations car elle normalise les valeurs à comparer.

5. Analyse de sensibilité des estimations du rayonnement intercepté, de la transpiration et de la photosynthèse du modèle.

Le STAR des branches digitalisées feuille à feuille calculé avec le logiciel VegeSTAR a été confronté aux estimations de STAR effectuées par le modèle RATP afin de déterminer l'influence d'une simplification de la représentation de l'architecture des branches sur l'estimation de leur interception lumineuse.

D'autre part, l'analyse de sensibilité du modèle RATP a consisté à étudier l'effet relatif de modifications de différentes variables d'entrée sur les estimations, afin d'identifier celles dont le poids est prédominant vis à vis de la transpiration et de la photosynthèse. Ces analyses de sensibilité ont été réalisées sur l'arbre Braeburn 63 en 2002.

i) Dans un premier temps, l'analyse de sensibilité a été entreprise sur les variables d'entrée du modèle prises une par une : variables environnementales, variables physiques, variables physiologiques.

ii) Dans un deuxième temps, les caractéristiques architecturales ont été croisées avec les paramètres de fonctionnement foliaire entre les différents cultivars. Ainsi l'analyse a consisté à considérer d'une part l'effet des paramètres de fonctionnement d'autres cultivars, puis l'effet de l'absence d'une prise en compte du reste de l'arbre sur les estimations de transpiration et de photosynthèse d'une branche. Enfin, l'effet d'un changement de la structure foliaire de la branche au sein d'une même arbre a été analysé.

Ces analyses de sensibilité ont été réalisées sur une période de quelques journées consécutives. Les variations des estimations de transpiration et de photosynthèse suite aux modifications des variables d'entrée ont été quantifiées en pourcentage de variation par rapport à la situation initiale. Ce pourcentage de variation a été calculé sur les moyennes d'eau transpirée et de carbone assimilé par jour pendant les quelques journées consécutives analysées.

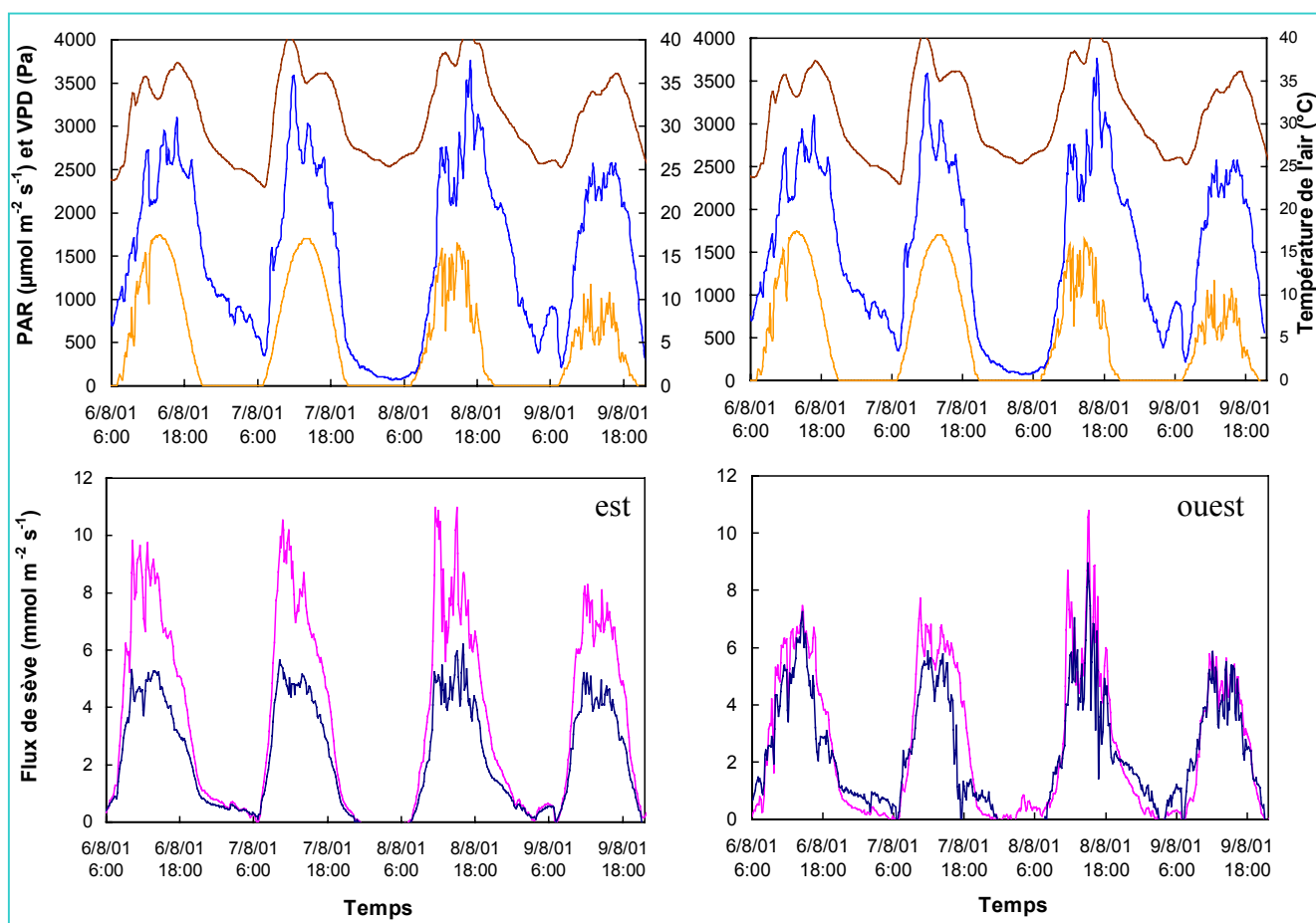


Figure IV.6. Suivi météorologique et mesures de flux de sève de 2 branches par arbre des cultivars Fuji (—) et Braeburn (—) pendant 4 journées consécutives au mois d'août 2001. Comparaison du comportement de branches orientées à l'est (gauche) et à l'ouest (droite). Variables environnementales mesurées : Rayonnement incident (PAR) (—), Température d'air (—), Déficit de pression de vapeur (VPD) (—).

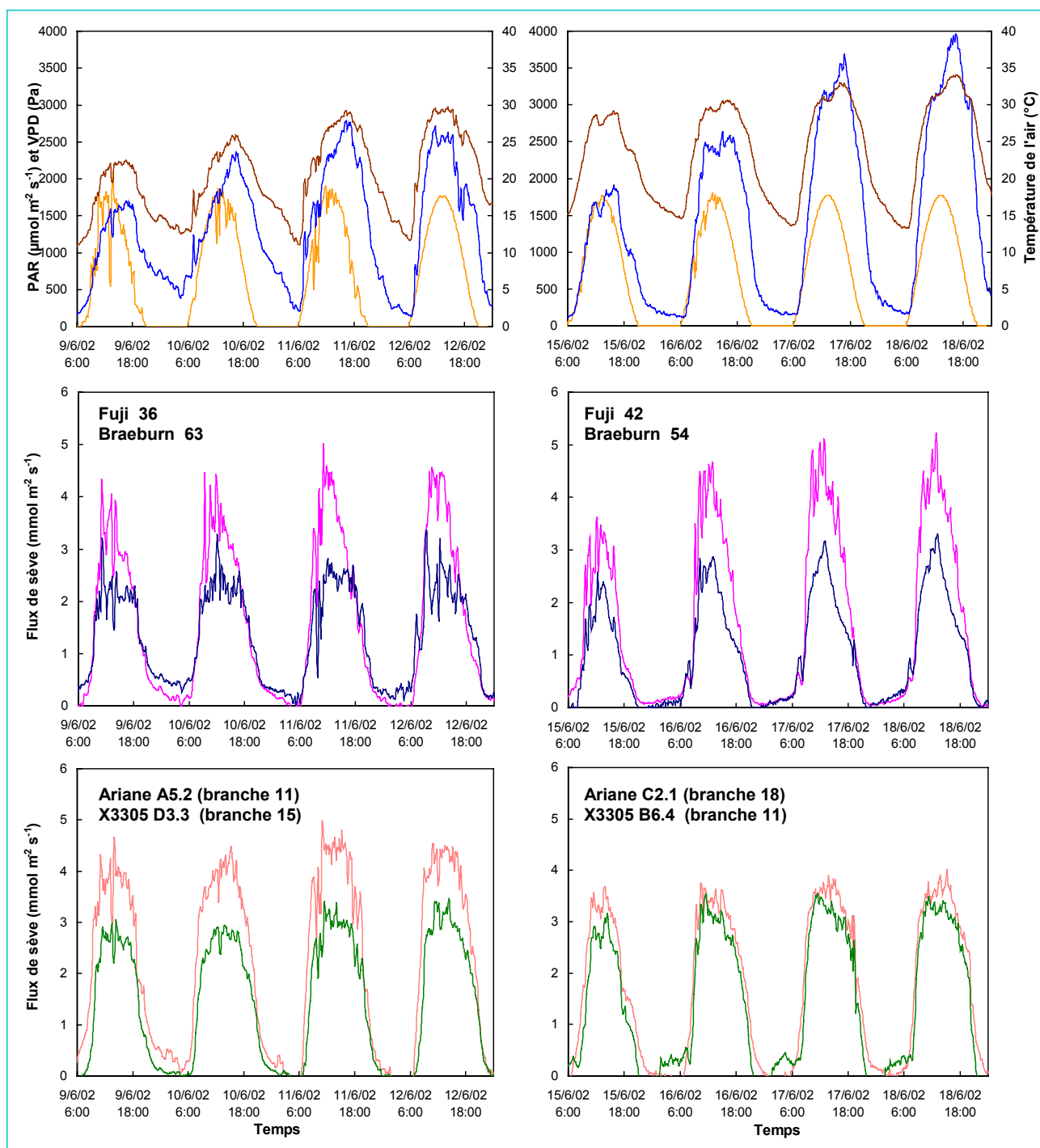


Figure IV.7. Suivi météorologique et mesures de flux de sève au cours de 4 journées consécutives au mois de juin 2002 d'une branche d'orientation Est sur 2 arbres pour les cultivars Fuji (—), Braeburn (—), et 2 branches d'orientation Sud pour les cultivars Ariane (—) et X3305 (—). Variables environnementales mesurées : Rayonnement incident (PAR) (—), Température d'air (—), Déficit de pression de vapeur (VPD) (—).

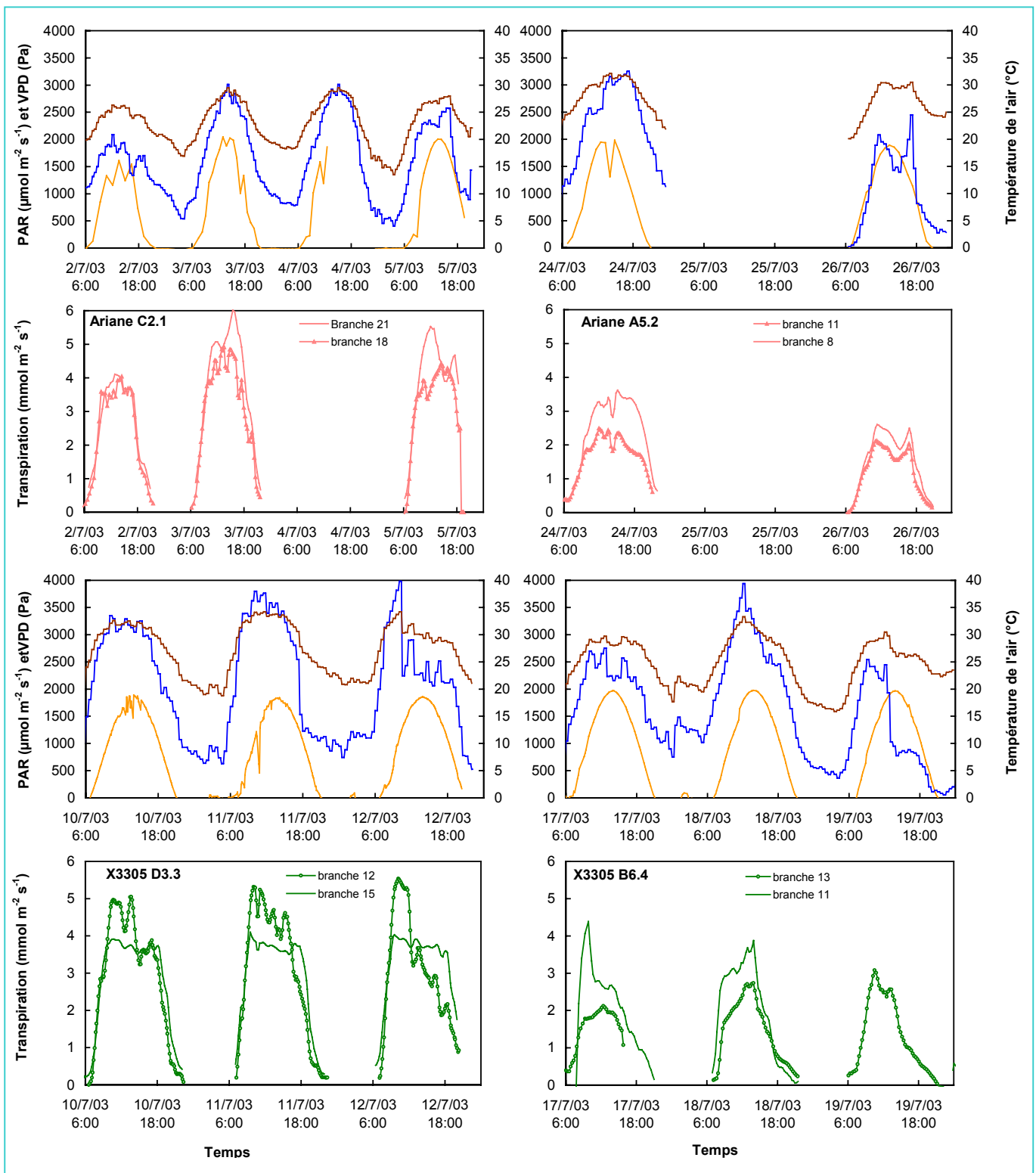


Figure IV.8. Suivi météorologique et mesures de transpiration au cours de plusieurs journées consécutives du mois de juillet 2003 pour 2 branches d'orientation Sud sur 2 arbres pour les cultivars Ariane (—) et X3305 (—).

Variables environnementales mesurées : Rayonnement incident (PAR) (—), Température d'air (—), Déficit de pression de vapeur (VPD) (—).

C. Résultats

1. Les échanges gazeux à l'échelle des branches

Des suivis de transpiration et/ou de photosynthèse de branches ont été réalisés sur plusieurs journées consécutives au cours de 3 années : sur des branches de Fuji et Braeburn en 2001, chez les 4 cultivars en 2002 et chez Ariane et X3305 en 2003.

a. Mesures de transpiration

De manière générale, les taux de transpiration des différentes branches ont fluctué en fonction des variations climatiques (principalement lumière et *VPD*). Mais cette corrélation a été plus ou moins forte suivant les branches et les cultivars. En 2001 (Fig. IV.6), pour l'ensemble des cultivars et des branches suivies, il a été observé lors de la journée du 8 août une forte irrégularité de la transpiration suivant les variations de *PAR* incident et de *VPD* (passages nuageux fréquents). Ces irrégularités ont été beaucoup moins fortes pour la journée du 7 août qui fut une journée claire.

En 2002, la réponse des flux de sève aux variations de *PAR* et de *VPD* a montré une amplitude variable selon les cultivars (Fig. IV.7). Ainsi, l'augmentation du niveau maximal de *VPD* entre le 9 juin et le 11 juin a été suivie par une augmentation des flux de sève, mais avec des amplitudes plus ou moins fortes selon les cultivars : Fuji et Ariane ont montré une augmentation plus importante de leur flux de sève maximal (environ $+1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) que celle des cultivars Braeburn et X3305 (environ $+0.4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Par ailleurs, la forte augmentation de *VPD* entre le 15 juin et le 18 juin a entraîné une augmentation plus forte de la transpiration des branches des cultivars Fuji et Braeburn que celle observée pour les cultivars Ariane et X3305.

En 2003, une variabilité des relations entre transpiration et variables environnementales a également été observée, mais entre les branches d'un même arbre (Fig. IV.8). Ainsi, pour le cultivar Ariane, la branche 18 de l'arbre C2.1 a présenté une variation de sa transpiration parallèle aux variations de *PAR* et de *VPD*, ce qui n'a pas été le cas de la branche 21. De même, pour le cultivar X3305, la transpiration de la branche 12 de l'arbre D3.3 a suivi les variations de *PAR* et de *VPD*, ce qui n'a pas été le cas de la branche 15.

Des différences d'évolution journalière du flux transpiratoire ressortent en fonction de l'orientation des branches. La Figure IV.6 montre en effet, pour les cultivars Fuji et Braeburn, que les pics de transpiration ont plutôt été observés vers 12h pour les branches situées à l'est,

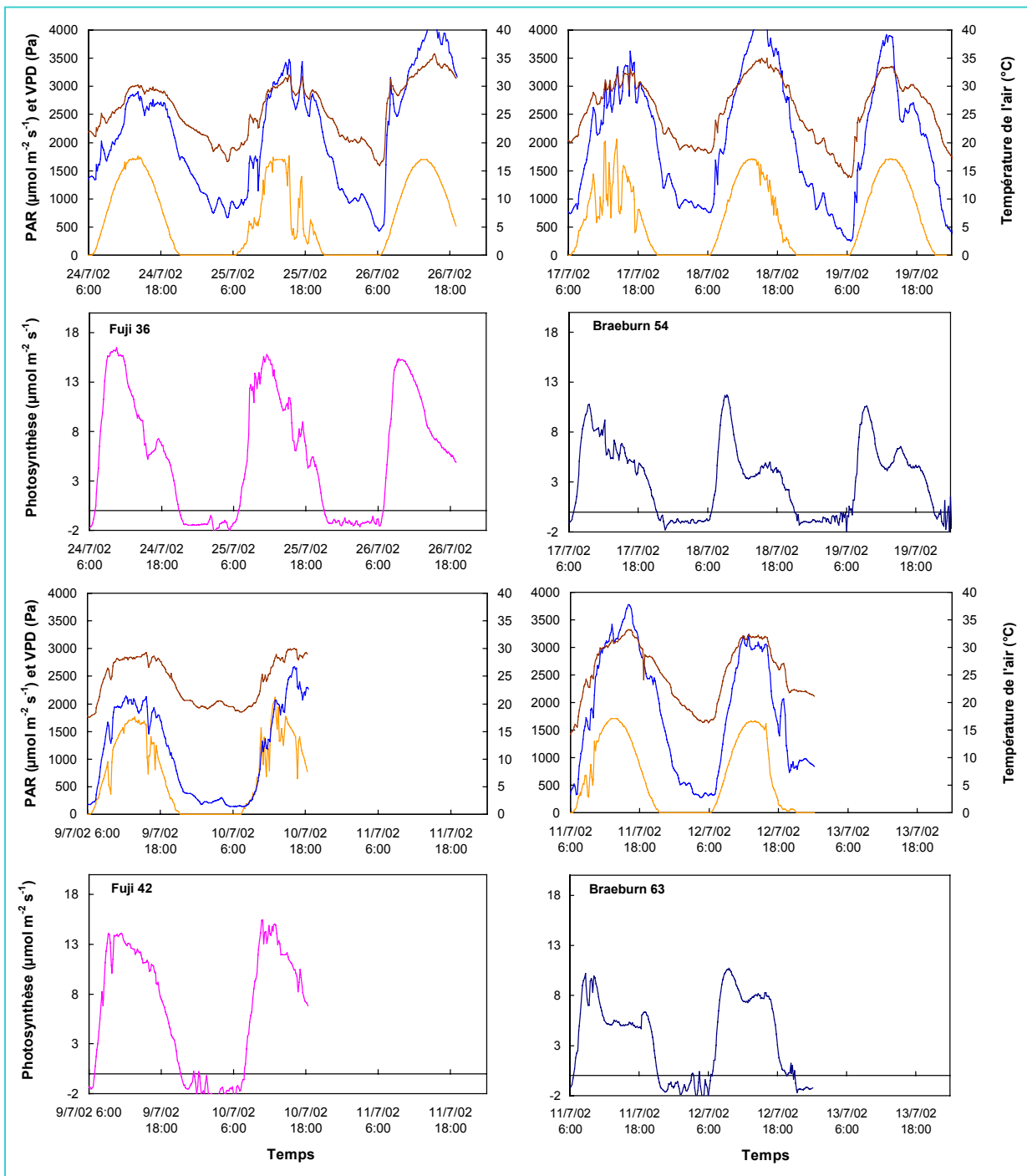


Figure IV.9. Représentation graphique des suivis météorologiques et des mesures d'assimilation nette au cours de plusieurs journées consécutives du mois de juillet 2002 pour 1 branche sur 2 arbres des cultivars Fuji (—) et Braeburn (—). Système de mesure *cf.* Figure IV.2.

Variables environnementales mesurées : Rayonnement incident (PAR) (—), Température de l'air (—), Déficit de pression de vapeur (VPD) (—).

lorsqu'elles étaient pleinement exposées au rayonnement. Dans ce cas, la transpiration s'est maintenue à un haut niveau pendant quelques heures, puis elle a diminué à partir de 15h. Pour les branches situées à l'ouest, qui sont partiellement ombragées le matin, une absence ou un retard du pic de transpiration (vers 14h) a été observé, le maximum se maintenant également plus tardivement (jusqu'à 16h). De plus, pour le cultivar Fuji, la branche située à l'ouest a présenté un taux de transpiration plus faible que celle située à l'est, ce qui n'a pas été observé pour le cultivar Braeburn. Le profil d'évolution journalière de la transpiration des branches orientées à l'est s'est vérifié en 2002 pour les branches des cultivars Fuji et Braeburn, qui ont présenté une diminution de la transpiration à partir du début d'après midi (Fig. IV.7). Seule la branche est de l'arbre Braeburn 63 a présenté un taux maximal de transpiration pendant une période plus longue, celui-ci ne diminuant qu'en fin d'après midi. Les valeurs maximales des taux de transpiration des branches des 2 cultivars ont été plus faibles que celles observées en 2001. En 2003, chez certains arbres, le profil d'évolution journalière des 2 branches suivies a différé (Fig. IV.8). C'est le cas lors la journée du 5 juillet 2003 pour les branches 18 et 21 de l'arbre Ariane C2.1, ou lors des journées du 10 au 12 juillet 2003 pour les branches 12 et 15 de l'arbre X3305 D3.3.

La comparaison entre cultivars des taux de transpiration des branches d'orientation similaire a été réalisée 2 à 2 : entre Fuji et Braeburn d'une part, et entre Ariane et X3305 d'autre part. En 2001, les profils d'évolution journalière du taux de transpiration des branches ont été similaires chez Fuji et Braeburn (Fig. IV.6) mais ont présenté des niveaux plus élevés pour le premier cultivar. Cette différence a été particulièrement importante entre les branches situées à l'est. Ceci a également été observé en 2002 (Fig IV.7) : quel que soit l'arbre considéré, une différence moyenne d'environ $1.5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a été observée. La comparaison des valeurs de transpiration entre les cultivars Ariane et X3305 a également présenté des différences : Ariane a montré des taux maximum plus élevés que ceux de X3305.

En 2003, les mesures sur les différents arbres n'ayant pas pu être réalisées simultanément, il est difficile de comparer les niveaux de transpiration entre arbres et entre cultivars, car les conditions environnementales diffèrent (Fig. IV.8).

b. Mesures de photosynthèse

La technique de mesure par branch bags étant lourde à mettre en place, un seul arbre à la fois a pu être mesuré, rendant ainsi difficile la comparaison entre arbres et *a fortiori* entre cultivars. L'analyse de nos résultats montre que la photosynthèse est très dépendante de l'évolution du *PAR* incident. Les fortes variations d'intensité de rayonnement, comme c'est

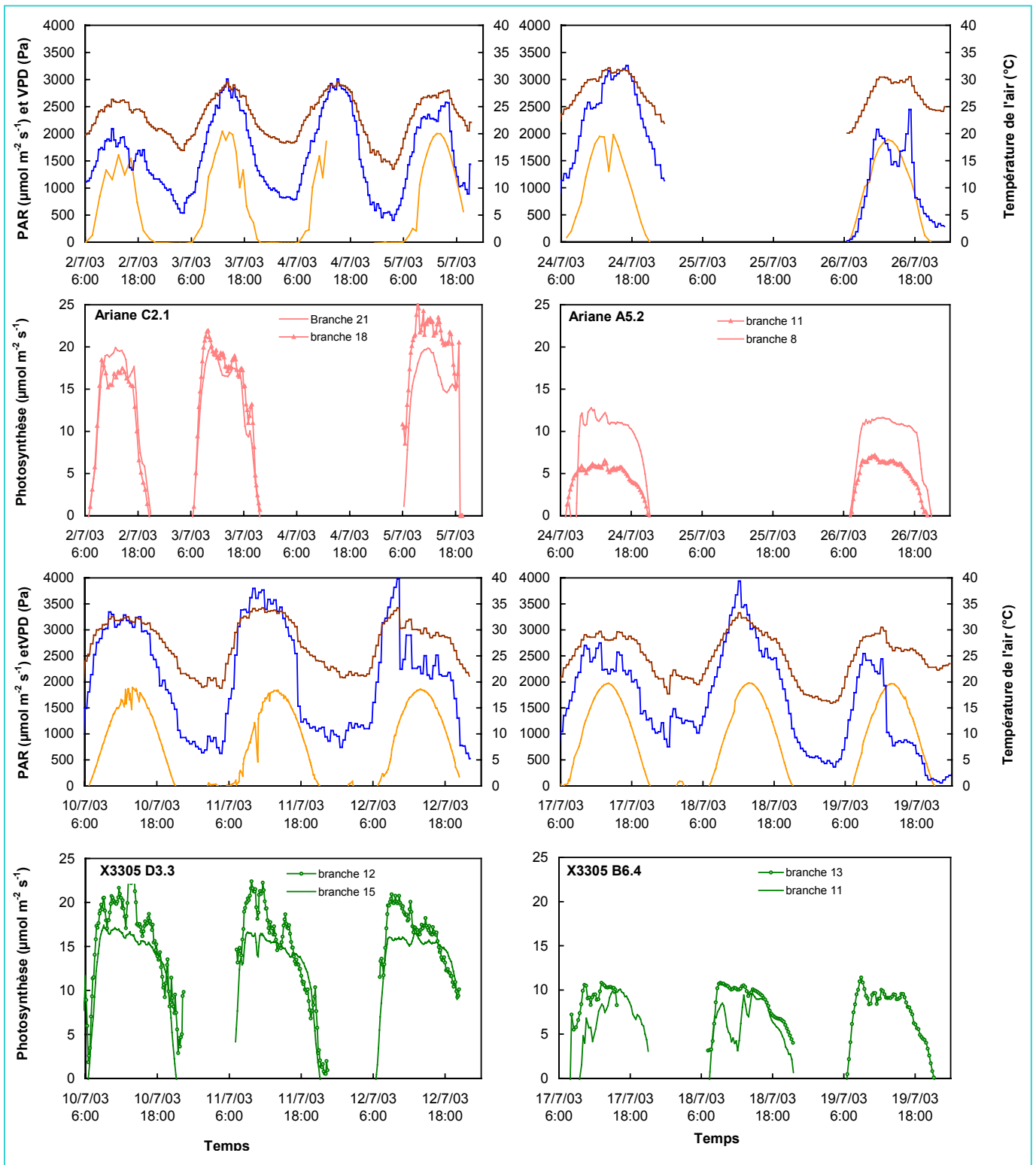


Figure IV.10. Représentation graphique des suivis météorologiques et des mesures d'assimilation nette pendant plusieurs journées consécutives du mois de juillet 2003 pour 2 branches de 2 arbres des cultivars Ariane (—) et X3305 (—). Système de mesure cf. Fig. IV.3. Variables environnementales mesurées : Rayonnement incident (PAR) (—), Température d'air (—), Déficit de pression de vapeur (VPD) (—).

par exemple le cas du 25 juillet, entraînent de fortes variations du taux de photosynthèse nette de la branche (Fig. IV.9). En 2002, les profils d'évolution journalière de la photosynthèse ont été assez similaires entre les branches des 2 cultivars. En effet, il a été observé une forte augmentation de la photosynthèse en début de journée jusqu'à un maximum, qui est atteint aux alentours de 10h, puis une diminution de la photosynthèse, plus ou moins rapide selon les branches et les cultivars, qui s'annule vers 21h. Chez le cultivar Braeburn, il a été observé une diminution en 2 phases : une première phase de réduction de la photosynthèse se produit entre 10h et 12h, puis un plateau est observé jusqu'à 19 h, enfin une seconde phase de réduction de la photosynthèse intervient jusqu'au point de compensation, qui est atteint vers 21h. Les valeurs maximales d'assimilation nette sont supérieures chez Fuji à celles enregistrées chez Braeburn ($14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ contre $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

En 2003, chez Ariane et X3305, les 2 branches mesurées au sein de chaque arbre ont présenté des taux maximum de photosynthèse proches, excepté dans le cas de l'arbre X3305 A5.2 dont la branche 11 a présenté un niveau anormalement bas comparé à celui de la branche 8 (Fig. IV.10). Les profils d'évolution journalière ont légèrement différencié de ceux observés en 2002 pour les cultivars Fuji et Braeburn. En début de journée, comme chez ces derniers, la photosynthèse augmente fortement pour atteindre un maximum vers 10h, puis contrairement à ce qui avait été observé en 2002, elle se maintient à un niveau maximal pendant une grande partie de la journée et ne diminue qu'en fin d'après midi. Ceci peut être attribué aux différences d'exposition des branches entre Fuji et Braeburn (orientation Est) et Ariane et X3305 (orientation Sud). La durée du plateau d'assimilation nette maximale (comprise entre 1h et 9h) a différencié selon les arbres et les jours. Pour chaque cultivar, de fortes différences entre arbres ont été observées pour les niveaux maximum de photosynthèse. Ainsi, pour le cultivar Ariane, l'arbre A5.2 a présenté des valeurs maximales du taux de photosynthèse nette plus faibles que celles de l'arbre C2.1. De même, pour le cultivar X3305, l'arbre B6.4 a présenté des niveaux d'assimilation nette plus faibles que ceux de l'arbre D3.3.

2. Reconstruction des maquettes

a. Evaluation des reconstructions 'Makepom' à l'échelle des rameaux

Très peu de différences significatives ont été observées entre les observations et les reconstructions à l'échelle des rameaux comme le montre l'analyse du Khi^2 présentée dans le Tableau IV.1. Concernant la variable 'nombre de feuilles par rameau', quelques différences significatives ($p < 0.05$) ont été notées pour les IF du cultivar Fuji et les VC du cultivar

Tableau IV.1. Comparaison statistique des données simulées par Makepom avec celles observées à l'échelle du rameau, par un test du Khi². Les différences sont non significatives (NS) lorsque la valeur de *P* est supérieure à 0.05, significatives (*) lorsque *P* < 0.05 et hautement significatives (**) lorsque *P* < 0.01. (°) désigne les rameaux ayant servi à la fois au paramétrage et à l'évaluation des simulations, et les échantillons indépendants de rameaux dans le cas contraire.

Cultivars	Types de rameaux	n	<i>P</i> des test Khi ²			
			Nbr de feuilles par rameau	Surface foliaire par rameau	Surface foliaire interceptrice par rameau	STAR par rameau
Fuji	I	23	0.143 NS	0.382 NS	0.592 NS	0.006 **
	IF	25	0.019 *	0.578 NS	0.547 NS	0.100 NS
	PC	25	0.141 NS	0.114 NS	0.107 NS	0.014 *
	VC	29	0.854 NS	0.846 NS	0.526 NS	0.000 **
	PL	33	0.516 NS	0.064 NS	0.077 NS	0.000 **
	VL	8 (°)	0.729 NS	0.740 NS	0.464 NS	0.315 NS
Braeburn	I	26	0.196 NS	0.330 NS	0.493 NS	0.000 **
	IF	23	0.055 NS	0.295 NS	0.242 NS	0.066 NS
	PC	32	0.019 *	0.393 NS	0.087 NS	0.001 **
	VC	42	0.599 NS	0.815 NS	0.592 NS	0.002 **
	PL	25 (°)	0.313 NS	0.529 NS	0.123 NS	0.013 *
	VL	28	0.790 NS	0.266 NS	0.233 NS	0.001 **
Ariane	I	19	0.119 NS	0.498 NS	0.691 NS	0.002 **
	IF	13	0.337 NS	0.262 NS	0.866 NS	0.110 NS
	PC	21	0.953 NS	0.705 NS	0.713 NS	0.062 NS
	VC	15	0.983 NS	0.877 NS	0.913 NS	0.085 NS
	PL	12	0.558 NS	0.815 NS	0.167 NS	0.319 NS
	VL	21 (°)	0.944 NS	0.926 NS	0.273 NS	0.004 **
X3305	I	27	0.370 NS	0.854 NS	0.692 NS	0.157 NS
	IF	19 (°)	0.936 NS	0.802 NS	0.599 NS	0.373 NS
	PC	19	0.445 NS	0.488 NS	0.565 NS	0.162 NS
	VC	18 (°)	0.244 NS	0.244 NS	0.675 NS	0.192 NS
	PL	20	0.648 NS	0.832 NS	0.269 NS	0.128 NS
	VL	14	0.882 NS	0.532 NS	0.795 NS	0.210 NS

Tableau IV.2. Comparaison des données simulées avec celles observées à l'échelle de la branche. Les différences ont été testées statistiquement par une ANOVA non paramétrique. Les différences sont non significatives (NS) lorsque la valeur de *P* est supérieure à 0.05, significatives (*) lorsque *P* < 0.05 et hautement significatives (**) lorsque *P* < 0.01 (Test de Kruskal-Wallis). STAR = Silhouette to Total Area Ratio.

Cultivars	Types de données	n	ANOVA de Kruskal-Wallis							
			Nbr de feuilles		Surface foliaire (dm ²)		Surface foliaire interceptrice		STAR	
			moyennes et écarts-types	<i>P</i>	moyennes et écarts-types	<i>P</i>	moyennes et écarts-types	<i>P</i>	moyennes et écarts-types	<i>P</i>
Fuji	Mesuré	3	876 ± 136	0.275 NS	118.6 ± 38.8	0.827 NS	68.5 ± 21.5	0.827 NS	0.53 ± 0.03	0.513 NS
	Simulé	3	770 ± 112		120.1 ± 32.5		65.9 ± 15.5		0.52 ± 0.03	
Braeburn	Mesuré	2	1873 ± 284	0.439 NS	210 ± 30.1	1.000 NS	124.4 ± 17.5	0.439 NS	0.51 ± 0.01	0.121 NS
	Simulé	2	1667 ± 260		211.5 ± 33.6		108.9 ± 13.4		0.44 ± 0.01	
Ariane	Mesuré	3	396 ± 165	0.275 NS	92.3 ± 43.6	0.827 NS	56.1 ± 28.2	0.827 NS	0.52 ± 0.04	0.513 NS
	Simulé	3	364 ± 155		88.6 ± 37.7		51.2 ± 24.6		0.50 ± 0.05	
X3305	Mesuré	2	428 ± 31	1.000 NS	80.2 ± 0.4	0.121 NS	46.3 ± 2.1	1.000 NS	0.55 ± 0.04	0.439 NS
	Simulé	2	441 ± 16		90.2 ± 6.2		47 ± 4.3		0.48 ± 0.04	

Braeburn. Pour les variables 'surface foliaire' et 'surface foliaire interceptrice par rameau', aucune différence n'a été mise en évidence, quels que soient le type de rameau et le cultivar. Pour la variable 'STAR par rameau', des différences hautement significatives ($P < 0.01$) ont été détectées pour un plus grand nombre de types de rameaux et de cultivars. En effet, des différences ont été rencontrées chez Fuji pour les rameaux I, PC, VC et PL, chez Braeburn pour les rameaux I, PC, VC, PL et VL, chez Ariane pour les rameaux I et VL, tandis qu'aucune différence n'était mise en évidence chez le cultivar X3305. En cas de différence, les valeurs de STAR issues de la reconstruction sont inférieures à celles résultant du calcul à partir des feuilles digitalisées, excepté pour les rameaux de type I chez Ariane et PC chez Fuji.

b. Evaluation des reconstructions 'Makepom' à l'échelle des branches

La validité de la reconstruction à l'échelle de la branche a été évaluée pour chaque cultivar par une analyse de variance non paramétrique, compte tenu du faible effectif (2 à 3 branches par cultivar), ceci pour les mêmes variables que celles évaluées à l'échelle des rameaux. Quels que soient les variables et les cultivars, aucune différence n'a été mise en évidence entre les représentations des branches par VegeSTAR s'appuyant sur des fichiers de digitalisation, et celles issues de leur reconstruction par Makepom (Tab. IV.2).

Un exemple de branche (cv. X3305, juillet 2003, vue de l'est) est présenté dans la Figure IV.11 incluant la photographie de la branche (A), la représentation par VegeSTAR des feuilles de la même branche digitalisées une à une (B), et la présentation d'une image des mêmes feuilles d'abord reconstruites par le programme Makepom puis visualisées avec le logiciel VegeSTAR (C). Ces différentes images montrent une bonne représentation de la géométrie de la branche. Quelques différences d'orientation des feuilles sont perceptibles entre la photographie (A) et la représentation par VegeSTAR des feuilles digitalisées une à une (B). Elles peuvent provenir d'erreurs ou d'imprécisions inhérentes à la prise de mesure : effets des mouvements d'air influençant la position des organes végétaux, simplification de la géométrie du limbe, qui comporte en réalité une courbure longitudinale et une pliure transversale. Rappelons que la mesure des angles d'Euler de chaque feuille, a impliqué plus ou moins arbitrairement un positionnement unique de la semelle du pointeur sur chaque feuille, tangentiellement à la nervure principale, au plus près de l'articulation limbe / pétiole, avec prise en compte d'un roulis moyen. Les principales différences observées entre la représentation des feuilles digitalisées (B) et la représentation après reconstruction (C)



Figure IV.11. Images d'une branche du cultivar X3305, photographiée en juillet 2003 (A), digitalisée feuille à feuille en juin 2003 puis représentée avec le logiciel VegeSTAR (B), et reconstruite avec le programme Makepom et représentée avec le logiciel VegeSTAR (C).

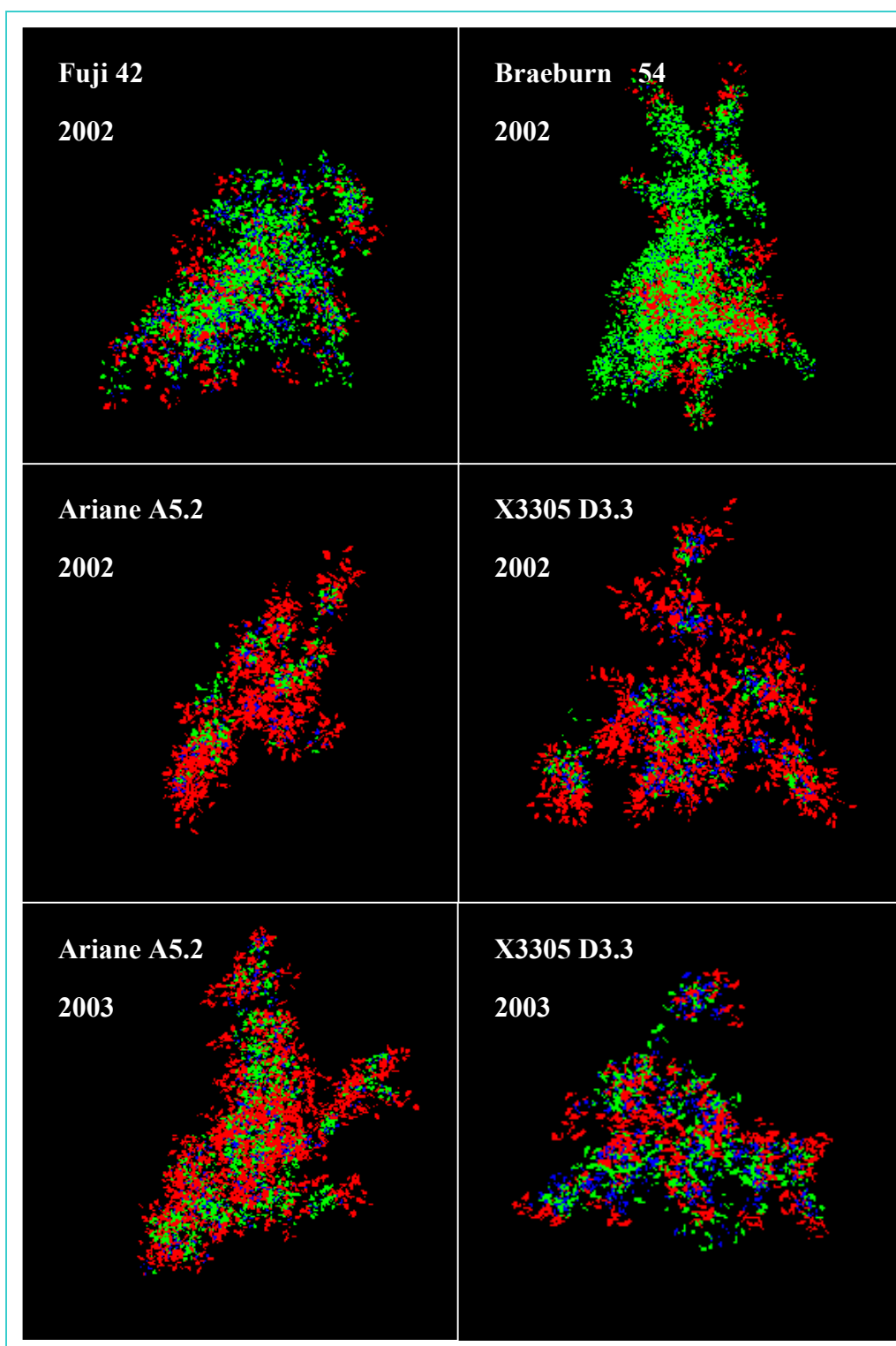


Figure IV.12. Représentation avec le logiciel VegeSTAR des feuilles d'un arbre par cultivar et par année; vue perpendiculaire au rang. Les feuilles représentées sont soit issues de la digitalisation, soit reconstruites avec le programme Makepom. Seuls les arbres Ariane et X3305 ont été digitalisés entièrement en 2002. Chaque couleur définit un type de rameau : le rouge pour les rameaux longs (PL et VL), le vert pour les rameaux courts (PC et VC) et le bleu pour les inflorescences (I et IF).

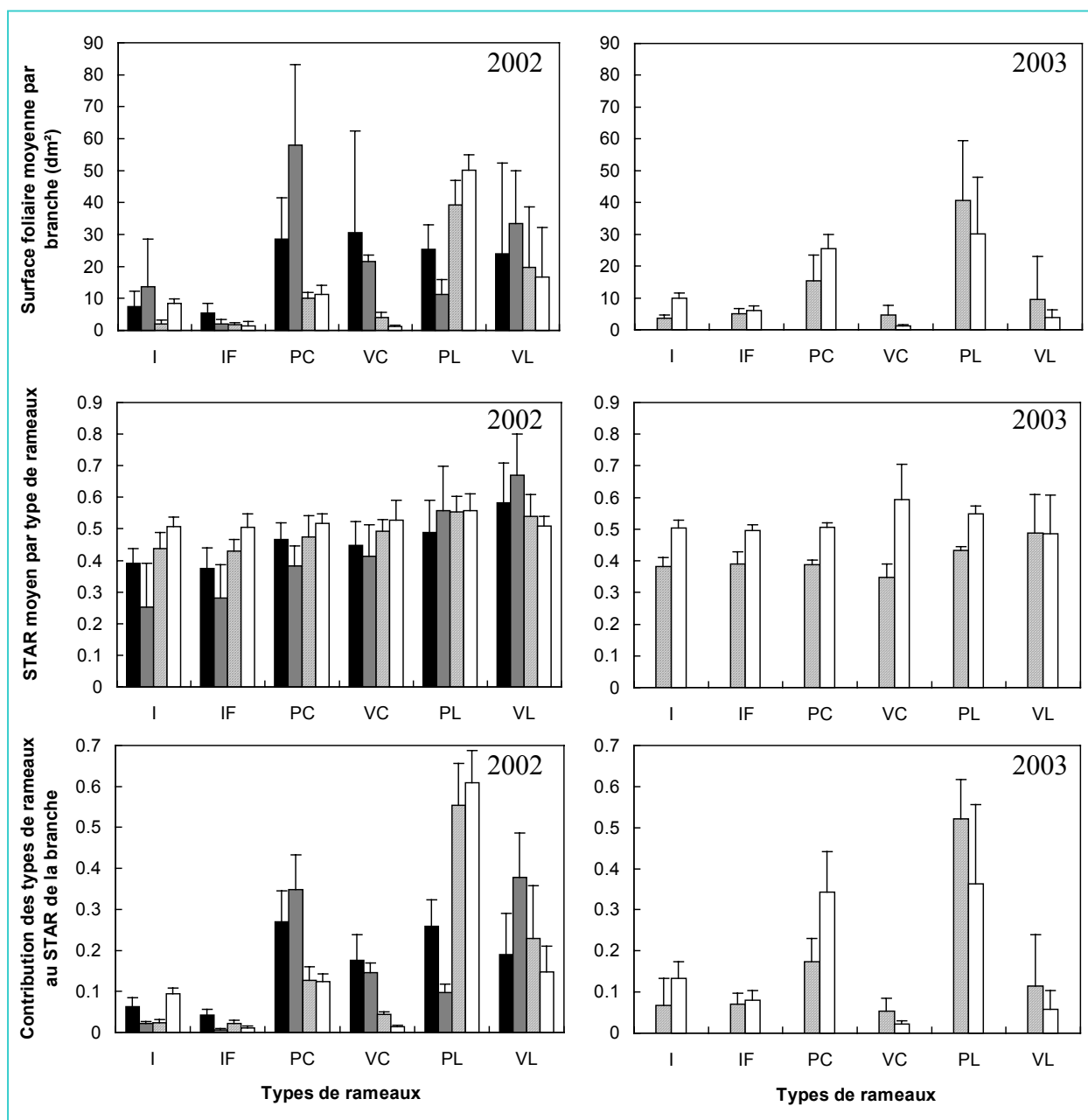


Figure IV.13. Analyse de la distribution de la surface foliaire moyenne par branche, du STAR moyen par branche et de la proportion de STAR moyen par branche pour chaque type de rameau pour les 4 cultivars : ‘Fuji’ (■), ‘Braeburn’ (■), ‘Ariane’ (▨) et ‘X3305’ (□).

STAR = Silhouette to Total leaf Area Ratio.

Types de rameaux : inflorescence sans fruit (I), inflorescence avec fruit (IF), pousse de bourse courte (PC), pousse végétative courte (VC), pousse de bourse longue (PL), pousse végétative longue (VL).

résultent probablement du tirage aléatoire de l'orientation des feuilles dans une distribution, et des simplifications opérées par Makepom (§ IV.B.2).

c. Exemples de visualisation des maquettes

Un exemple de visualisation d'un arbre par cultivar et par année a été représenté avec le logiciel VegeSTAR dans la Figure IV.12. Cette représentation illustre clairement les conclusions portant sur les différences de composition raméale des arbres déjà présentées dans le chapitre II. En effet, la prédominance des rameaux courts (en vert) chez Fuji et Braeburn apparaît nettement sur les maquettes. De plus, ces maquettes laissent également apparaître un moindre phénomène de clumping chez Fuji que chez Braeburn, du fait d'une répartition moins dense et moins agrégée des feuilles chez le premier cultivar. La prédominance des rameaux longs (en rouge), surtout évidente en 2002 chez Ariane et X3305, apparaît tout aussi clairement. L'accroissement de la contribution des rameaux courts à la surface foliaire totale, entre les années 2002 et 2003 chez le cultivar X3305 est également bien représentée dans la Figure IV.12. Ces changements sont beaucoup moins marqués pour le cultivar Ariane. La proportion des I et des IF, plus importante chez X3305 que chez Ariane, est également bien visible sur cette représentation.

3. Estimations de l'interception lumineuse, de la transpiration et de la photosynthèse sur les maquettes

a. Interception lumineuse par les branches

La distribution moyenne de la surface foliaire de chaque branche par type de rameau constitue un rappel des différences de développement entre Fuji et Braeburn d'une part, dont la surface foliaire est principalement constituée de rameaux courts (surtout chez Braeburn), et Ariane et X3305 d'autre part, dont la surface foliaire est principalement constituée de rameaux longs (Fig. IV.13). Pour les cultivars Fuji, Braeburn et Ariane, le STAR moyen des rameaux longs s'est montré plus élevé que celui des rameaux courts et des inflorescences. Les différences de valeur de STAR entre rameaux ont été particulièrement fortes chez le cultivar Braeburn qui a présenté une très faible valeur de STAR pour les I et IF (0.25 et 0.28 respectivement), une valeur moyenne pour PC et VC (0.38 et 0.41 respectivement) et une valeur élevée pour les PL et VL (0.56 et 0.67 respectivement). Ces différences ont été moins importantes chez le cultivar Fuji qui a présenté une valeur de STAR moyen comprise entre 0.37 et 0.39 pour ses I et IF, entre 0.44 et 0.47 pour ses PC et VC et entre 0.48 et 0.58 pour

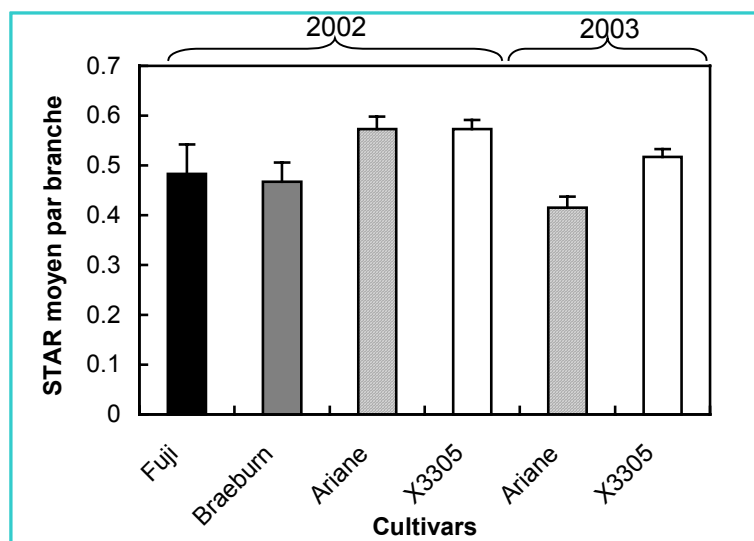


Figure IV.14. Analyse du STAR moyen par branche pour les 4 cultivars : ‘Fuji’ (■), ‘Braeburn’(■), ‘Ariane (▨) et ‘X3305’(□). STAR = Silhouette to Total leaf Area Ratio.

Tableau IV.3 Comparaison des STAR moyens par branche entre cultivars. Les différences ont été testées statistiquement par une ANOVA non paramétrique dont les valeurs de P sont représentées dans le tableau au dessous de la diagonale pour l’année 2002, et au dessus pour l’année 2003. Les différences sont non significatives (NS) lorsque la valeur de $P > 0.05$, significatives lorsque $P < 0.05$ et hautement significatives lorsque $P < 0.01$ (Test de Kruskal-Wallis). STAR = Silhouette to Total leaf Area Ratio.

analyse de Kruskal-Wallis, non paramétrique				
	Fuji	Braeburn	Ariane	X3305
Fuji	-	-	-	-
Braeburn	1.000	-	-	-
Ariane	0.701	0.701	-	0.021
X3305	0.482	0.482	1.000	-

ses PL et VL. Ces différences se sont avérées également moins importantes chez le cultivar Ariane dont les valeurs de STAR moyen ont été comprises entre 0.42 et 0.43 pour ses I et IF, entre 0.47 et 0.49 pour ses PC et VC et entre 0.53 et 0.55 pour ses PL et VL. Ces différences de valeur de STAR entre rameaux pour ces trois cultivars traduisent les différences d'exposition au sein de l'arbre. La position plus ou moins périphérique des rameaux dans la couronne de l'arbre et l'existence d'un phénomène plus ou moins marqué de clumping intra-rameau fait varier leur efficacité d'interception. Contrairement à Braeburn, Fuji et Ariane, le cultivar X3305 n'a pas présenté de différence des valeurs de STAR entre ses rameaux : elles varient entre 0.51 et 0.56. Ceci est le signe d'une plus grande homogénéité d'exposition entre rameaux. En 2003, les valeurs de STAR des différents types de rameaux du cultivar X3305 ont été assez stables comparées à celles de 2002. Pour le cultivar Ariane, les valeurs de STAR ont diminué en 2003 pour tous les rameaux, ce qui traduit un effet de fermeture du couvert.

La contribution de chaque catégorie de rameaux au STAR de la branche a été principalement dépendante de la part de surface foliaire représentée par chacune (Fig. IV.13). En effet, pour les cultivars Ariane et X3305, les rameaux longs (PL et VL) ont été prépondérants dans l'efficacité d'interception du rayonnement. En 2003, cette situation a changé pour le cultivar X3305 qui a évolué vers une répartition plus équilibrée de l'interception lumineuse entre rameaux courts et longs. Rappelons que ceci est dû à une forte augmentation de la proportion des rameaux courts chez X3305 en 2003. Cette transition n'a pas été observée chez Ariane pour lequel les rameaux longs (PL) sont restés les principaux contributeurs au STAR de la branche. Chez Fuji et Braeburn, les rameaux longs et les rameaux courts ont contribué de manière semblable à la valeur de STAR de la branche : la plus forte proportion des rameaux courts des branches a été compensée par une valeur plus forte du STAR moyen de leurs rameaux longs.

Les analyses statistiques (Tableau IV.3) n'ont pas permis de mettre en évidence de différences significatives du paramètre STAR des branches entre les cultivars en 2002. Ceci est certainement dû à l'effectif très limité de 3 branches par cultivar. Les observations présentées dans le chapitre II, montrant la nécessité d'une analyse des cultivars deux à deux fondée sur la différence d'âge des arbres, sont confirmées par l'analyse des valeurs du STAR en 2002 (Fig. IV.14). En effet, Fuji et Braeburn présentent des valeurs similaires de STAR par branche, qui sont inférieures à celles observées chez Ariane et X3305. La plus forte proportion de rameaux longs et le plus faible effectif de rameaux par branche chez ces 2 cultivars en est à l'origine. En 2003, les valeurs de STAR par branche ont diminué chez Ariane et X3305, ce qui est cohérent avec les observations architecturales (*cf.* chapitre II)

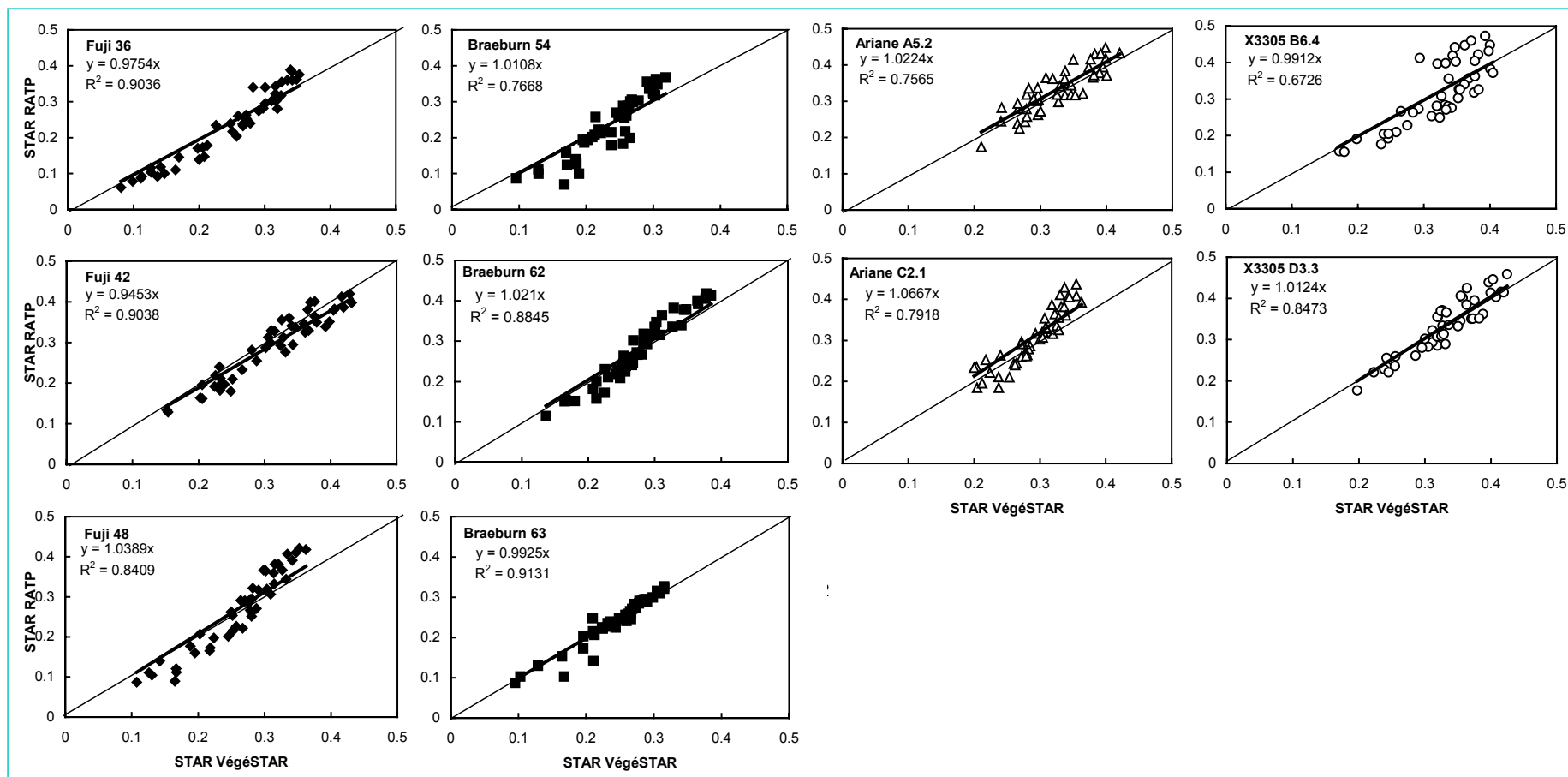


Figure IV.15. Comparaison du STAR calculé pour les 46 directions du ‘turtle sky’ par VegeSTAR et RATP, pour toutes les branches digitalisées feuille à feuille de chaque arbre étudié des 4 cultivars : ‘Fuji’ (◆), ‘Braeburn’ (■), ‘Ariane’(△) et ‘X3305’(O) en 2002. Dans chaque graphique, la diagonale représente la droite 1 : 1 de corrélation. STAR = Silhouette to Total leaf Area Ratio.

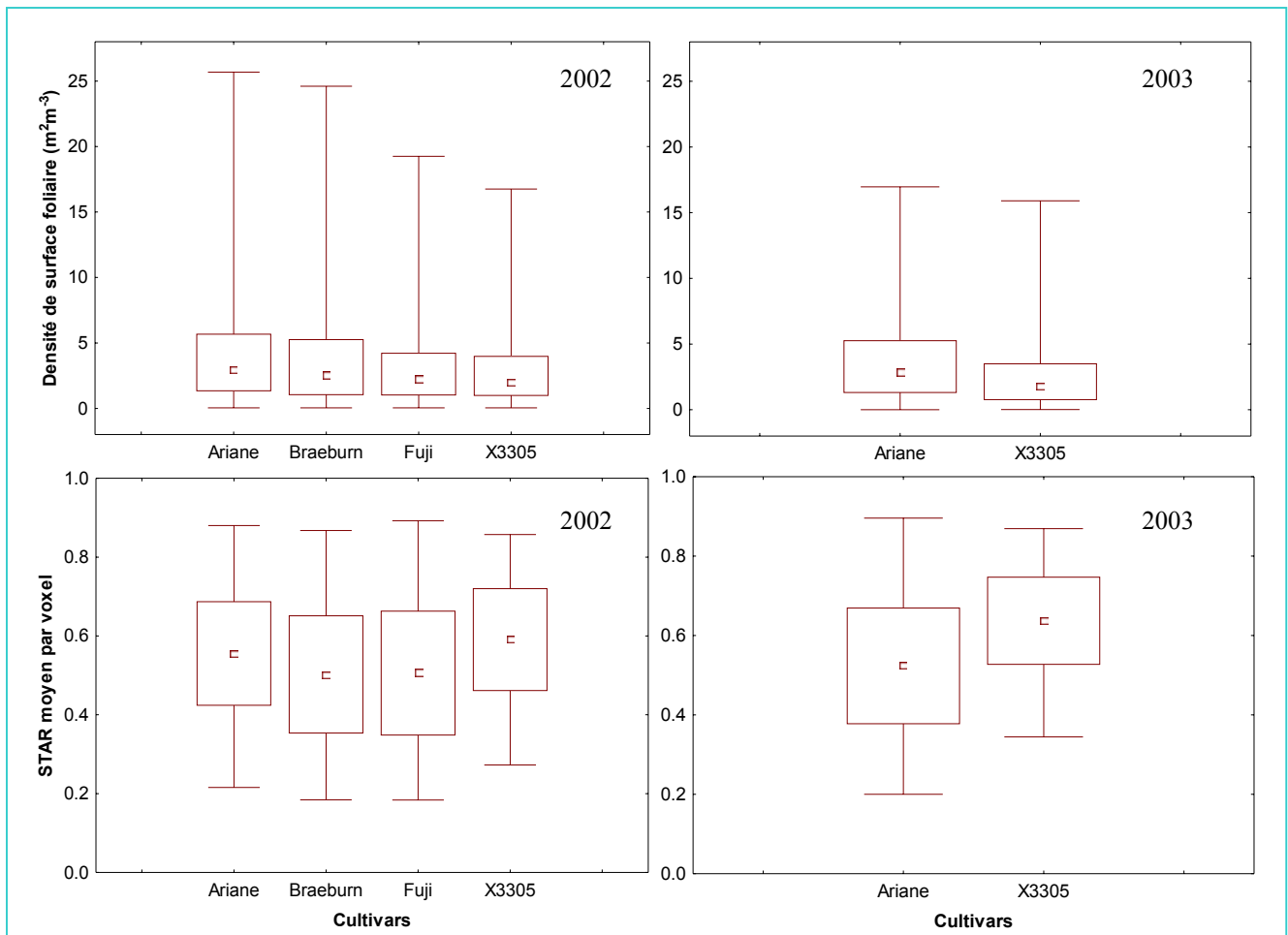


Figure IV.16. Analyse de la densité moyenne de surface foliaire par voxel et du STAR moyen par voxel en 2002 et 2003 chez les 4 cultivars. Les boîtes à moustaches représentent la médiane respectivement pour la densité de surface foliaire ou la moyenne pour le STAR (\square), le centrile ou l'écart-type (\square) et les valeurs minimales et maximales (\perp).

Tableau IV.4. Analyse statistique par une ANOVA factorielle des différences de densité de surface foliaire et des STAR moyens par voxel entre les cultivars pour les années 2002 et 2003. Les différentes lettres d'une même colonne indiquent les groupes significativement différents au seuil de signification de 5%. Les différences sont hautement significatives (**) lorsque $P < 0.01$ (Test de Newman et Keuls).

ANOVA Newman et Keuls							
Effet Cultivar							
		Densité de surface foliaire par voxel		STAR par voxel			
Années	Cultivars	Moyennes	P	Moyennes	P		
2002	Fuji	3.010	0.000 **	a	0.506	a	
	Braeburn	3.731		b	0.502	0.000 **	a
	Ariane	4.061		c	0.556		b
	X3305	2.956		a	0.591		c
2003	Ariane	3.663	0.000 **	b	0.518	a	
	X3305	2.564		a	0.637	0.000 **	b

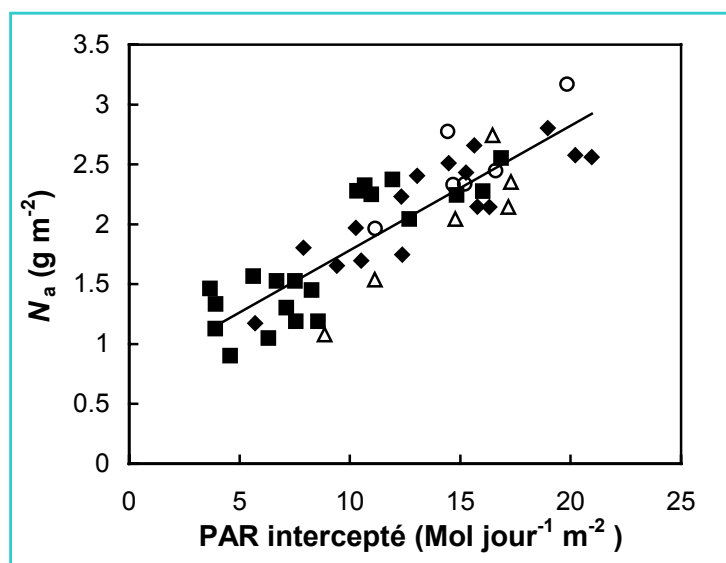


Figure IV.17. Relation entre la teneur en azote foliaire par unité de surface (N_a) et le rayonnement PAR intercepté par la feuille, calculé avec le logiciel VegeSTAR pour les 4 cultivars : ‘Fuji’ (◆), ‘Braeburn’ (■), ‘Ariane’(Δ) et ‘X3305’(O) en 2002.

Tableau IV.5. Coefficients des régressions présentées dans la figure IV.17. Analyse des différences entre cultivars pour les relations entre N_a et le PAR intercepté; analyse de covariance utilisant respectivement les variables PAR_i et exposition comme covariables. Les différences sont non significatives (NS) lorsque la valeur de P est supérieure à 0.05, significatives (*) lorsque $P < 0.05$ et hautement significatives (**) lorsque $P < 0.01$.

Variable	Cultivars	Effectifs	Coefficient de régression			Analyse de covariance		
			a	b	R ²	PAR _i	Cv	Exposition
N_a	Fuji	16	0.089	0.938	0.74	P	P	P
	Braeburn	20	0.112	0.705	0.72	0.000 **	0.071 NS	0.003 **
	Ariane	6	0.155	-0.228	0.84			
	X3305	6	0.086	1.211	0.72			
Tous cultivars			0.104	0.745	0.76			

démontrant une augmentation de la surface foliaire des rameaux courts par rapport à 2002. En 2003, cette réduction a été plus importante pour le cultivar Ariane que pour le cultivar X3305, ce qui est contraire à ce que l'on s'attendait à observer compte tenu de la distribution de la surface foliaire par rameau présentant moins de rameaux longs pour ce dernier. Ceci est dû à la plus grande efficacité d'interception de l'ensemble des rameaux de X3305 déjà soulignée. Elle pourrait résulter d'une géométrie plus aérée des arbres, c'est à dire d'une répartition accrue des rameaux vers la périphérie de la couronne comme cela est observable en Figure IV.12.

La capacité du modèle RATP à estimer le STAR des branches (il se fonde sur les propriétés de milieu turbide par voxel pour les 46 directions du turtle sky) a été évaluée en les comparant aux valeurs calculées par le logiciel VegeSTAR (fondées sur une digitalisation détaillée du feuillage). Les résultats sont présentés en Figure IV.15. Pour l'ensemble des branches analysées chez les 4 cultivars, de bonnes corrélations ont été dégagées avec des valeurs de pente comprises entre 0.945 et 1.067 et des valeurs de R^2 comprises entre 0.75 et 0.91 (sauf 0.67 dans un cas) selon les branches et les cultivars. Par ailleurs, le modèle RATP a permis de déterminer la densité de surface foliaire par voxel et le STAR moyen par voxel et par cultivar, liant ainsi variables architecturales et interception du rayonnement (Fig. IV.16). Ces résultats par voxel concernent uniquement les voxels non vides de la grille contenant l'arbre. La densité de surface foliaire par voxel a présenté une large variabilité pour chacun des 4 cultivars comme le montre la grande dispersion entre les valeurs minimales et maximales. Etant donné les valeurs des médianes et des centiles, il est clair qu'une forte proportion de voxels ne contenaient que de faibles densités de surface foliaire. En 2002, cette variabilité a été plus importante chez les cultivars Ariane et Braeburn (densité variant de 0.2 à 24 ou 26 $m^2 m^{-3}$) que les cultivars Fuji et X3305 (densité variant de 0.2 à 17 ou 19 $m^2 m^{-3}$). En 2003, la variabilité du cultivar Ariane a fortement diminué puisqu'elle s'est rapprochée de celle de X3305 (entre 0.1 et 16 ou 17 $m^2 m^{-3}$). Les valeurs moyennes de densité de surface foliaire ont été proches entre les cultivars mais avec quelques différences significatives (Tableau IV.4). En effet, en 2002, les arbres des cultivars Fuji et X3305 ont présenté des densités moyennes de surface foliaire par voxel inférieures à celles des arbres du cultivar Braeburn, elles-mêmes inférieures à celles des arbres du cultivar Ariane. En 2003, le cultivar X3305 a également présenté des densités de surface foliaire inférieures à celle du cultivar Ariane. Ces résultats confirment l'hypothèse avancée précédemment d'une canopée plus aérée pour le cultivar X3305, pouvant expliquer une valeur supérieure de STAR pour ce cultivar.

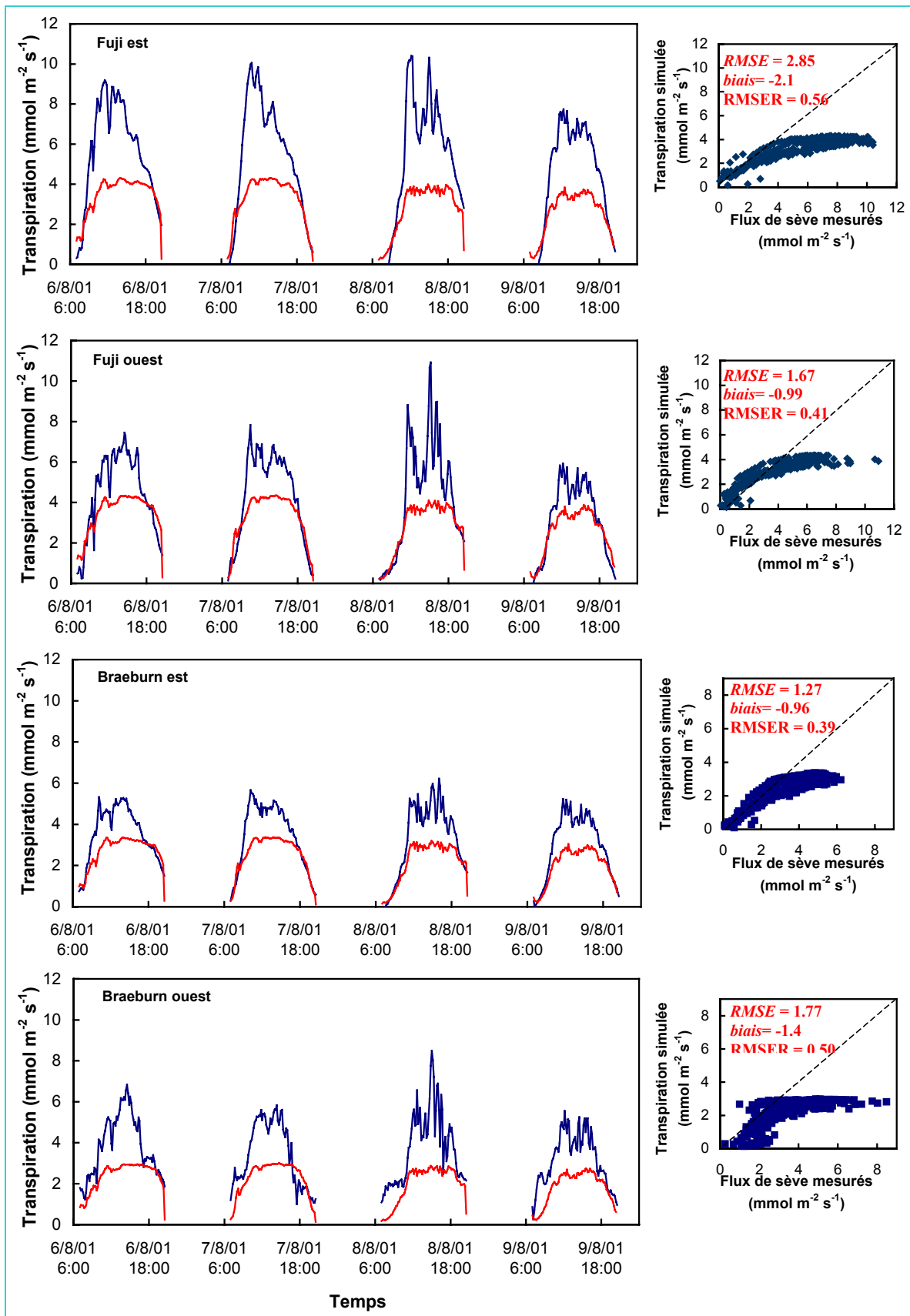


Figure IV.18. Comparaison entre les mesures de flux de sève 2001 (—) (2 branches par arbre et par cultivar : une branche située à l’est et une à l’ouest pour les cultivars Fuji et Braeburn) et les estimations du modèle RATP (—).

Pour chaque graphique de corrélation, la diagonale représente la droite 1 :1 de corrélation.

Concernant le STAR moyen par voxel, en 2002, il est apparu plus élevé chez les arbres des cultivars X3305 et Ariane que ceux des arbres Fuji et Braeburn. X3305 a présenté des valeurs significativement plus élevées que celles d'Ariane. En 2003, les différences significatives entre Ariane et X3305 se sont accrues puisqu'on est passé d'une différence de 7% en 2002 à une différence de 24% en 2003.

Par ailleurs, la relation entre le PAR intercepté moyen calculé à partir du logiciel VegeSTAR (durant les 15 derniers jours) et la teneur en azote surfacique de quelques feuilles par arbre a montré une relation linéaire pour l'ensemble des cultivars (Fig. IV.17). L'analyse de covariance (Tableau IV.5) utilisant le PAR intercepté comme covariable n'a pas révélé de différences significatives entre les cultivars. Une paramétrisation unique de cette relation sera donc utilisée par la suite pour la détermination des valeurs de N_a par voxel intervenant dans le modèle RATP.

b. Estimations de la transpiration des branches par le modèle RATP

Pour l'année 2001, l'application du modèle RATP a permis une bonne estimation de l'évolution de la transpiration en tout début et fin de journée (Fig. IV.18), excepté pour la branche ouest de l'arbre Braeburn. Par contre, les valeurs de transpiration en milieu de journée ont été nettement sous-estimées par le modèle, et ceci pour l'ensemble des branches étudiées, mais surtout pour la branche Fuji Est ($b = -2.1$) et la branche Braeburn Ouest ($b = -1.4$). Les valeurs prédites par le modèle présentent aussi beaucoup moins d'irrégularités que les mesures expérimentales. Par exemple, aux valeurs fortement fluctuantes de transpiration mesurées au cours de la journée du 8 août en réponse à de fortes variations de l'intensité lumineuse dans le PAR ne correspondent que des micro-variations estimées par le modèle. Dans ce cas, la corrélation entre valeurs observées et prédites n'est pas satisfaisante (RMSE compris entre 1.67 et 2.85).

En 2002, les estimations de la transpiration ont été satisfaisantes pour certains arbres mais moins satisfaisantes pour d'autres (Fig. IV.19 et IV.20). Dans le cas de Fuji (arbre 36, Fig. IV.19), pour la période du 9 au 12 juin, le modèle a systématiquement et fortement sous-estimé la transpiration. A l'échelle journalière, la transpiration moyenne sur ces 4 journées a été sous-évaluée de 30% (Fig. IV.24). Au contraire, entre le 15 et le 18 juin, les estimations ont montré sur ce cultivar (arbre 42, Fig. IV.15) une estimation globalement proche des mesures (RMSE = 0.73 et biais = 0.17). Pour ces 4 journées le modèle a parfaitement estimé l'augmentation de la transpiration en début de journée, a légèrement sous-estimé le pic de

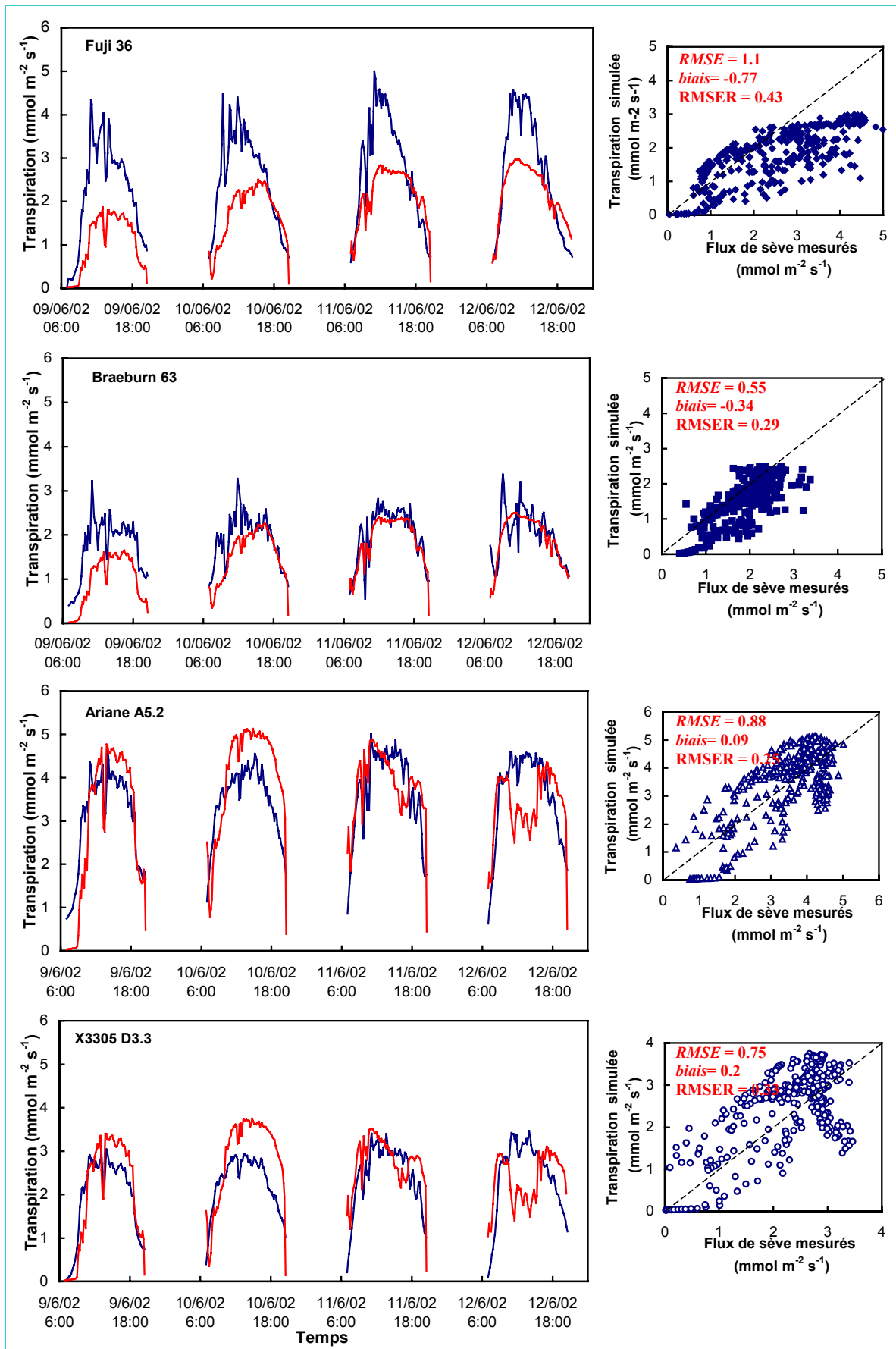


Figure IV.19. Comparaison entre les mesures de flux de sève 2002 (—) (1 branche par arbre pour les 4 cultivars : Fuji, Braeburn, Ariane et X3305) et les estimations du modèle RATP (---).

Pour chaque graphique de corrélation, la diagonale représente la droite 1 :1 de corrélation.

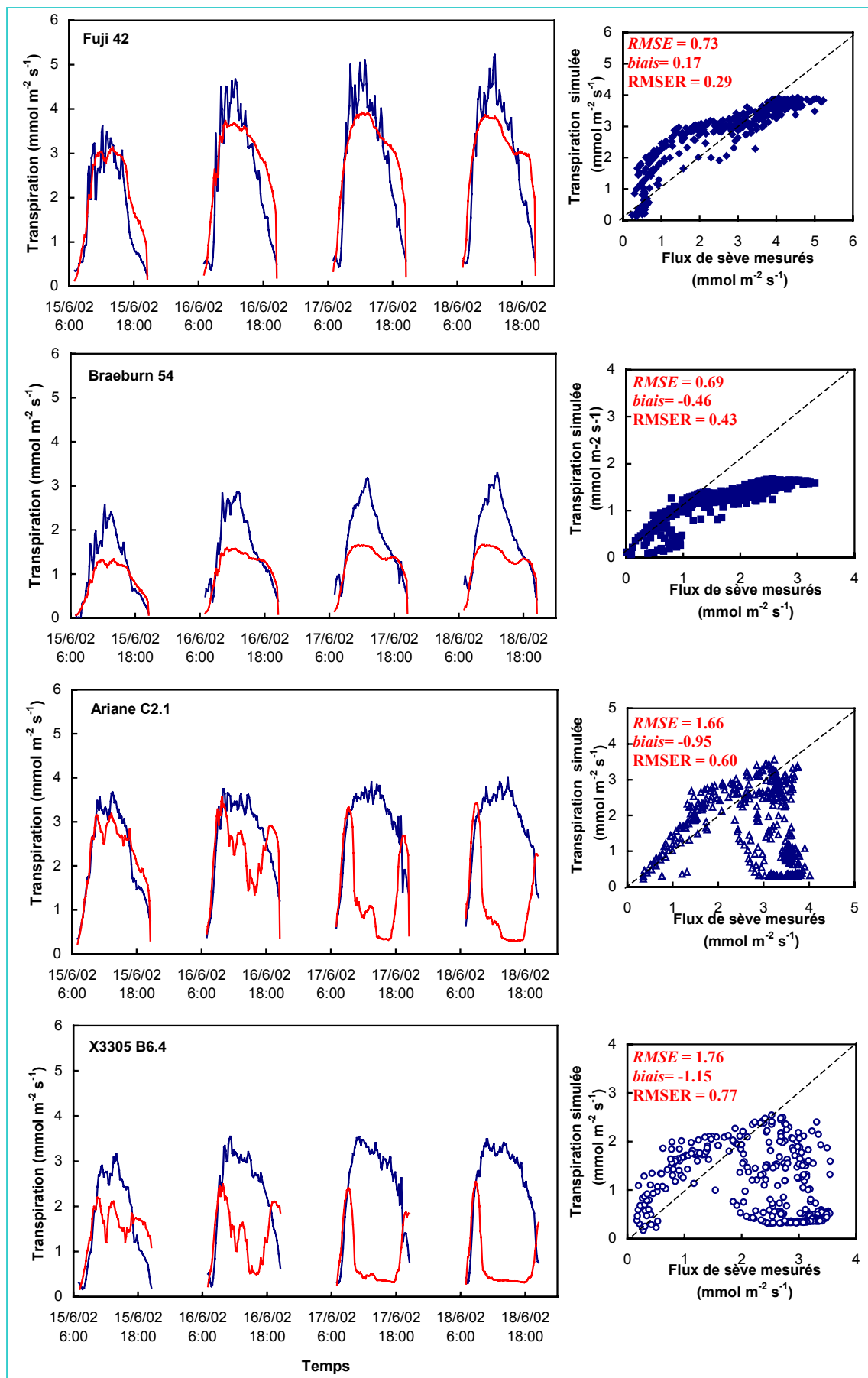


Figure IV.20. Comparaison entre les mesures de flux de sève 2002 (—) (1 branche par arbre et par cultivar pour les 4cultivars : Fuji, Braeburn, Ariane et X3305) et les estimations du modèle RATP (—). Pour chaque graphique de corrélation, la diagonale représente la droite 1 : 1 de corrélation.

Tableau IV.6. Bilan des résultats des estimations de flux de sève réalisées en modifiant les paramètres de la réponse de la conductance stomatique à la température pour les cultivars Ariane (arbre C2.1) et X3305 (arbre B6.4). Pour chaque cultivar, 9 paramétrisations ont été testées en combinant 3 modifications de la température optimale avec 3 courbures. Le cercle noir correspond à la paramétrisation initiale et le cercle rouge à la paramétrisation choisie pour la suite du travail.

		courbure					courbure				
		Ariane	1	2	3			X3305	1	2	3
Température optimale	23.3°C	RMSE	1.664	0.960	0.717	Température optimale	23.7°C	RMSE	1.759	1.017	0.697
		b	-0.953	-0.209	0.054			26.7°C	b	-1.153	-0.294
	26.3°C	RMSE	0.880	0.675	0.656		26.7°C		RMSE	0.828	0.604
		b	-0.012	0.240	0.343			29.7°C	b	0.053	0.301
	29.3°C	RMSE	0.684	0.655	0.669		29.7°C		RMSE	0.649	0.625
		b	0.282	0.377	0.438				b	0.459	0.488

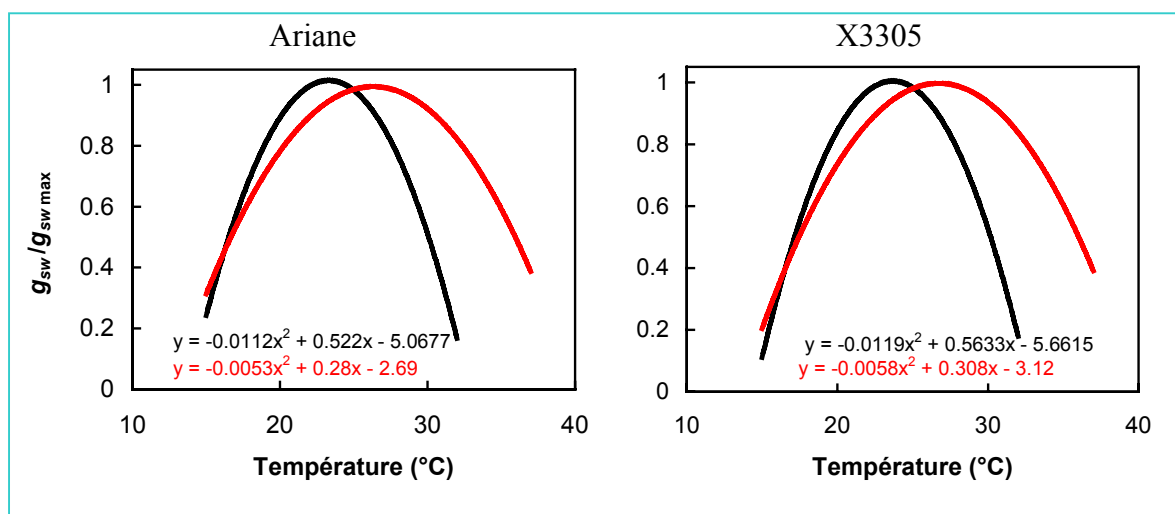


Figure IV.21. Nouvelle paramétrisation de la réponse de la conductance stomatique à la température foliaire pour le cultivar Ariane à gauche et pour le cultivar X3305 à droite. Dans chaque cas, la courbe noire correspond à la paramétrisation déterminée initialement (cf. chapitre III) et la courbe rouge à la paramétrisation utilisée dans la suite du travail.

transpiration à midi (pour les journées du 16 au 18 juin), puis a eu tendance à légèrement sur-estimer la transpiration en fin d'après-midi, du fait du retard dans la baisse du taux de transpiration comparativement aux observations. A l'échelle journalière, la transpiration moyenne sur ces 4 journées a été sur-estimée de 7% (Fig. IV.24). Pour le cultivar Braeburn, une différence de la qualité des estimations a également été observée entre arbres. En effet, pour l'arbre Braeburn 63, le modèle a prédit correctement l'évolution journalière de la transpiration pour la période du 11 et 12 juin (pour ces 2 jours : RMSE = 0.35, biais = -0.13) mais l'a sous-estimée pour les journées du 9 et 10 juin (pour l'ensemble des 4 jours : RMSE = 0.55, biais=-0.34, Fig. IV.19). Les différences entre observations et estimations résident dans la prise en compte des variations des paramètres environnementaux par le modèle. En effet, l'augmentation des niveaux maximum de transpiration estimés par le modèle entre le 9 et le 12 juin (Fig. IV.19) est fortement liée à la prise en compte par le modèle de l'augmentation du *VPD* et de la température durant cette même période (Fig IV.7). Or cette augmentation n'a pas été vérifiée dans les mesures. A l'échelle journalière, la transpiration moyenne pour ces 4 journées a donc été sous-estimée de 18% (Fig. IV.24). Pour l'arbre Braeburn 54, RATP a correctement estimé l'évolution de la transpiration en début et en fin de journée (Fig. IV.20) mais a nettement sous-estimé les valeurs maximales (du 15 au 18 juin). A l'échelle journalière, la transpiration moyenne sur ces 4 journées a été sous-estimée de 28% (Fig. IV.24).

Concernant les cultivars Ariane et X3305, les estimations de transpiration ont été correctes pour certaines périodes, comme c'est le cas des journées du 9 et 11 juin pour les arbres Ariane A5.2 et X3305 D3.3 (Fig. IV.19), des débuts de journée pour les arbres Ariane C2.1 et X3305 B6.4 (Fig. IV.20), et de la journée du 15 juin pour l'arbre Ariane C2.1. Lors de la journée du 10 juin, le modèle a surestimé la transpiration pour les arbres Ariane A5.2 et X3305 D3.3 (Fig. IV.19). Lors des autres journées, les estimations du modèle ont totalement décroché, atteignant parfois même des valeurs nulles (17 et 18 juin pour Ariane C2.1 et X3305 B6.4). Les valeurs de RMSE ressortant des comparaisons entre estimations et observations pour ces arbres ont été comprises entre 1.66 et 1.76 et celles des biais entre -1.15 et -0.95. Ce comportement a été particulièrement observé lors de journées chaudes et sèches : la réduction de la transpiration était d'autant plus forte que la température d'air était plus élevée. Ceci révèle donc une mauvaise correspondance entre les réponses caractérisées à l'échelle de la feuille, qui montraient une forte réduction de la conductance stomatique avec la température (*cf.* chapitre III, Fig. III.7) et les réponses à l'échelle de la branche qui présentent de fort niveaux de transpiration même à haute température. A l'échelle journalière, selon les

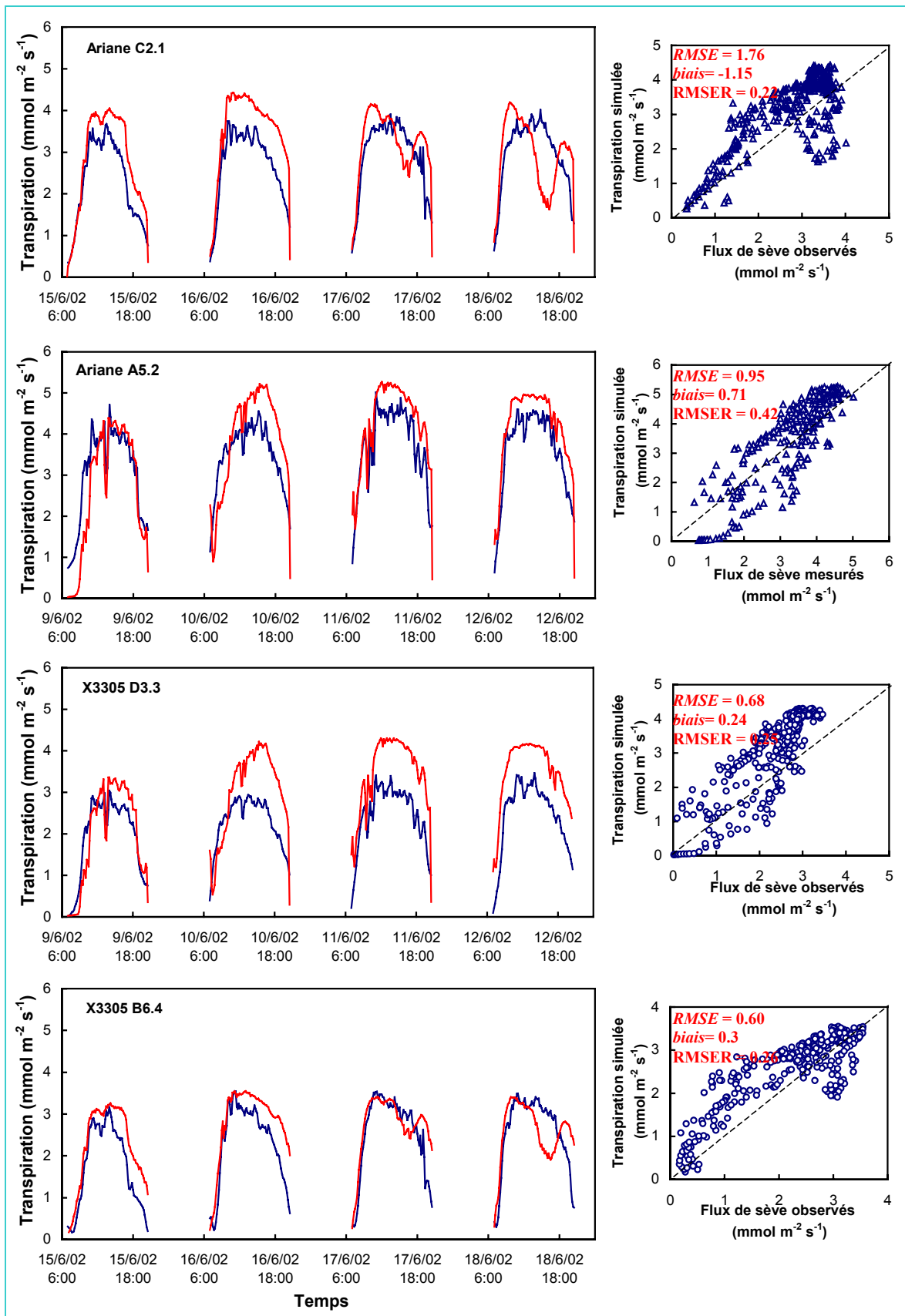


Figure IV.22. Comparaison entre les mesures de flux de sève 2002 (—) (1 branche par arbre et par cultivar pour les 2 cultivars : Ariane et X3305) et les estimations du modèle RATP avec une nouvelle paramétrisation (—).

Pour chaque graphique de corrélation, la diagonale représente la droite 1 :1 de corrélation.

arbres, la transpiration moyenne pour les 4 journées a été estimée par le modèle entre -50% et + 3% par rapport aux valeurs observées (Fig. IV.24).

Dans le cas des arbres des cultivars Ariane et X3305, une recherche empirique de nouveaux paramètres de réponse de la conductance stomatique à la température a dû être entreprise afin d'améliorer la convergence entre les observations et les valeurs prédites par le modèle RATP. Diverses combinaisons ont été testées, en faisant varier la température optimale et l'intensité de la réponse aux variations thermiques (courbure de la parabole d'ajustement). Trois températures optimales ont été testées pour chacun de ces 2 cultivars : la température initialement paramétrée, et la même valeur accrue de +3°C ou +6°C. Trois valeurs de courbure ont également été testées : la courbure initiale, et 2 valeurs moins fortes déterminées de manière empirique. Les effets de chaque paramétrage sur la qualité des estimations de la transpiration sont présentés dans le Tableau IV.6. Les valeurs des RMSE et des biais ressortant de chacune de ces estimations pour les arbres Ariane C2.1 et X3305 B6.4 y sont reportées. La combinaison de paramètres associant la température optimale +3°C et la courbure 2 a été choisie pour chacun des 2 cultivars. Les nouvelles équations sont présentées dans la Figure IV.21. Les estimations portant sur les arbres Ariane C2.1 et A5.2 et X3305 D3.3 et B6.4 avec ce nouveau jeu de paramètres sont présentées dans la Figure IV.22. Les estimations de la transpiration des branches ont été nettement améliorées. En effet, pour l'ensemble des arbres des 2 cultivars, la RMSE a été comprise entre 0.6 et 0.95, et le biais entre 0.24 et 0.71. Les estimations ont présenté des profils d'évolution similaires aux observations, avec une légère surestimation des valeurs maximales de transpiration en milieu de journée pour l'ensemble des arbres (et particulièrement pour l'arbre X3305 D3.3).

Pour les arbres Ariane C2.1 et X3305 B6.4, lors des journées du 17 juin et plus particulièrement du 18 juin, une diminution de la transpiration estimée a été observée entre 12h et 16h, alors que les valeurs observées ont été nettement plus fortes. Pendant cette période, nous pouvons indiquer que de fortes valeurs de *VPD* ont été enregistrées (supérieures à 3.5 kPa, Fig. IV.9). La réponse de la conductance stomatique de la feuille au *VPD* semble donc avoir été paramétrée de manière trop sévère dans le modèle. Cependant les niveaux de *VPD* pour lesquels un décrochage des estimations est observé ont été rarement atteints. Des essais d'une meilleure paramétrisation de la réponse de la conductance stomatique au *VPD* ont été réalisés (résultats non présentés), mais ils n'ont pas permis d'améliorer les estimations, car ce qui est gagné pour les fortes valeurs de *VPD* s'accompagne alors d'une forte surestimation de la transpiration pour les faibles valeurs. Nous avons donc finalement choisi de ne pas modifier les paramètres de la réponse au *VPD*.

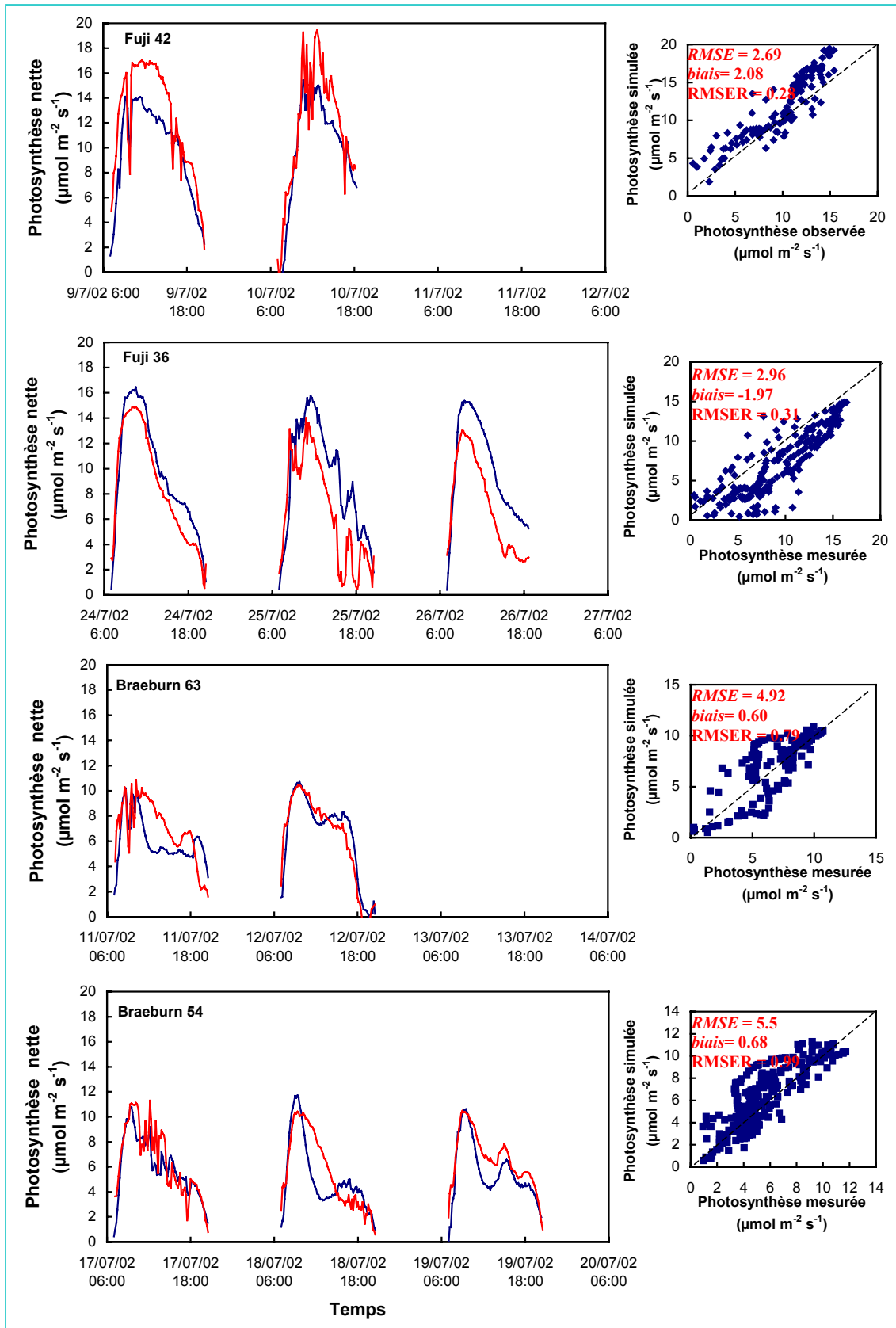


Figure IV.23. Comparaison entre les mesures de photosynthèse 2002 (—) (1 branche par arbre et par cultivar pour les 2 cultivars : Fuji et Braeburn) et les estimations du modèle RATP (—).

Pour chaque graphique de corrélation, la diagonale représente la droite 1:1 de corrélation.

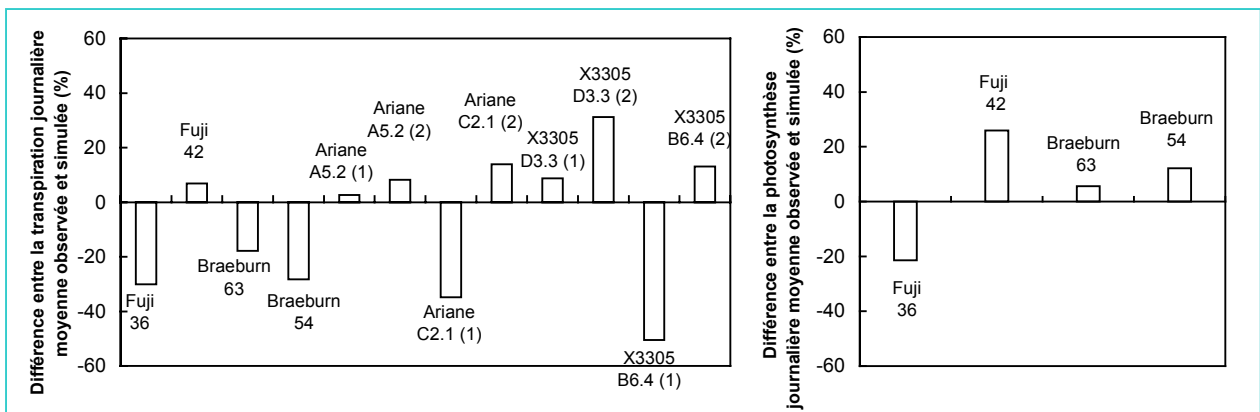


Figure IV.24. Différences (%) entre observations et estimations de la quantité d'eau transpirée par jour et de la quantité de CO₂ assimilée par jour et par arbre (moyenne de 4 journées consécutives en 2002). Le zéro correspond aux observations pour chacune des branches analysées. Les branches notées (1) correspondent aux estimations réalisées avec la paramétrisation initiale, et les branches notées (2) aux estimations avec la nouvelle paramétrisation (*cf.* Fig. IV.21).

Avec la nouvelle paramétrisation de la réponse foliaire à la température, à l'échelle journalière, et selon les arbres, la transpiration moyenne sur les 4 journées a été surestimée par le modèle de +8% à +31% par rapport aux valeurs observées (Fig. IV.24). On peut noter que les nouvelles valeurs de température optimale déterminées pour Ariane et X3305 (26.3°C et 26.7°C respectivement), rapprochent les réponses de ces cultivars de celles de Fuji et Braeburn.

En 2003, les estimations de la transpiration ont été réalisées pour 2 branches par arbre et 2 arbres par cultivar, pour Ariane et X3305 avec les nouveaux paramètres de réponse de la conductance stomatique à la température (annexe 3). Les résultats ont été globalement peu satisfaisants. Les mesures acquises en 2003 l'ont été au pas de temps de 3 minutes alors que les données micrométéorologiques et donc les estimations l'ont été au pas de temps semi-horaire (une partie des données micrométéorologiques a été acquise par une centrale Pulsonic de secours). Ceci a pu engendrer également des différences entre observations et estimations : les observations enregistrées toutes les trois minutes sont plus fluctuantes car elles répondent aux variations environnementales à des pas de temps plus courts que les estimations réalisées à partir de variables environnementales moyennées par périodes de 30 minutes. Nous avons d'ailleurs constaté que les journées où la transpiration est la moins bien estimée sont celles où les conditions de température et surtout de *VPD* ont été très fluctuantes.

c. Estimations de la photosynthèse des branches par le modèle RATP

En 2002 le modèle RATP a globalement assez bien estimé les évolutions journalières de la photosynthèse, ainsi que le montrent les mesures réalisées avec les branch bags (système 1) pour les arbres Fuji 36 et 42 et Braeburn 54 et 63 (Fig. IV.23). Les valeurs de RMSE entre valeurs estimées et observées ont été comprises entre 2.69 et 5.5, et les biais entre -1.97 et +2.08 selon les arbres. A l'échelle journalière, le modèle a estimé la photosynthèse moyenne sur les différentes journées à -21% pour l'arbre Fuji 36, à +26% pour Fuji 42, à +6% pour l'arbre Braeburn 63 et à +12% pour l'arbre Braeburn 54 par rapport aux valeurs observées (Fig. IV.24). Pour tous les arbres, une très bonne estimation de l'accroissement de la photosynthèse nette en début de journée est assurée par le modèle, ainsi que la forme générale de l'évolution journalière. Cependant quelques différences entre observations et estimations ont été observées. En effet, notamment pour l'arbre Fuji 36, une sous-estimation de la photosynthèse maximale par le modèle a été observée, alors qu'une surestimation a été constatée lors de certaines journées pour les arbres Fuji 42, Braeburn 63 et Braeburn 54.

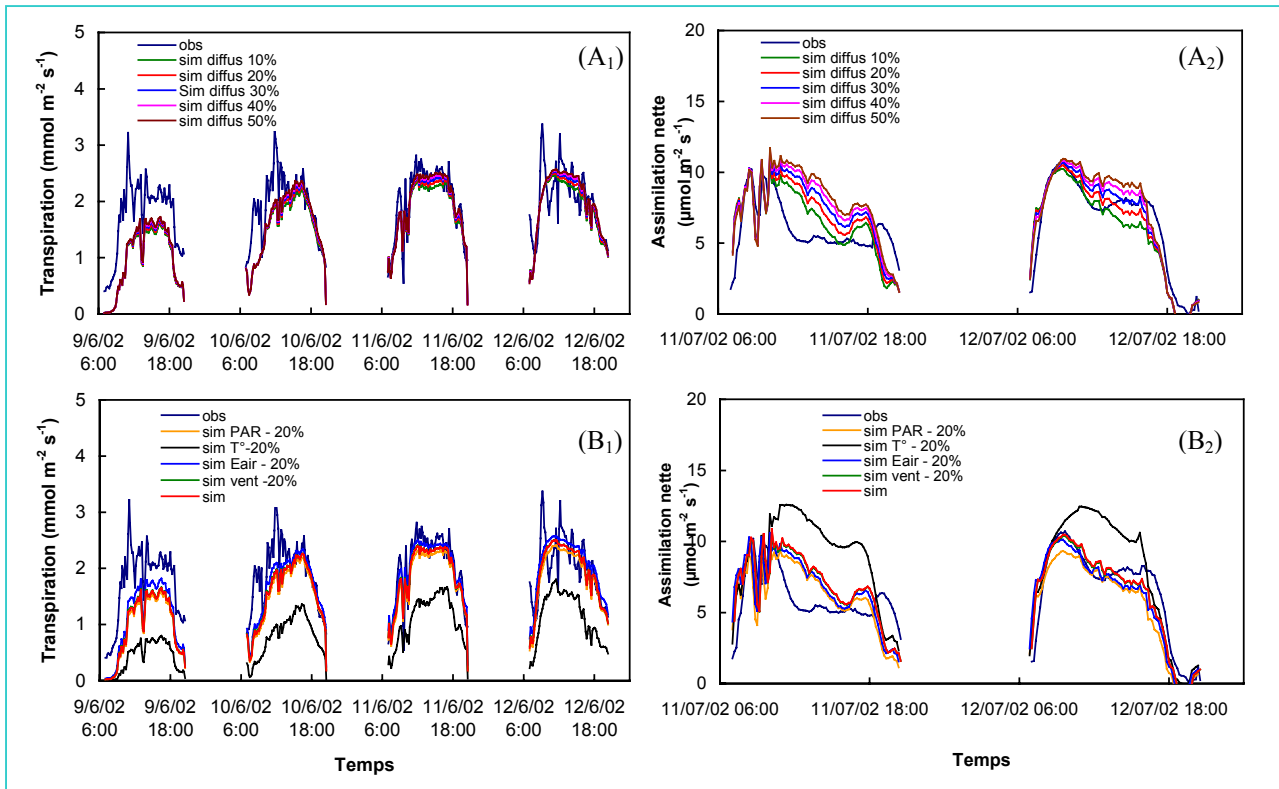


Figure IV.25. Analyse de sensibilité du modèle aux variables environnementales : sensibilité des estimations de transpiration et de photosynthèse de l'arbre Braeburn 63 en 2002 aux variations de proportion de rayonnement diffus (de 10 à 50% du PAR direct)(A₁ et A₂) sans modification du rayonnement direct et à la diminution de 20% de chaque condition environnementale : PAR direct, Température d'air (T°), pression de vapeur d'eau dans l'air (E air) et la vitesse de vent (B₁ et B₂).

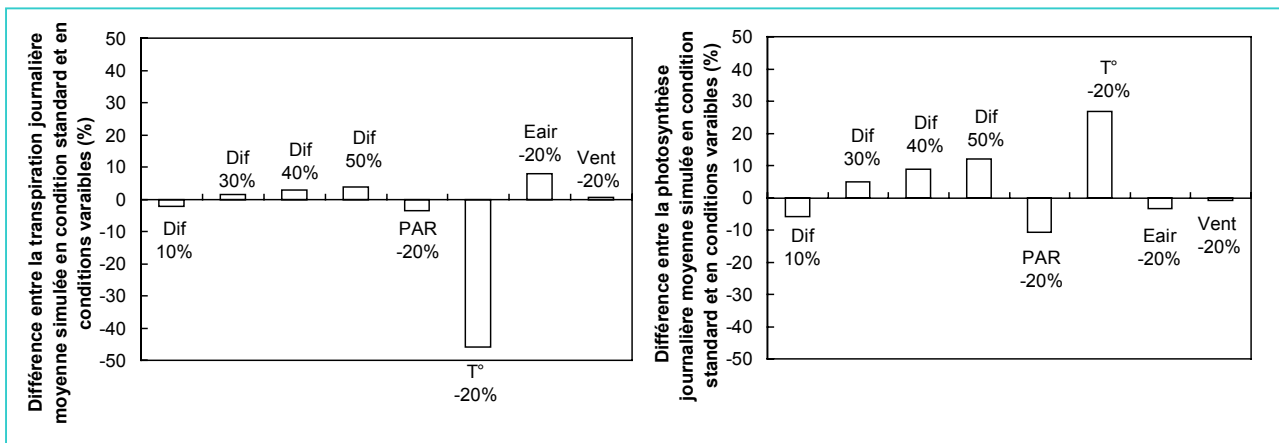


Figure IV.26. Différences (%) de quantité d'eau transpirée par jour et de quantité de CO₂ assimilée par jour et par arbre (moyenne de 4 journées consécutives) entre les estimations de la branche Braeburn 63 réalisées avec les variables micrométéorologiques réelles et celles réalisées en modifiant les paramètres environnementaux. Le zéro correspond à l'estimation de la branche B63 en condition réelle.

En 2003, l'évolution journalière de la photosynthèse n'a été que médiocrement estimée par RATP en comparaison aux mesures (Annexe 3). Les mêmes raisons que celles invoquées pour les mesures de transpiration (§ précédent) ont pu jouer un rôle sur la qualité de ces corrélations.

4. Analyse de sensibilité du modèle RATP

Nous avons choisi de réaliser cette analyse de sensibilité sur l'arbre Braeburn 63 en 2002, pour lequel de bonnes corrélations entre estimations et observations ont été observées à la fois pour la transpiration et la photosynthèse.

Sensibilité aux variables microclimatiques

Toutes les estimations initialement présentées ont été réalisées en forçant la part du rayonnement diffus à une valeur constante de 20% du rayonnement direct. Dans un premier temps, nous avons étudié l'impact de la variation de la proportion du rayonnement diffus sur les estimations (Fig. IV.25). Cinq niveaux de rayonnement diffus ont été testés, de 10% à 50% du rayonnement direct, représentant une gamme de situations observables en période estivale sous le climat méditerranéen (conditions souvent très ensoleillées avec une faible part de rayonnement diffus). L'augmentation de la part de rayonnement diffus sans modification de la valeur initiale du rayonnement direct se traduit par une augmentation des valeurs estimées de transpiration et de photosynthèse. Mais le modèle s'est avéré peu sensible à la proportion de diffus, puisque pour une forte augmentation de celle-ci (part de diffus = 50%), les valeurs estimées ont augmenté en moyenne de 4% pour la transpiration moyenne journalière et de 12% pour la photosynthèse moyenne journalière (Fig. IV.26). Le modèle est donc modérément sensible à la proportion de rayonnement diffus.

Nous avons par ailleurs étudié l'impact d'une réduction de 20% de différentes variables microclimatiques comme le rayonnement direct, la température de l'air en °C, la pression de vapeur d'eau dans l'air et la vitesse du vent (Fig. IV.25).

Les résultats ont mis en évidence un rôle négligeable des variations de la vitesse du vent sur les estimations de RATP (impact de moins de 1% sur la transpiration et la photosynthèse moyenne journalière, Fig. IV.26). Une diminution de 20% du rayonnement direct a eu un rôle plus important sur les estimations du modèle puisqu'elle a provoqué une diminution moyenne de 4% des valeurs estimées de transpiration et de 11% pour celles de la photosynthèse moyenne journalière (Fig. IV.26). L'impact d'une diminution d'intensité de

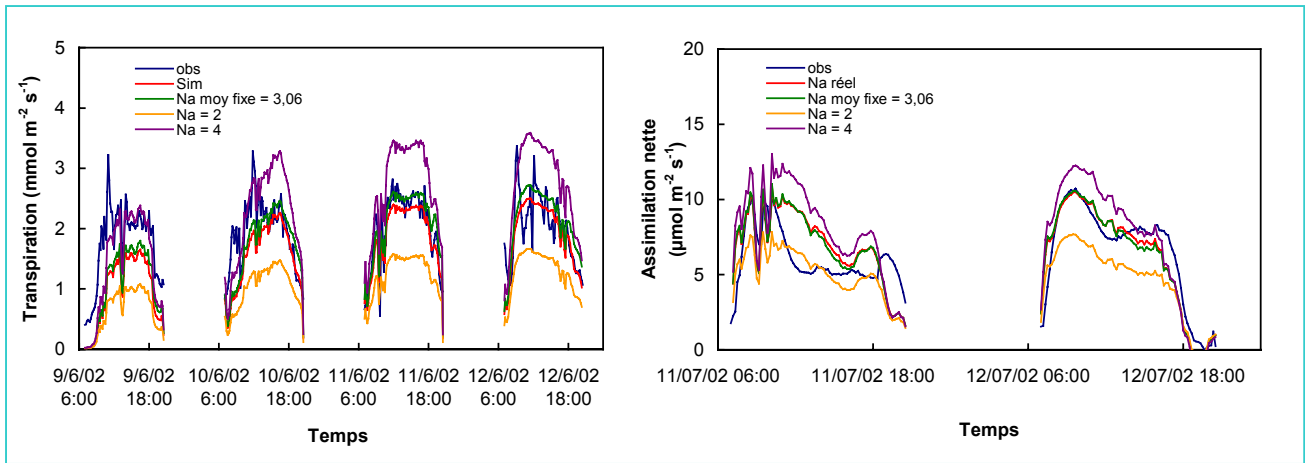


Figure IV.27. Analyse de sensibilité du modèle aux variations de teneur surfacique en azote foliaire : variations des estimations de transpiration (A) et de photosynthèse (B) de l'arbre Braeburn 63 en 2002 en réponse aux variations de teneur en azote surfacique foliaire (de 2 à 4 g m^{-2})

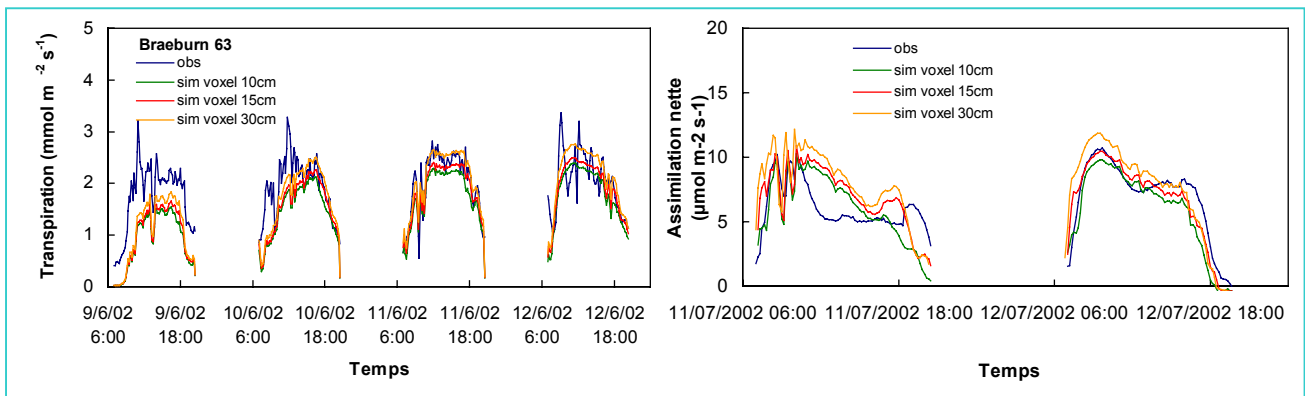


Figure IV.28. Analyse de sensibilité du modèle aux variations de taille des voxels : variations des estimations de transpiration et de photosynthèse de l'arbre Braeburn 63 en 2002 en réponse à la définition de la taille des voxels (10, 15 et 30cm) pour décomposer la géométrie de la maquette de l'arbre

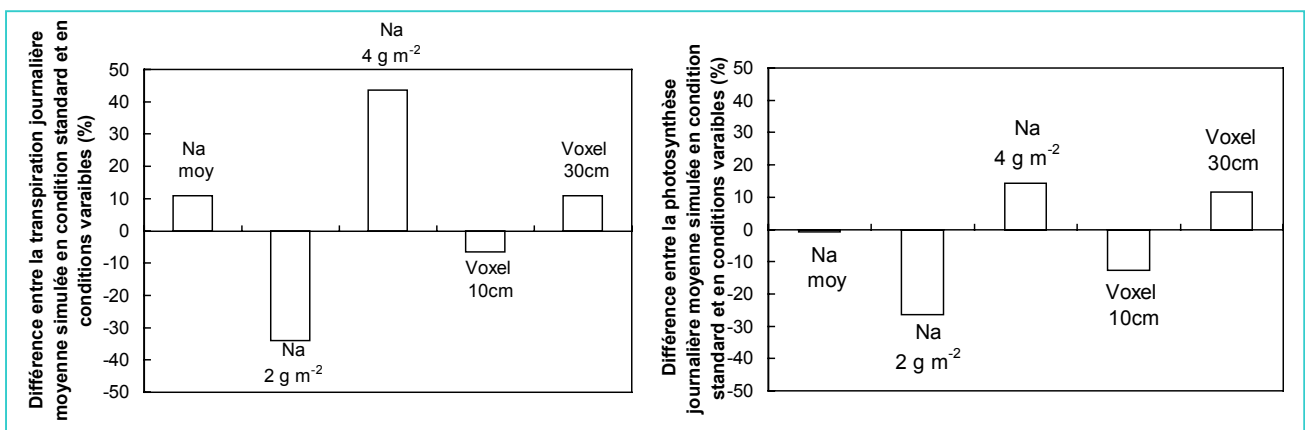


Figure IV.29. Différences (%) de quantité d'eau transpirée par jour et de quantité de CO_2 assimilée par jour et par arbre (moyenne de 4 journées consécutives) entre les estimations de la branche Braeburn 63 réalisées en conditions réelles et celles réalisées en modifiant les paramètres de taille des voxels et de teneur en azote par voxel. Le zéro correspond à l'estimation de la branche de l'arbre Braeburn 63 avec les paramètres initiaux.

20% du rayonnement direct s'est avérée d'autant plus forte que l'intensité de celui-ci était faible. En effet, une diminution de 20% du rayonnement PAR dans la zone de saturation lumineuse a entraîné une faible variation de la conductance stomatique, donc de la photosynthèse et de la transpiration, tandis qu'une diminution de 20% dans la période de plus faible intensité lumineuse journalière a produit de plus importantes modifications. En ce qui concerne la réponse aux variations de pression de vapeur d'eau dans l'air, une diminution de 20% de cette variable d'entrée (correspondant à une augmentation du VPD) a entraîné une augmentation des valeurs estimées de la transpiration moyenne journalière de 8% et une diminution de celles de la photosynthèse de 3%. Par ailleurs, une diminution de 20% de la température d'air en °C, correspondant à une diminution moyenne de moins de 2% en °Kelvin, a eu un important impact sur les variables de sortie du modèle. En effet, cette modification a entraîné une diminution de 46% de la transpiration moyenne journalière, et une augmentation de 27% de la photosynthèse nette moyenne journalière.

Sensibilité aux variations d'azote foliaire

La teneur moyenne surfacique en azote foliaire par voxel, déterminée en fonction des valeurs de STAR d'après les résultats de la Figure IV.17, constitue une variable d'entrée dans le fichier leafarea du modèle (cf. § IV.B.3.b). L'étude de l'impact de la variation de ce paramètre N_a sur les estimations de transpiration et de photosynthèse de l'arbre Braeburn 63 a été réalisée (Fig. IV.27). Trois valeurs ont été testées comparativement : la valeur moyenne effective de N_a foliaire de l'arbre ($3,06 \text{ g m}^{-2}$), mais rendue constante pour chaque voxel, une valeur inférieure de 33% (2 g m^{-2}) et une valeur supérieure de 33% (4 g m^{-2}). Les résultats ont montré une forte dépendance des estimations du modèle RATP à ce paramètre, surtout pour la transpiration. En effet, les estimations réalisées avec une valeur de 2 g m^{-2} ont été inférieures de 34% en moyenne pour la transpiration moyenne journalière et de 27% pour la photosynthèse moyenne journalière par rapport aux estimations en conditions initiales (Fig. IV.29). Les estimations réalisées avec une valeur de N_a de 4 g m^{-2} ont été supérieures de 44% pour la transpiration moyenne journalière et de 14% pour la photosynthèse moyenne journalière par rapport aux estimations en conditions initiales. Par contre, l'affectation à chaque voxel de valeurs de N_a inférées à partir du rayonnement intercepté joue un rôle moins important sur les estimations de la transpiration et de la photosynthèse puisque celles qui ont été réalisées avec la valeur fixe de $3,06 \text{ g m}^{-2}$ dans chaque voxel n'ont différé que de 11%

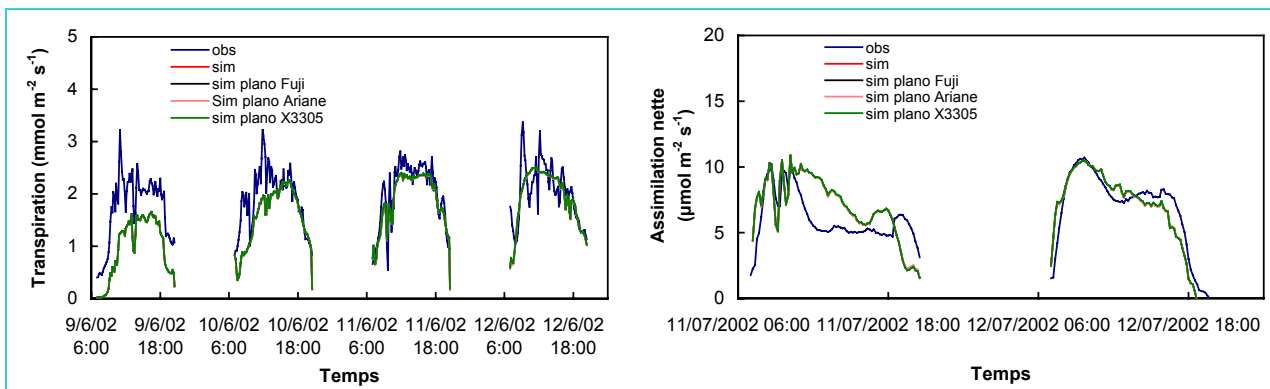


Figure IV.30. Analyse de sensibilité du modèle aux variations d'orientation des feuilles : variations des estimations de transpiration et de photosynthèse de l'arbre Braeburn 63 en 2002 en réponse à la substitution des paramètres de distribution de surface foliaire de Fuji, Ariane et X3305.

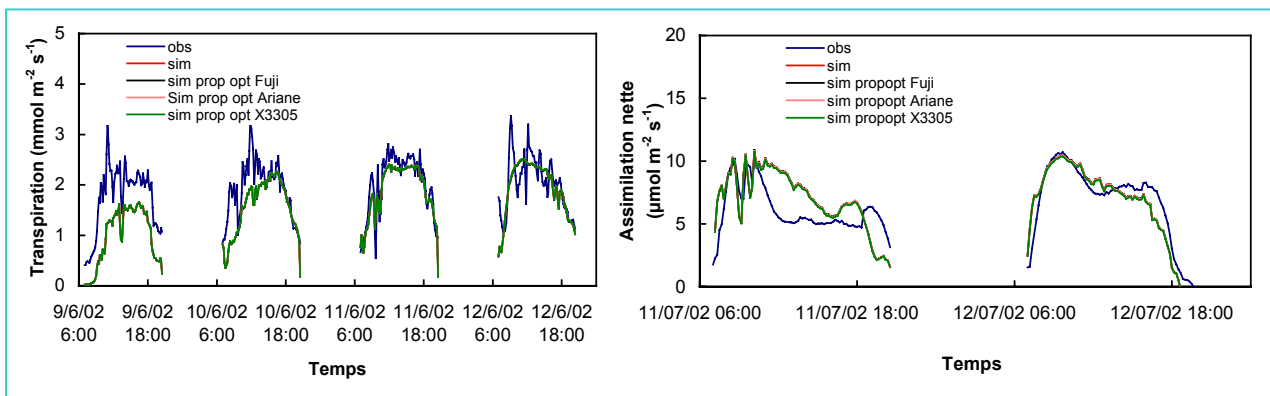


Figure IV.31. Analyse de sensibilité du modèle aux variations des propriétés optiques foliaires : variations de estimations de transpiration et de photosynthèse de l'arbre Braeburn 63 en 2002 en réponse à la substitution des paramètres de propriétés optiques foliaires de Fuji, Ariane et X3305.

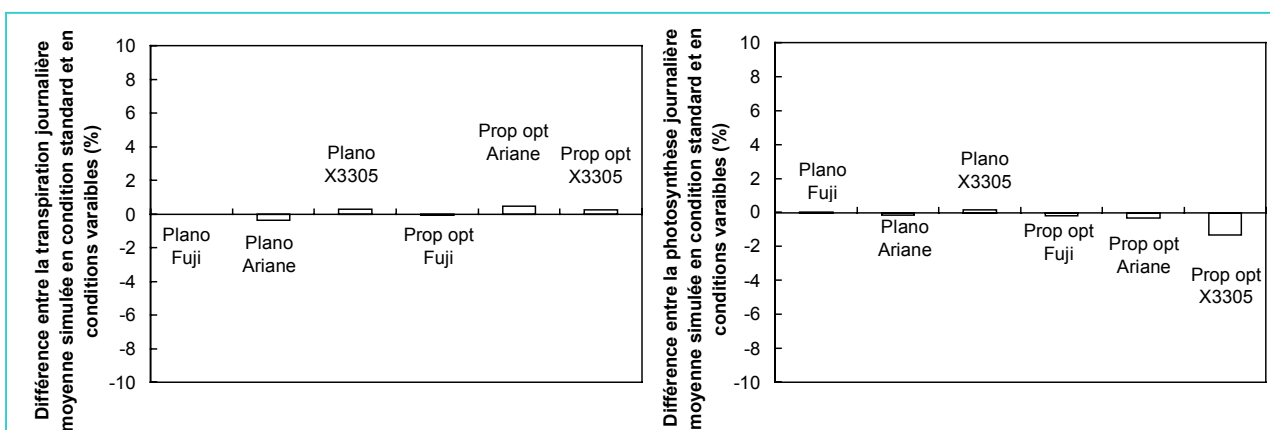


Figure IV.32. Différences (%) de quantité d'eau transpirée par jour et de quantité de CO₂ assimilée par jour et par arbre (moyenne de 4 journées consécutives) entre les estimations de la branche Braeburn 63 réalisées en conditions réelles et celle réalisées en remplaçant les paramètres d'orientation des feuilles et de propriétés optiques des feuilles par ceux des autres cultivars. Le zéro correspond à l'estimation de la branche B63 avec les paramètres initiaux.

pour la transpiration moyenne journalière et de moins de 1% pour la photosynthèse moyenne journalière.

Sensibilité du modèle à la dimension des voxels

La sensibilité des estimations du modèle aux variations de dimension des voxels a été évaluée (Fig. IV.28). Les variations des estimations de la transpiration et de la photosynthèse de l'arbre Braeburn 63 en 2002 ont été étudiées en réponse à une décomposition de la géométrie de la maquette de l'arbre en voxels de taille variable : 15 cm (arête initiale), 10 cm (-50%), et 30cm (+ 100%). Les résultats ont mis en évidence une nette influence de la taille des cellules 3D sur les estimations, puisque plus elles sont grandes et peu nombreuses, plus les valeurs estimées de transpiration et de photosynthèse sont élevées. Ainsi une réduction de 50% de la taille des voxel a entraîné une diminution de 7% des estimations de transpiration moyenne journalière et de 13% des estimations de photosynthèse moyenne journalière (Fig. IV.29). Une augmentation de 100% de la taille des voxels a entraîné une augmentation de 11% des estimations de transpiration moyenne journalière et de 12% des estimations de photosynthèse moyenne journalière. Nous avons constaté, en revanche, que la dimension des voxels n'a pas eu d'influence sur le patron d'évolution journalière de ces fonctions.

Sensibilité du modèle RATP à l'angle d'inclinaison des feuilles

La sensibilité du modèle aux variations de distribution de la surface foliaire en fonction des classes d'angle d'inclinaison de la normale des feuilles a été évaluée (Fig. IV.30). Pour cela les estimations pour l'arbre Braeburn 63 ont été réalisées en substituant aux propriétés de ses feuilles celles des cultivars Fuji, Ariane ou X3305. Rappelons que les variations rencontrées entre les cultivars concernant ces propriétés d'inclinaison foliaire étaient limitées (*cf.* Chapitre II.C.2.e). Le changement de ce paramètre a eu très peu de répercussions sur les estimations du modèle, puisque celles qui ont utilisé les paramètres des trois autres cultivars ont différé de moins de 1% des estimations initiales, que ce soit pour la transpiration ou pour la photosynthèse moyenne journalière (Fig. IV.32).

Sensibilité de RATP aux propriétés optiques des feuilles

La sensibilité du modèle aux variations des propriétés optiques foliaires a été évaluée (Fig. IV.31). Pour cela les estimations de transpiration et de photosynthèse ont été réalisées pour l'arbre Braeburn 63 en substituant les propriétés optiques des feuilles des cultivars Fuji, Ariane et X3305. Rappelons que peu de variations ont été rencontrées entre les cultivars

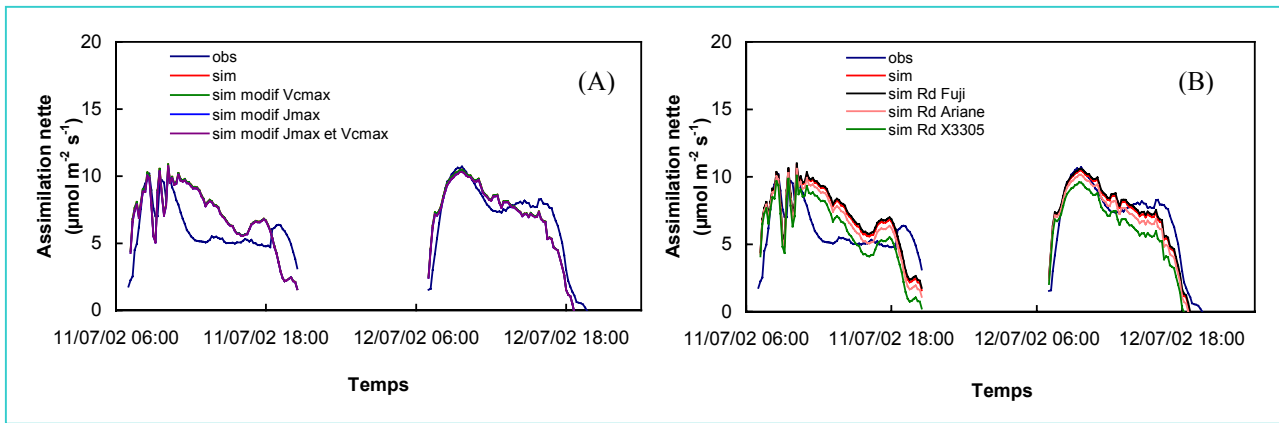


Figure IV.33. Analyse de sensibilité du modèle aux variations des paramètres du modèle de Farquhar : variations des estimations de photosynthèse de l'arbre Braeburn 63 en 2002 en réponse aux variations des paramètres de Farquhar (V_{cmax} et J_{max} en (A) et R_d en (B))

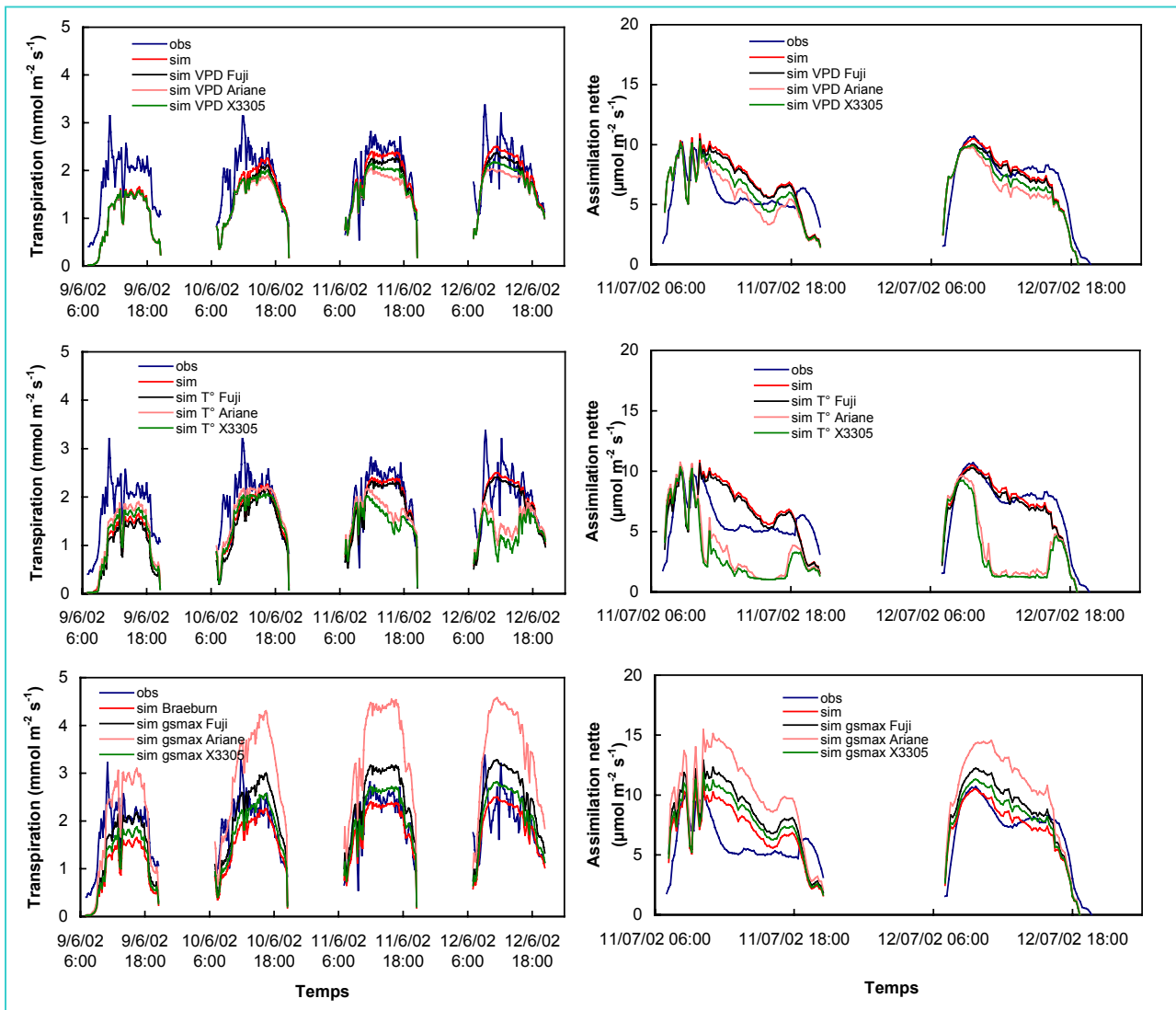


Figure IV.34. Analyse de sensibilité du modèle aux variations des paramètres du modèle de Jarvis : variations des estimations de transpiration et de photosynthèse de l'arbre Braeburn 63 en 2002 en réponse aux variations des paramètres de réponse de g_s au VPD, à la température et les paramètres de g_{smax} des cultivars Fuji, Ariane et X3305.

concernant la réflectance ou la transmittance moyennes dans le *PAR* ou le *NIR* (*cf.* chapitre III.D). Le changement de paramètres a eu très peu de répercussions sur les estimations par le modèle RATP, puisque la substitution des propriétés optiques des trois autres cultivars a produit moins de 1% de différence par rapport aux estimations initiales du modèle pour la transpiration moyenne journalière, et moins de 2% pour la photosynthèse moyenne journalière (Fig. IV.32).

Sensibilité aux propriétés de fonctionnement physiologique foliaire

La sensibilité du modèle RATP aux variations des propriétés fonctionnelles des feuilles a été évaluée. Dans un premier temps, la sensibilité des estimations de photosynthèse en réponse aux variations des paramètres J_{\max} , V_{cmax} et R_d du modèle de Farquhar a été étudiée (Fig. IV.33). Diverses combinaisons incluant des modifications de ces paramètres ont donc été comparées. Une réduction de 30% de la pente de la relation $V_{\text{cmax}} = f(N_a)$ a été réalisée de manière à obtenir un rapport J_{\max}/V_{cmax} proche de 2, valeur souvent rencontrée à la température de 25°C chez de nombreuses espèces (Dreyer *et al.*, 2001). Suite à cette modification, aucune différence des valeurs estimées n'a été observée. Cette absence de réponse résulte du fait que V_{cmax} n'intervient dans la réponse de la photosynthèse que pour de faibles concentrations en CO_2 interne (<150ppm), tandis que nos estimations ont été réalisées à la concentration de 350ppm. Dans un deuxième temps, la pente de la relation $J_{\max} = f(N_a)$ a été diminuée de 28% amenant le rapport J_{\max}/V_{cmax} à une valeur de 0.79. Les modifications intervenues suite à ce changement de paramètre ont différé de moins de 2% par rapport aux estimations faites avec les paramètres initiaux du modèle (Fig. IV.35). Enfin les estimations réalisées avec un jeu de paramètres combinant les 2 modifications précédentes, ramenant le rapport J_{\max}/V_{cmax} à une valeur très proche de la valeur initiale, se sont montrées quasi équivalentes aux estimations résultant de la modification de J_{\max} seule.

Par ailleurs, la sensibilité des estimations de la photosynthèse par le modèle RATP aux modifications des paramètres de la relation $R_d = f(N_a)$ a été évaluée (Fig. IV.33). Les estimations pour l'arbre Braeburn 63 ont été réalisées en utilisant en substitution les relations établies pour les cultivars Fuji, Ariane et X3305. Les estimations ont montré un net changement suite à ces modifications. Les valeurs estimées de la photosynthèse nette ont été peu modifiées (augmentation de 2% de la photosynthèse moyenne journalière, Fig. IV.35) avec la paramétrisation établie pour Fuji, mais de manière plus importante avec les paramètres du cultivar Ariane (réduction de 6%) et surtout ceux du cultivar X3305 (réduction de 17%).

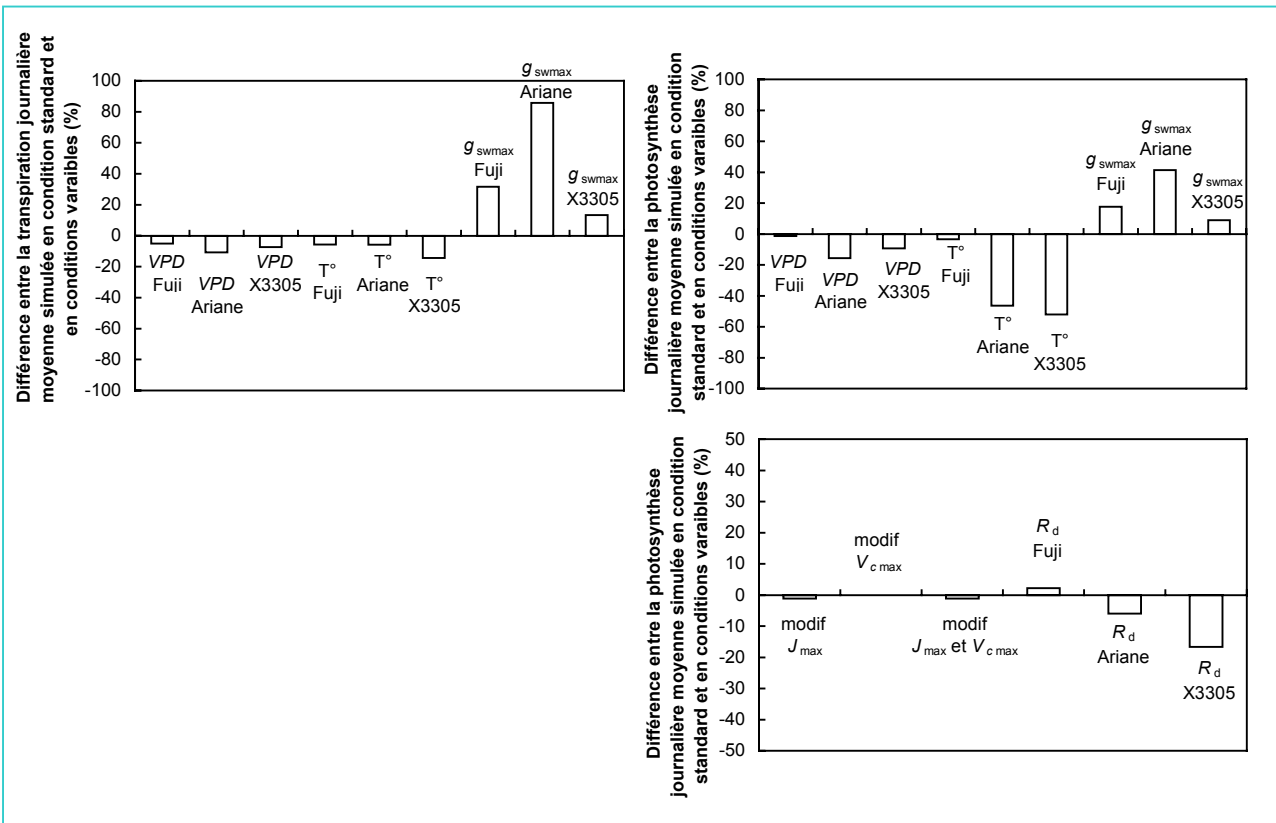


Figure IV.35. Différences (%) de quantité d'eau transpirée par jour et de quantité de CO₂ consommée par jour et par arbre (moyenne de 4 journées consécutives) entre les estimations de la branche Braeburn 63 réalisées en conditions réelles et celles réalisées en remplaçant les paramètres du modèle de Jarvis et les paramètres du modèle de Farquhar par ceux des autres cultivars. Le zéro correspond à l'estimation de la branche de l'arbre Braeburn 63 en condition réelle.

La sensibilité du modèle RATP aux variations des paramètres du modèle de Jarvis (*i.e.* réponses de la conductance stomatique relative à la température et au VPD et réponse de la conductance stomatique maximale à N_a) a été étudiée (Fig. IV.34). Comme précédemment, l'analyse de sensibilité a consisté à évaluer l'effet de la substitution des paramètres déterminés pour Fuji, Ariane et X3305 sur les estimations de la transpiration et de la photosynthèse pour l'arbre Braeburn 63 en 2002. La sensibilité du modèle RATP au paramètre de réponse de la conductance stomatique au VPD est élevée. Les résultats ont montré une variation d'autant plus importante de la transpiration estimée que les valeurs de VPD atteintes au cours de la journée étaient élevées. Les différences observées entre cultivars pour les estimations de la transpiration et de la photosynthèse ont atteint environ 11% pour la transpiration moyenne journalière et 16% pour la photosynthèse moyenne journalière (Fig. IV.35). Les valeurs estimées de la transpiration et de la photosynthèse nette ont été réduites par la substitution des paramètres de fonctionnement des autres cultivars selon l'ordre suivant : Fuji, X3305 et Ariane, du moins sensible au plus sensible.

L'analyse de sensibilité du modèle au paramètre de réponse de la conductance stomatique à la température, a révélé une forte sensibilité de RATP à ce paramètre, affectant les estimations de la transpiration et de la photosynthèse (Fig. IV.34). En effet, pour des températures élevées, les estimations de la transpiration et de la photosynthèse de Braeburn ont été fortement affectées par la substitution des paramètres initialement établis pour les cultivars Ariane et X3305. La courbe de réponse de la conductance stomatique à la température étant de type parabolique, les valeurs estimées sont rapidement affectées lorsque l'on s'éloigne de la température optimale. Avec la nouvelle paramétrisation des réponses foliaires des cultivars Ariane et X3305 à la température, proche de celle de Fuji et Braeburn, les différences ont été moins importantes (résultats non présentés). La réponse à la température joue à la fois un rôle sur les niveaux maximum mais également sur les profils d'évolution journalière.

La sensibilité du modèle RATP au paramètre de réponse de la conductance stomatique maximale à la teneur surfacique en azote foliaire est présentée en bas de la Figure IV.34. Les estimations de la transpiration et de la photosynthèse montrent une forte sensibilité à ce paramètre. La modification de la relation $g_{swmax} = f(N_a)$ a eu une forte influence sur les valeurs maximales des estimations mais pas sur le profil d'évolution journalière (Fig. IV.34). Les valeurs estimées de la transpiration et de la photosynthèse nette ont été augmentées par la substitution des paramètres de fonctionnement des autres cultivars dans l'ordre suivant :

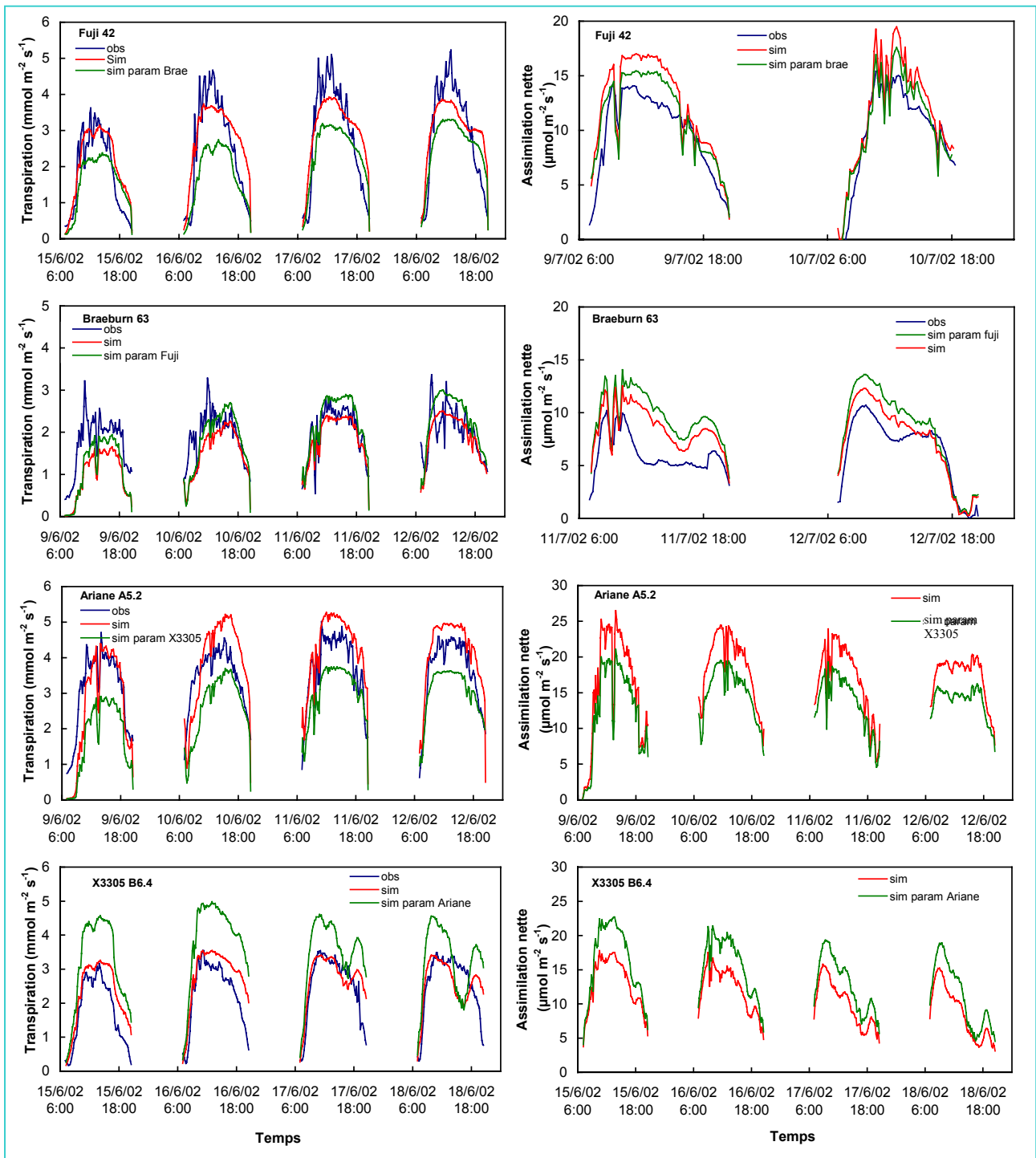


Figure IV.36. Comparaison des estimations de transpiration et de photosynthèse pour un arbre par cultivar en 2002, en croisant 2 à 2 les paramètres de fonctionnement sur l'architecture des cultivars : Fuji et Braeburn d'une part et Ariane et X3305 d'autre part sans modifier les teneurs en azote par voxel de chacun des arbres.

X3305, Fuji et Ariane, du moins sensible au plus sensible. L'augmentation a atteint 86% pour la transpiration moyenne journalière et 41% pour la photosynthèse moyenne journalière (Fig. IV.35).

5. Comparaison des architectures et du fonctionnement des cultivars

Sensibilité du modèle RATP aux paramètres de fonctionnement.

L'étude de la sensibilité du modèle RATP aux variations des paramètres de fonctionnement foliaire (comprenant orientation foliaire, propriétés optiques foliaires et fonctionnement stomatique et photosynthétique des feuilles) a été réalisée par groupe de 2 cultivars, c'est à dire en croisant les estimations de la transpiration et de la photosynthèse nette des branches de Fuji avec les paramètres de fonctionnement de Braeburn et inversement, d'une part, et en croisant les estimations relatives aux branches de Ariane avec les paramètres de fonctionnement de X3305 et inversement, d'autre part. Les effets de ces permutations sur les estimations du fonctionnement des branches sont présentées dans la Figure IV.36. Les résultats ont montré de fortes différences : les évolutions journalières ont montré une dynamique similaire mais des valeurs maximales différentes. En effet, les paramètres de fonctionnement du cultivar Fuji appliqués à Braeburn ont permis d'obtenir des niveaux supérieurs de transpiration moyenne journalière et de photosynthèse moyenne journalière (respectivement +18% à +23% et +11% à +13% selon les branches et les conditions environnementales, Fig. IV.37). De même, les paramètres de fonctionnement du cultivar Ariane appliqués à X3305 ont permis d'obtenir des niveaux supérieurs de transpiration moyenne journalière et de photosynthèse moyenne journalière (respectivement +30% à +33% et +20% à +29% selon les branches et les conditions environnementales, Fig. IV.37).

Les variables fonctionnelles jouent donc également un rôle prépondérant dans les niveaux de fonctionnement des arbres.

Sensibilité du modèle RATP à l'architecture

Nous avons choisi de réaliser l'étude de la sensibilité du modèle RATP aux variables architecturales sur les cultivars Fuji et Braeburn, puisque la géométrie de ces arbres est quasi stabilisée étant donné leur âge. Le choix s'est porté sur les arbres Fuji 42 et Braeburn 63, pour lesquels les estimations ont été proches des valeurs mesurées. Toutes les estimations ont été

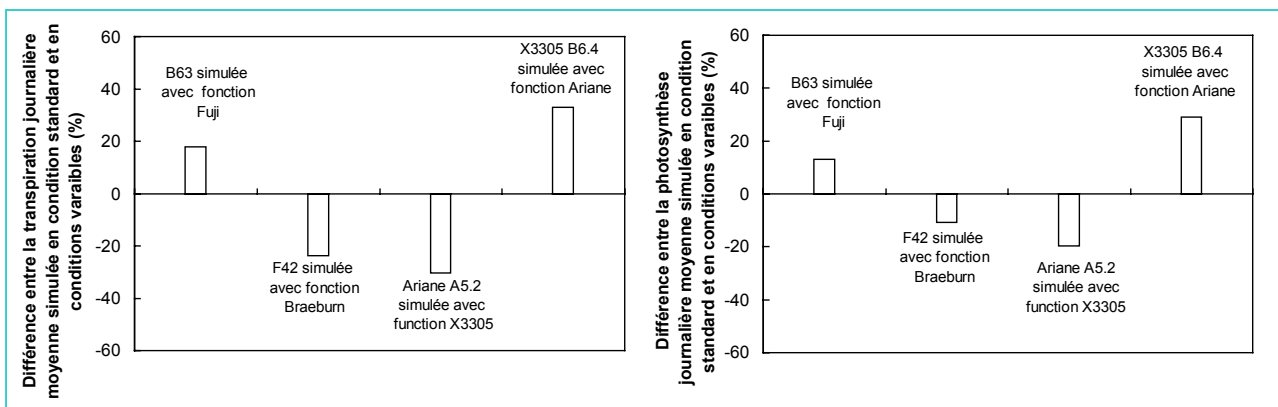


Figure IV.37. Différences (%) de quantité d'eau transpirée par jour et de quantité de CO₂ assimilée par jour et par arbre (moyenne de 4 journées consécutives) entre les estimations de la branche avec ses propriétés de fonctionnement et les estimations de la branche avec les propriétés de fonctionnement d'un autre cultivar. Le zéro représente l'estimation de la branche notée correspondante avec la paramétrisation initiale.

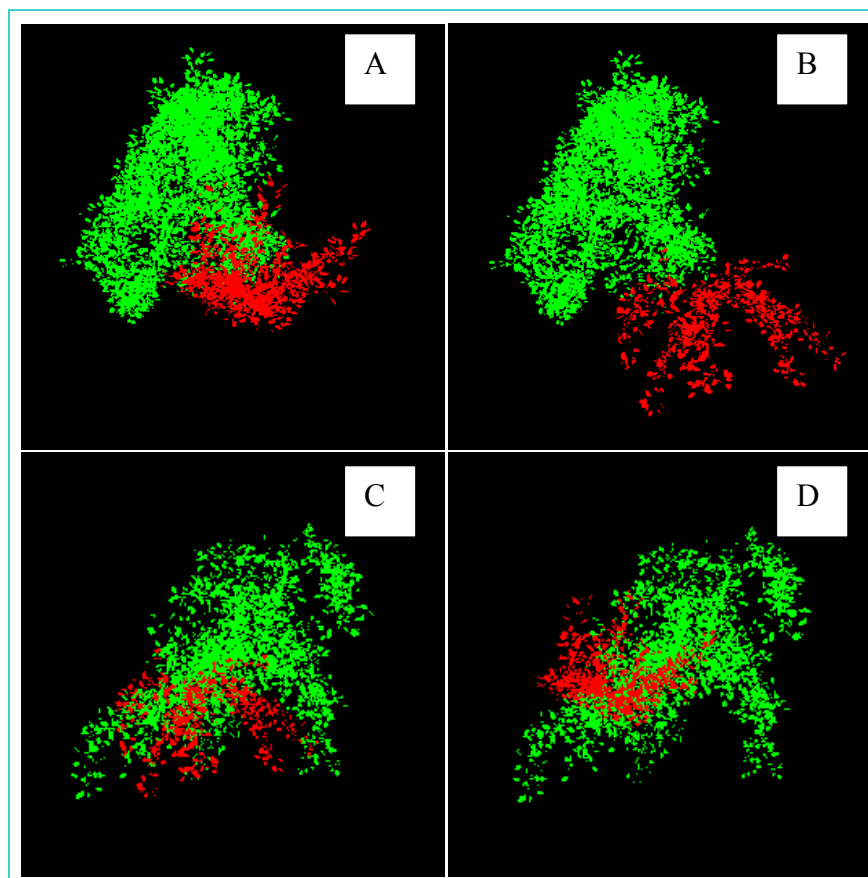


Figure IV.38. Représentation des maquettes avec le logiciel VegeSTAR des arbres Braeburn 63 et Fuji 42 : (A) la branche de l'arbre Braeburn 63 digitalisée feuille à feuille en rouge et les branches environnantes du même arbre dont les feuilles ont été reconstruites en vert ; (B) la branche de l'arbre Fuji 42 digitalisée feuille à feuille en rouge et les branches environnantes de l'arbre Braeburn 63 dont les feuilles ont été reconstruites en vert ; (C) la branche de l'arbre Fuji 42 digitalisée feuille à feuille en rouge et les branches environnantes du même arbre dont les feuilles ont été reconstruites en vert ; (D) la branche de l'arbre Braeburn 63 digitalisée feuilles à feuilles en rouge et les branches environnantes de l'arbre Fuji 42 dont les feuilles ont été reconstruites en vert.

réalisées pour les mêmes journées : du 9 au 12 juin 2002 pour la transpiration, et du 11 au 12 juillet 2002 pour la photosynthèse.

Cette analyse de sensibilité du modèle aux modifications de géométrie foliaire a été réalisée de 2 manières. Dans un premier temps, nous avons testé l'absence de prise en compte du reste de l'arbre (représenté en vert, Fig. IV.38A et C) sur les estimations de transpiration et de photosynthèse des branches des arbres Braeburn 63 et Fuji 42 en 2002 (représentées en rouge). Les résultats sont présentés dans les Figures IV.39 A et C. Ils ont montré une nette augmentation de la transpiration et de la photosynthèse par le modèle comparativement aux mesures et aux estimations réalisées en prenant en compte l'environnement structurel de la branche étudiée. En effet, la simulation de l'absence des branches environnantes se traduit par un accroissement virtuel du rayonnement lumineux intercepté par la branche, ce qui entraîne une augmentation de la valeur de N_a par voxel, se répercutant par un accroissement des valeurs estimées de transpiration et de photosynthèse. Ainsi les estimations de la transpiration moyenne journalière ont augmenté de 27% pour la branche Braeburn 63, et de 34% pour la branche Fuji 42, et celles de la photosynthèse moyenne journalière de 36% pour la branche Braeburn 63 et de 50% pour la branche Fuji 42 (Fig. IV.40). La prise en compte de la totalité du reste de l'arbre est donc un facteur essentiel à considérer pour rendre compte au mieux du fonctionnement d'une branche particulière dans un arbre avec le modèle RATP. Il semble que les branches environnantes de l'arbre Fuji 42 produisent un effet d'ombrage plus important que celles de l'arbre Braeburn 63.

D'autre part, la transpiration et la photosynthèse de la branche de l'arbre Fuji 42 a été également estimée en l'absence du reste de l'arbre (ce qui modifie donc les valeurs de N_a par voxel) mais en maintenant les paramètres de fonctionnement foliaire (orientation foliaire, propriétés optiques foliaire et paramètres de fonctionnement stomatique et photosynthétique) du cultivar Braeburn. De même, la transpiration et la photosynthèse de la branche de l'arbre Braeburn 63 ont été estimées en absence du reste de l'arbre et avec les paramètres de fonctionnement foliaire du cultivar Fuji. Ces estimations ont pu être comparées aux estimations présentées ci-dessus (Fig IV.40). La comparaison du fonctionnement des 2 branches seules de Fuji 42 et Braeburn 63 avec les paramètres de fonctionnement de Fuji pour les 2 branches, d'une part, puis avec les paramètres de fonctionnement de Braeburn, d'autre part, a permis de s'affranchir de la variabilité fonctionnelle inter-génotypes et d'identifier l'impact structurel intrinsèque de la branche sur le fonctionnement hydrique et carboné des différents cultivars de pommier. Ainsi, avec les paramètres de fonctionnement de Fuji pour les 2 branches, la branche Fuji 42 seule a montré une transpiration moyenne journalière

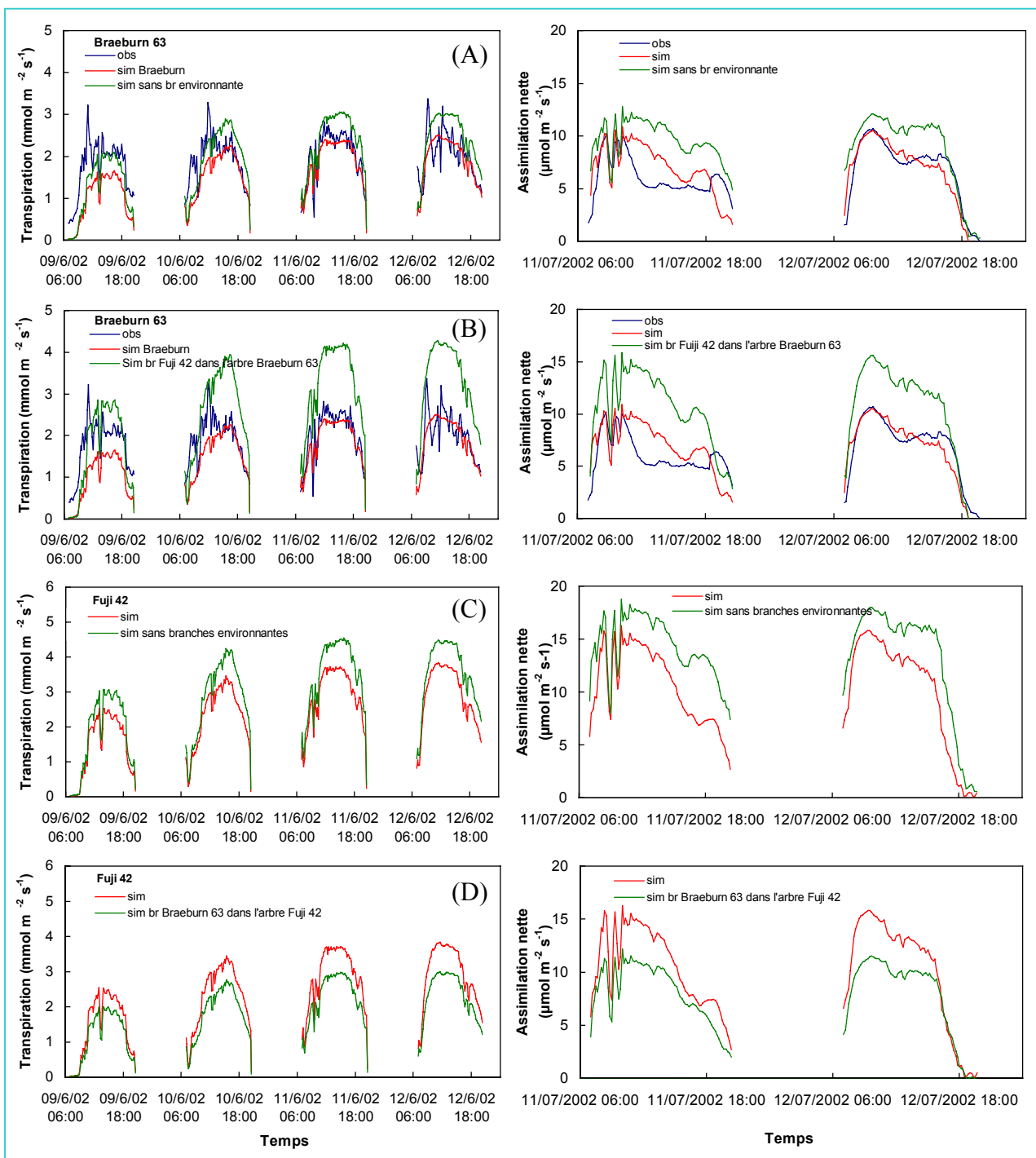


Figure IV.39. Analyse de sensibilité du modèle aux variations de structure de la couronne de l'arbre : (A) variations des estimations de transpiration et de photosynthèse de l'arbre Braeburn 63 en 2002 en l'absence des branches environnantes ; (B) variations des estimations de transpiration et de photosynthèse de la branche Fuji 42 replacée dans l'arbre Braeburn 63 en 2002. L'azote par voxel a été recalculé en fonction des capacités d'interception de la branche dans cette nouvelle configuration.

supérieure de 39% à celle de la branche Braeburn 63, et une photosynthèse moyenne journalière supérieure de 50%. Avec les paramètres de fonctionnement de Braeburn pour les 2 branches, la branche Fuji 42 a eu une transpiration moyenne journalière supérieure de 36% à celle de la branche Braeburn 63 et une photosynthèse moyenne journalière supérieure de 45% (Fig. IV.40). Le cultivar Fuji présente donc une architecture nettement plus efficace que celle de Braeburn pour le fonctionnement hydrique et carbonée intégré.

La deuxième analyse de sensibilité a consisté à substituer à la branche digitalisée de Braeburn 63, la branche de l'arbre Fuji 42 (partie rouge sur la Figure IV.38.B) et réciproquement à substituer à la branche digitalisée de Fuji 42, la branche de l'arbre Braeburn 63 (partie rouge sur la Figure IV.38.D). Ainsi la structure de la branche étudiée a changé mais l'environnement lumineux est resté approximativement le même puisque le reste de l'arbre a été conservé. La valeur de N_a par voxel a été recalculée pour chaque branche. Les résultats ont alors montré un profil d'évolution journalière des échanges gazeux des branches Fuji similaire à celui des branches Braeburn, quelle que soit la structure de l'arbre environnant : ce sont les variables climatiques et les paramètres de fonctionnement foliaire qui conditionnent les évolutions journalières des taux de transpiration et de photosynthèse. Par contre, la modification de la géométrie foliaire de la branche a joué un rôle important sur les niveaux maximum de transpiration et d'assimilation nette. En effet, le modèle a estimé une transpiration et une photosynthèse beaucoup plus élevées pour les branches Fuji que celles établies pour les branches Braeburn sous des conditions environnementales et des paramètres de fonctionnement identiques (Fig. IV.39). Les valeurs de transpiration et de photosynthèse de la branche Fuji 42 ont même montré des niveaux supérieurs aux valeurs de la branche Braeburn 63 en absence des branches environnantes. Ainsi, le fait de 'placer' virtuellement la branche Fuji 42 dans l'arbre Braeburn 63 avec les paramètres de fonctionnement de Braeburn (donc seule la géométrie de la branche a changé) a provoqué une augmentation de 50% de la transpiration moyenne journalière et de 53% de la photosynthèse moyenne journalière comparativement à la branche Braeburn 63. Réciproquement, le fait de 'placer' la branche Braeburn 63 dans l'arbre Fuji 42 avec les paramètres de fonctionnement de Fuji a provoqué une diminution de 33% de la transpiration moyenne journalière et de 35% de la photosynthèse moyenne journalière comparée à la branche Fuji 42 (Fig. IV.40). Ces résultats confirment donc les résultats observés entre les branches Fuji 42 et Braeburn 63 en l'absence simulée du reste de l'arbre, qui ont mis en évidence, d'une part une efficacité supérieure de la structure de Fuji au plan fonctionnel, et d'autre part un effet d'ombrage plus important du reste de l'arbre de Fuji sur le fonctionnement de la branche.

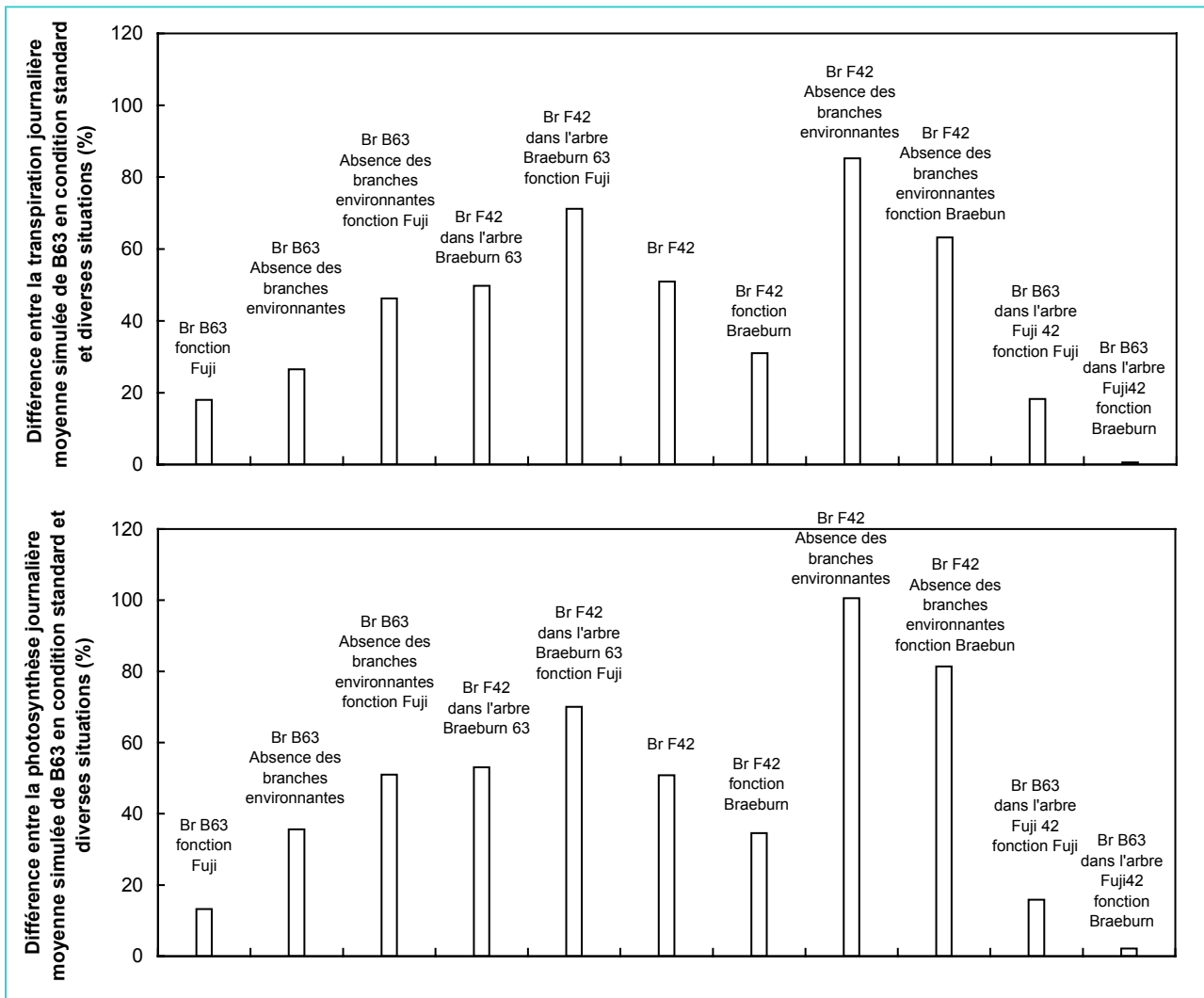


Figure IV.40. Différences (%) de quantité d'eau transpirée par jour et de quantité de CO₂ consommée par jour et par arbre (moyenne de 4 journées consécutives) entre les estimations de la branche Braeburn 63 réalisées en conditions réelles et celles réalisées en modifiant les paramètres architecturaux et fonctionnels. Le zéro correspond à l'estimation de la branche de l'arbre Braeburn 63 avec la paramétrisation initiale.

Dans tous les cas de figures testées, c'est à dire avec une structure non modifiée, avec un environnement structurel modifié, ou avec une modification de la structure de la branche elle-même, la modification des paramètres de fonctionnement de Braeburn par ceux de Fuji a engendré, selon les cas une augmentation des valeurs estimées de 17% à 22% pour la transpiration moyenne journalière, et de 14% à 20% pour la photosynthèse moyenne journalière (Fig. IV.40).

D. Discussion

Méthode de reconstruction du feuillage

Cette étude a présenté l'utilisation d'une méthode de reconstruction foliaire basée sur l'établissement de relations d'allométrie foliaire et raméale. Quelques approches de reconstruction foliaire basées sur des relations d'allométrie ont été récemment présentées notamment chez le peuplier (Casella and Sinoquet, 2003), ou chez le pêcher (Sonohat *et al.*, 2004), souvent dans le but d'étudier les capacités d'interception lumineuse des arbres. C'est aussi le cas de l'étude de Whitehead *et al.* (1990) chez le pin analysant la relation entre l'occupation de l'espace de l'arbre et ses capacités d'interception, ou l'étude de Willaume *et al.* (2004) chez le pommier, où sont comparées les capacités d'interception lumineuses de 2 arbres placés en situations agronomiques contrastées.

L'utilisation de relations empiriques d'allométrie a nécessité une procédure d'évaluation des reconstructions foliaires afin de valider la méthode. Selon les types d'étude, deux approches peuvent être développées pour cette évaluation (Casella and Sinoquet, 2003) : une approche qualitative (la comparaison d'images réelles et virtuelles) (Sinoquet and Rivet, 1997), ou quantitative (la comparaison de variables calculées, issues des représentations virtuelles et réelles) (Casella and Sinoquet, 2003). C'est cette seconde méthode qui a été utilisée dans notre cas. Pour cela, le nombre de feuilles virtuelles, leur surface foliaire et leur capacité d'interception ont été comparés aux paramètres équivalents des feuilles digitalisées des mêmes rameaux. La comparaison à cette échelle a montré une bonne représentation des feuilles reconstruites, que ce soit pour le nombre de feuilles ou pour la surface foliaire, pour chaque type de rameau. Elle a aussi révélé quelques différences significatives de STAR à l'échelle des branches, mais celles-ci semblent résulter surtout de différences au niveau des orientations foliaires.

Une des améliorations possibles des maquettes serait d'utiliser les relations décrivant l'évolution de la surface foliaire en fonction du rang de la feuille sur le rameau comme cela a

été présenté dans le chapitre II. La nécessité de cette amélioration est à déterminer en fonction des objectifs d'utilisation des maquettes, et son impact pourrait d'ailleurs être soumis à une analyse de sensibilité, dans la perspective de l'utilisation sur cette base d'un modèle structure-fonction. Dans notre étude, en effet, les rameaux reconstruits à l'aide de Makepom n'appartenaient pas aux branches étudiées par le modèle RATP, mais étaient seulement décrits pour prendre en compte l'effet d'ombrage qu'ils génèrent. L'objectif étant d'utiliser une méthodologie simplifiée tout en évaluant au mieux le feuillage de ces rameaux, la précision des relations d'allométrie à l'échelle des rameaux nous est apparue satisfaisante. La méthode de reconstruction nous a permis un accès simplifié et plus rapide à une estimation de la canopée des arbres, ce qui s'est avéré très utile puisqu'un grand nombre d'individus volumineux devaient être décrits. Mais une précision accrue à l'échelle foliaire pourrait s'avérer utile dans une des perspectives possibles de ce travail, pour l'étude des relations qualité des fruits - microclimat lumineux au sein des arbres. Cette étude nécessite a priori une plus grande précision de la prise en compte du feuillage que celle effectuée actuellement.

Capacités d'interception lumineuse

Notre étude nous a permis d'aborder l'efficacité d'interception du rayonnement de quatre cultivars de pommier à 3 niveaux d'échelles : au niveau raméal, au niveau de la branche et au niveau de l'arbre. Les capacités d'interception ont été approchées par le calcul du STAR moyen directionnel de l'entité étudiée soit par le logiciel VegeSTAR (calcul feuille à feuille) au niveau du rameau ou de la branche, soit par le modèle RATP (calcul par voxel) au niveau de la branche et de l'arbre.

A l'échelle raméale, suite à l'étude des distributions de surface foliaire en fonction de l'orientation des feuilles pour les différents types de rameaux (*cf.* chapitre II), il avait été postulé une meilleure efficacité d'interception des rameaux longs due à une proportion plus importante de surface foliaire plane pour ces rameaux. Notre hypothèse a été récemment étayée par Falster et Westoby (2003), qui ont comparé l'effet de l'orientation des feuilles sur l'interception lumineuse chez 38 espèces. Leur étude a clairement mis en évidence une efficacité d'interception supérieure des feuilles à disposition plane lorsque le soleil est haut (élévation supérieure à 30°), c'est à dire entre 9h30 et 18h30 en été sous nos latitudes, et une efficacité d'interception supérieure pour les feuilles à disposition plus érigée lorsque le soleil est bas (durée faible sur la journée). D'autre part Roden, (2003) a également observé chez le peuplier des capacités accrues d'interception lumineuse pour les feuilles montrant une faible élévation, et ceci quelle que soit l'orientation azimutale de la feuille. Les comparaisons des

capacités d'interception lumineuse des différents types de rameaux ont confirmé l'hypothèse, puisque pour trois cultivars sur quatre (Fuji, Braeburn et Ariane) en 2002 et pour un cultivar sur deux en 2003 (Ariane), les rameaux longs (PL et VL) ont montré des valeurs de STAR supérieures à celles des autres types de rameaux.

Ce type d'observation rejoint également les conclusions de Falster and Westoby (2003) et de Valladares and Pearcy (1999), qui ont mis en évidence l'effet du processus d'auto-ombrage au sein des arbres sur les capacités d'interception des différentes espèces, puisque la surface foliaire nette exposée au rayonnement est réduite lorsque l'auto-ombrage est important. Dans le cas du pommier, les différences de STAR observées entre rameaux peuvent donc également provenir du fait que dans la plupart des cas, les entités longues sont plutôt situées en périphérie de la couronne de l'arbre, comme cela apparaît sur les maquettes (Fig. IV.12). Inversement, les rameaux courts sont plutôt situés au centre de la couronne, là où les phénomènes d'ombrage sont les plus accentués. La position périphérique préférentielle des rameaux longs est également soulignée par Willaume *et al.* (à paraître) chez le pommier ou par Sinoquet *et al.* (1997) chez le noyer.

La comparaison effectuée entre les cultivars pour l'orientation des feuilles n'a pas révélé de différences significatives permettant d'attribuer des caractéristiques spécifiques à chacun (*cf.* chapitre II). Les différences de STAR observées entre les cultivars ne peuvent donc pas en résulter. Cependant nos données n'ont concerné que l'orientation générale des feuilles et non la forme de leurs limbes. Rappelons en effet que la géométrie des limbes foliaires des cultivars Braeburn et X3305 se distingue de celle des cultivars Fuji et Ariane, montrant une courbure longitudinale des feuilles beaucoup plus prononcée au niveau de la nervure centrale, mais également une pliure transversale chez Braeburn. Chez Fuji et Ariane les feuilles apparaissent plus étalées et pourraient donc se montrer plus efficaces en termes d'interception lumineuse (*cf.* chapitre II). De plus, dans la représentation géométrique des maquettes, les feuilles sont assimilées à des polygones plans, ce qui engendre certainement un biais au niveau de l'estimation de STAR et minimise peut-être les différences entre cultivars.

La comparaison des relations d'allométrie présentée dans le chapitre II avait mis en évidence des différences de clumping pour certains rameaux. Or ce phénomène se répercute de manière importante sur les capacités d'interception lumineuse puisqu'il intervient notamment sur les propriétés d'auto-ombrage. Les travaux de Castro and Fetcher (1999) ont montré de manière théorique qu'à surface foliaire totale équivalente plus le taux d'agrégation des feuilles était important, plus la transmission lumineuse (lumière non interceptée par des feuilles) était forte dans le couvert et donc plus faible était l'interception du rayonnement.

Ceci a été d'autant plus marqué que le *LAI* (Leaf Area Index) était fort. De plus, il a été montré par Takenaka (1994) qu'un raccourcissement de la longueur des entre-nœuds et des pétioles réduisait également les capacités d'interception lumineuse du couvert. Dans notre étude ces effets ont pu être vérifiés sur les rameaux de type PC et VC chez Braeburn, qui ont présenté une valeur moyenne de STAR inférieure à celle des rameaux équivalents chez Fuji.

A l'échelle de la branche, les différences de composition raméale présentées dans le chapitre II, et reprises dans ce chapitre par la présentation des maquettes, mettent en évidence des différences architecturales entre les cultivars Fuji et Braeburn. Le cultivar Fuji présente une surface foliaire spatialement plus dispersée, et constituée d'un plus petit nombre de feuilles de surface individuelle plus importante que le cultivar Braeburn. Il présente aussi et surtout une proportion plus importante de rameaux longs, d'où une meilleure efficacité d'interception lumineuse. L'analyse du STAR à l'échelle des rameaux individuels, qui a montré une meilleure efficacité d'interception lumineuse des rameaux longs de Braeburn que de Fuji, est donc compensée par une meilleure répartition des rameaux de ce dernier dans la périphérie de la canopée.

A l'échelle des branches, les valeurs de STAR moyen ont été légèrement plus fortes chez Fuji que chez Braeburn, même si le faible effectif des branches étudiées n'a pas permis de différencier statistiquement les deux cultivars. L'analyse de la distribution du STAR en fonction des différents types de rameaux dans les branches a révélé une distribution davantage influencée par la surface foliaire de chaque type de rameau que par l'efficacité d'interception de chacun d'eux. En 2002, le STAR moyen par branche s'est avéré supérieur chez les cultivars Ariane et X3305 comparativement aux cultivars Fuji et Braeburn. En effet, les branches des cultivars Ariane et X3305 présentent une surface foliaire majoritairement portée par des rameaux longs (contrairement aux cultivars Fuji et Braeburn), rameaux dont la localisation préférentielle en position périphérique des arbres leur confère une meilleure efficacité d'interception lumineuse. En 2003, le STAR moyen par branche du cultivar X3305 a été supérieur à celui d'Ariane. Cette différence s'explique par une valeur supérieure du STAR moyen par rameau pour ce cultivar quel que soit le type de rameau, mais également par la présence d'un plus grand nombre de points de ramification (plus de PC et moins de PL qu'Ariane) sans se traduire par une densité de surface foliaire plus élevée.

A l'échelle des arbres, le modèle RATP a permis de calculer la moyenne, l'écart type et la dispersion des valeurs de STAR par voxel au sein de la couronne des arbres pour les différents cultivars. Les résultats ont mis en évidence une bonne représentativité des valeurs de STAR calculées par le modèle RATP sur les branches digitalisées feuille à feuille, par

rapport à celles qui sont calculées par VegeSTAR. En effet, le modèle VegeSTAR s'appuie sur la position spatiale de chaque feuille pour calculer le STAR de la branche, alors que le modèle RATP s'appuie sur une discrétisation de la canopée et une distribution aléatoire de la surface foliaire au sein des voxels, tout en prenant en compte la densité de surface foliaire pour chacun. La représentation simplifiée de la canopée par le processus de voxelisation semble donc satisfaisante pour l'estimation du STAR de la branche.

L'analyse du STAR par voxel, au niveau des arbres entiers, a montré des valeurs plus faibles pour les arbres de Fuji et Braeburn que pour les arbres de Ariane et X3305 en 2002, confirmant ainsi les résultats à l'échelle de la branche. Ces différences sont liées aux différences de composition raméale des arbres résultant de leur différence d'âge. La plus forte proportion de rameaux longs chez Ariane et X3305 favorise une meilleure efficacité d'interception lumineuse de ces arbres. Par contre, la dispersion des valeurs de STAR par voxel (surtout vers les faibles valeurs) calculée par le modèle RATP a été plus réduite chez le cultivar X3305 que chez les autres cultivars au cours des 2 années. Ces différences de dispersion de STAR par voxel sont également liées à une dispersion moins importante de la densité foliaire par voxel de ce cultivar, surtout vers les valeurs maximales. Ces résultats confirment donc l'hypothèse formulée dans le chapitre III : les différences moins importantes de structure foliaire observées entre feuilles d'ombre et feuilles de lumière chez X3305, comparativement aux autres cultivars, pourraient résulter d'un auto-ombrage réduit, ici confirmé par les mesures de STAR.

L'interception lumineuse est fortement liée à l'architecture de l'arbre, notamment à la position géométrique et à l'agencement des organes les uns par rapport aux autres via l'effet d'auto-ombrage des feuilles, d'orientation des feuilles (Valladares and Pearcy, 1999; Falster and Westoby, 2003) et de composition raméale de l'arbre (Wünsche *et al.*, 1996; Wünsche and Lakso, 2000). Ces différences se répercutent au niveau fonctionnel via la teneur en azote surfacique foliaire. En effet, cette variable est fortement dépendante de la lumière interceptée par la feuille comme cela a été démontré dans notre étude, mais également chez diverses espèces forestières (Niinemets, 1997) ou fruitières comme le noyer (Le Roux *et al.*, 1999) et le pêcher (DeJong and Doyle, 1985). Or de la teneur en azote foliaire dépend le niveau de l'activité photosynthétique, puisqu'une fraction importante de l'azote est allouée à la Rubisco. Aucune différence significative n'est ressortie de la comparaison entre les quatre cultivars pour la relation entre PAR intercepté et N_a . Nous pouvons donc conclure que les différences de distribution de N_a dans la couronne des arbres des quatre cultivars résultent principalement

de leurs différences d'efficacité d'interception lumineuse et de leurs caractéristiques architecturales.

Capacités de fonctionnement intégré hydrique et carboné: capacités d'estimation du modèle, et mise en évidence des rôles déterminants et complémentaires de l'architecture et du fonctionnement foliaire.

Notre étude avait également pour objectif d'examiner la variabilité des capacités de fonctionnement hydrique et carboné à deux échelles : l'échelle intra-génotypique et inter-génotypique chez les 4 cultivars en prenant en compte les variations architecturales décrites précédemment ainsi que l'interaction avec l'environnement, grâce à l'utilisation du modèle RATP.

Intérêt et limites du modèle RATP dans le cadre de cette étude.

Que ce soit pour une comparaison du fonctionnement des branches d'un même arbre, de branches appartenant à des arbres différents pour un même cultivar ou *a fortiori* entre cultivars différents, les mesures expérimentales de transpiration et de photosynthèse sont lourdes à mettre en place ce qui rend difficile l'étude de plusieurs branches en parallèle.

Le modèle RATP est censé nous affranchir de cette difficulté, car une fois paramétré et validé sur quelques arbres par cultivar, il peut être utilisé comme outil de changement d'échelle, afin d'appréhender le fonctionnement à l'échelle de la branche fruitière sur différents arbres.

Il a été particulièrement utile pour notre étude de la variabilité inter-génotypique pour croiser les paramètres architecturaux et les paramètres de fonctionnement foliaire afin de comparer les cultivars au cours des mêmes journées, en permettant de nous affranchir des variations des conditions environnementales.

Au niveau intra-génotypique, les mesures de transpiration et de photosynthèse répétées sur plusieurs arbres ont montré quelques différences des niveaux maximum de transpiration et de photosynthèse, mais lors de périodes différentes, ce qui a rendu difficile la comparaison directe. Par ailleurs, les estimations du modèle RATP n'ont pas toujours été satisfaisantes pour l'ensemble des arbres, comme c'est par exemple le cas pour les arbres Fuji 36 ou Braeburn 54, chez lesquels le modèle a sous-estimé la transpiration en 2002. Des fortes discordances entre observations et estimations ont également été observées en 2003 pour les taux de transpiration et de photosynthèse chez Ariane et X3305. Ceci peut provenir de la méthode de mesure utilisée en 2003 pour la transpiration (Branch bags) qui est une méthode beaucoup plus lourde et délicate à mettre en place que les capteurs de flux de sève et qui est

surtout beaucoup plus sensible aux conditions climatiques et notamment au vent. Les poches qui atteignent un volume de plus de 1m^3 offrent une importante prise au vent et présentent un risque important de déchirure. Tout accident se traduit par des échanges intempestifs de vapeur d'eau et de CO_2 entre l'atmosphère extérieure et l'air ambiant de la poche, diminuant le différentiel entrée / sortie, ce qui conduit à sous-estimer la transpiration et la photosynthèse réelles. L'utilisation du modèle dans le but d'analyser la variabilité inter-arbres au sein de chaque cultivar, en nous affranchissant de la variabilité due aux conditions environnementales en conditions hydriques supposées non limitantes, n'a donc pas pu être réalisée.

Les différences de qualité des estimations entre arbres d'un même cultivar peuvent provenir également d'une des hypothèses de travail du modèle RATP. En effet, les estimations du fonctionnement des branches sont basées sur des paramètres de réponse foliaire aux variables environnementales calés identiquement pour toutes les feuilles de la branche et pour tous les arbres. Or, il peut exister, par exemple, une variabilité de la disponibilité de l'azote foliaire entre arbres. Le paramètre N_a jouant un rôle clé dans le modèle, comme l'a bien montré l'analyse de sensibilité, toute variation de ce paramètre peut entraîner des différences entre estimations et observations selon les arbres. Cependant ceci n'a pas pu être vérifié au cours de ce travail, compte tenu du faible effectif de feuilles échantillonnées par arbre pour le dosage de l'azote. Il semble cependant important de prendre en considération au sein de chaque arbre la variabilité des valeurs de N_a .

Les limites du changement d'échelle feuille / branche ont également été révélées par le comportement des cultivars Ariane et X3305, pour lesquels l'estimation du fonctionnement intégré n'a pas pu être déduite du fonctionnement à l'échelle de la feuille isolée. En effet, les résultats des estimations de la transpiration et de la photosynthèse des branches de ces arbres, sur la base des paramètres de régulation stomatique foliaire, se sont montrées inadéquates. Le fonctionnement des feuilles isolées a démontré une forte sensibilité de la conductance stomatique aux températures élevées, alors que cela n'a pas été vérifié à l'échelle des branches en 2003. L'utilisation d'un nouveau jeu de paramètres, plus proches de ceux des cultivars Fuji et Braeburn, a permis d'aboutir chez Ariane et X3305 à des estimations plus satisfaisantes.

La difficulté de changement d'échelle est très importante chez les arbres fruitiers. Les fruits peuvent notamment en être la source. Leur force de puits peut en effet stimuler l'activité photosynthétique et en conséquence l'ouverture stomatique des feuilles environnantes (Palmer *et al.*, 1997 ; Wünsche *et al.*, 2000). Il a aussi été montré que la présence de fruits pouvait atténuer la sensibilité de la régulation stomatique à l'élévation de la

température (Pretorius and Wand, 2003). La présence de fruits peut donc stimuler l'acquisition des ressources carbonées dans certaines zones de la branche, tandis qu'inversement l'absence locale de fruit peut provoquer un engorgement des feuilles par les assimilats se traduisant par une diminution des activités photosynthétiques et par la fermeture des stomates dans d'autres zones. Ainsi chez X3305 et Ariane la paramétrisation à l'échelle foliaire a pu être réalisée sur des feuilles éloignées de fruits, ce qui a accru la sensibilité de leur conductance stomatique à l'élévation de la température. En effet, ces cultivars étant jeunes, la charge en fruit de ces arbres était faible.

L'application du modèle RATP aux arbres fruitiers fait donc apparaître la nécessité de prendre en compte le fruit comme facteur de variation fonctionnelle supplémentaire. Quelques modèles de bilan de carbone développés chez les arbres fruitiers l'ont déjà intégré, tels le modèle « Peach » (Grossman and Dejong, 1994) ou le modèle de Lakso and Johnson (1990) chez le pommier. Dans ces modèles de type big-leaf, toutefois, la position précise des fruits dans l'architecture de l'arbre n'est pas prise en compte, ce qui ne permet pas d'accéder aux causes de la variabilité intra-arbre.

L'analyse de sensibilité du modèle RATP présentée dans cette étude nous a permis de déterminer les paramètres auxquels le modèle RATP est le plus sensible afin de mettre en évidence ceux dont la détermination peut être approximée ou au contraire ceux qui demandent une grande finesse.

Elle a révélé une forte influence des paramètres de conductance stomatique (modèle de Jarvis), de la teneur en azote foliaire, et de la taille des voxels, mais en revanche une très faible variabilité des paramètres du modèle de photosynthèse. La faible sensibilité du modèle RATP aux variations des paramètres physiques des feuilles (propriétés optiques et orientation des feuilles) résulte plutôt des faibles différences constatées à ce niveau entre cultivars.

Le calage optimal du modèle de fonctionnement stomatique de Jarvis semble être l'une des clés d'une application optimale du modèle RATP. Comme les travaux de Daudet (1999) l'ont montré, le modèle RATP est très sensible aux variations de g_{swmax} et peu sensible à celles de la conductance de couche limite. Ceci provient du fort couplage entre les arbres et l'atmosphère, souvent évoqué (Infante, Rambal et Joffre, 1997), et qui conduit donc à une forte sensibilité des modèles aux réponses stomatiques. Nos résultats l'ont également démontrée puisque de fortes différences des estimations du modèle apparaissent entre les cultivars en réponse aux variations du paramètre g_{swmax} : le cultivar Ariane a révélé un niveau de réponse très élevé comparativement aux autres cultivars. La sensibilité de réponse aux paramètres de température et de VPD a été d'autant plus forte que les conditions s'éloignaient

des conditions optimales. Cependant, le modèle de Jarvis (1976) présente aussi intrinsèquement une forte limitation, puisqu'il se fonde sur l'hypothèse selon laquelle les facteurs environnementaux interviendraient de manière indépendante. Il est aujourd'hui largement reconnu que cette hypothèse est fautive puisque par exemple température et saturation de l'air sont deux variables inversement corrélées par une relation non linéaire. De plus, ce modèle de fonctionnement foliaire ne présente aucune relation de couplage entre l'ouverture stomatique et le taux d'activité photosynthétique, contrairement à d'autres modèles de conductance stomatique, comme le modèle BWB (Ball et al., 1987). Dans le modèle RATP, Le Roux *et al.* (1999a) ont relié conductance stomatique et fonctionnement photosynthétique par la variable N_a en liant g_{swmax} à N_a . Cette relation a d'ailleurs un poids important dans le fonctionnement du modèle comme l'a démontré l'analyse de sensibilité ; or elle n'a aucune réalité physiologique puisque la conductance stomatique ne dépend pas directement de la teneur en azote foliaire. De plus, la paramétrisation de cette relation empirique au niveau de la feuille a montré une variabilité de cette réponse au sein de chaque cultivar (coefficient de corrélation R^2 inférieur à 0.8, cf. chapitre III). Ceci a donc pu entraîner parfois une mauvaise estimation de la g_{swmax} de certaines branches et donc de la transpiration et de la photosynthèse.

Au plan temporel, l'intérêt d'utiliser le modèle RATP pour la comparaison intra- et inter-génotypique est la possibilité d'accéder à une échelle de temps fine pour estimer le bilan radiatif, le taux de transpiration et le taux de photosynthèse, alors que l'application de nombreux modèles de fonctionnement débouche sur des estimations journalières ou horaires dans le meilleur des cas. Le modèle RATP permet une analyse plus fine de la comparaison des comportements en réponse aux conditions environnementales. En revanche, le domaine temporel de validité du modèle RATP est relativement court (quelques semaines tout au plus), et s'appuie d'ailleurs sur des propriétés non variables de fonctionnement foliaire, ce qui est cohérent avec ce pas de temps. Le modèle s'appuie aussi sur une description précise de l'architecture des plantes qui en réalité évolue au fil du temps. Ceci est d'autant plus limitant chez les arbres fruitiers que leur géométrie peut évoluer assez rapidement par suite à un fléchissement des branches sous l'effet de leur charge propre et en réponse au grossissement des fruits. Dans l'optique d'une utilisation du modèle sur un pas de temps plus long, il serait nécessaire de prendre en compte les modifications physiologiques et également optiques résultant du vieillissement des feuilles (Fujii and Kennedy, 1985; Wünsche and Palmer, 1997; Wilson *et al.*, 2001; Kosugi *et al.*, 2003), et le couplage avec une représentation dynamique de la géométrie.

La simplification de la représentation de la plante opérée par le modèle RATP résulte de la discrétisation de la canopée au sein des voxels. Nous avons constaté que cette simplification ne dégrade pas significativement la qualité des estimations par le modèle, comme cela a été montré pour les valeurs de STAR en comparaison avec les calculs de l'application VegeSTAR sur la base d'une digitalisation détaillée de la structure végétale. Comme la construction de maquettes de plantes entières par digitalisation s'avère très fastidieuse, il s'avère nécessaire de progresser dans les méthodologies d'acquisition de la structure 3D des végétaux, afin de pouvoir alimenter le modèle RATP par des représentations simplifiées. La qualité des sorties de RATP dépend aussi de la taille des voxels adoptée, comme l'a montré l'analyse de sensibilité. Plus les voxels sont petits, meilleure est la représentation, mais plus long est le temps de calcul.

Rôle du fonctionnement foliaire dans le fonctionnement intégré des arbres

Les capacités d'assimilation carbonée et de transpiration d'une branche sont fortement dépendantes des propriétés structurelles et fonctionnelles des feuilles qui la composent.

En effet, les différences entre cultivars des taux de transpiration des branches ont été en adéquation avec les données de conductance stomatique observées à l'échelle foliaire. Les taux de transpiration les plus élevés sont relevés chez les cultivars Fuji et Ariane et les plus faibles chez Braeburn et X3305, ce qui est en accord avec les différences de g_{swmax} observées entre ces mêmes cultivars pour une même valeur de N_a . Dans tous les cas, les cultivars présentant de fortes conductances stomatiques ont montré des niveaux de transpiration plus élevés.

Les profils d'évolution journalière de la transpiration de branches d'orientation similaire, comparées au cours des mêmes journées, ont en général montré un patron très proche de variation, quel que soit le cultivar. Quelques différences de profil ont cependant été observées entre certaines branches d'orientation Est (Fuji et Braeburn) et certaines d'orientation Sud (Ariane et X3305). La diminution des taux de transpiration et de photosynthèse en début d'après midi pour les branches de Fuji et Braeburn orientées à l'Est peut être liée à l'ombrage provoqué par les branches du reste de la structure. Les profils d'évolution sont donc fortement liés aux variations des conditions environnementales.

Le modèle RATP a été utilisé dans notre étude pour appréhender les effets sur le fonctionnement hydrique et carbonée des branches fruitières, d'une modification des paramètres de fonctionnement foliaire d'un cultivar par ceux d'un autre, tous les autres paramètres structuraux et environnementaux étant fixés. Ainsi, par cette étude des cultivars

pris deux à deux, il a été mis en évidence une potentialité d'acquisition de ressources carbonées et de pertes transpiratoires plus importante pour le cultivar Fuji que pour le cultivar Braeburn, et également plus importante, mais de façon moins nette, pour le cultivar Ariane que pour le cultivar X3305. L'analyse plus détaillée réalisée sur les cultivars Fuji et Braeburn a permis d'attribuer aux variations fonctionnelles (principalement de régulation stomatique) une différence de l'ordre de 20% pour la transpiration et de l'ordre de 15% pour la photosynthèse sur les 50% de variations de transpiration et de photosynthèse constatés entre les branches Braeburn 63 et Fuji 42. Les différences fonctionnelles entre cultivars semblent donc plus importantes au niveau de la transpiration qu'au niveau de l'assimilation carbonée ce qui pourrait se répercuter à moyen terme sur l'efficacité d'utilisation de l'eau : les cultivars Ariane et Fuji montreraient respectivement une WUE plus faible que les cultivars X3305 et Braeburn. Il serait alors intéressant de confirmer cette hypothèse par des estimations de la WUE des différents cultivars par exemple en la fondant sur l'analyse de la discrimination isotopique du ^{13}C des feuilles ou des rameaux de l'année.

Rôle de l'architecture dans le budget carboné des arbres.

L'efficacité d'interception du rayonnement par l'arbre conditionne ses capacités d'assimilation carbonée et de transpiration (Green *et al.*, 2003; Li *et al.*, 2003). De nombreuses études menées sur le bilan carboné du couvert ont comparé chez les arbres fruitiers dont le pommier, les effets de différentes densités de plantation (Sansavini and Corelli-Grappadelli, 1997; Génard *et al.*, 2000) ou de différents modes de conduite (Baugher *et al.*, 1994; Giuliani *et al.*, 1998). Ces différents systèmes modifient essentiellement l'indice foliaire LAI et la capacité d'interception des arbres. Falster et Westoby (2003) ont montré que parmi les causes architecturales de variation de l'assimilation carbonée entre espèces, 92% étaient imputables au phénomène d'auto-ombrage et très peu aux différences d'inclinaison foliaire. La réduction de l'auto-ombrage est un des principaux facteurs d'amélioration de l'assimilation carbonée (Honda and Fisher, 1978; Percy and Yang, 1998). Or une variabilité du microclimat lumineux au sein des arbres entre les cultivars de pommier a été démontrée dans notre étude par les résultats de STAR moyen par voxel. Certaines études ont mis en évidence une variabilité du microclimat au sein des arbres (Kappel and Quamme, 1993; Barker, 1996). Selon l'architecture de l'arbre, des variations plus importantes du microclimat peuvent intervenir. Ceci a été clairement mis en évidence par la comparaison des estimations de transpiration et de photosynthèse entre les branches considérées seules ou en présence des branches environnantes. Selon les entités considérées, la présence du reste de l'arbre a affecté

plus ou moins fortement son microclimat lumineux et par conséquent les estimations. L'utilisation du modèle RATP a permis de prendre en compte cet effet puisque c'est le microclimat par voxel qui est calculé et considéré pour le calcul de la transpiration et de la photosynthèse de la branche.

Le poids de l'architecture dans les estimations de transpiration et de photosynthèse du modèle a été évalué d'une part en opérant une suppression virtuelle des branches environnantes, et d'autre part en réalisant des estimations sur une branche extraite d'un arbre de Fuji et replacée dans le contexte d'un arbre de Braeburn avec les paramètres de fonctionnement de ce cultivar, et inversement. Nos résultats ont mis en évidence le poids déterminant du couvert environnant dans le fonctionnement intégré d'une branche particulière d'un arbre. La simulation de l'absence du contexte végétatif environnant une branche donnée a largement augmenté ses capacités d'interception lumineuse et donc son potentiel d'assimilation de carbone et de transpiration. D'autre part, la structure des branches elles-mêmes joue également un rôle prépondérant dans la capture du rayonnement et notre étude a permis de mettre en évidence des différences entre cultivars, dont la meilleure efficacité de l'architecture de Fuji comparé à celle de Braeburn.

E. Conclusions

L'objectif de ce chapitre était de coupler les observations réalisées dans les 2 précédents chapitres de la thèse, c'est à dire l'architecture et le fonctionnement foliaire afin d'identifier les paramètres ayant le plus de poids dans le fonctionnement intégré des arbres. Cette démarche a pu être réalisée grâce à l'outil puissant que représente le modèle structure-fonction RATP, une fois paramétré. L'application de ce modèle sur différents cultivars de pommier pendant la période estivale nous a permis d'identifier les rôles respectifs de l'architecture des arbres et du fonctionnement foliaire, et d'appréhender leur complémentarité. En particulier, l'analyse comparative détaillée du fonctionnement intégré de 2 branches des cultivars Fuji et Braeburn a permis d'attribuer une importance relative de 30% à 40% au fonctionnement foliaire (20% pour la transpiration et 15% pour la photosynthèse sur les 50% de différence entre Fuji 42 et Braeburn 63) et donc 60 à 70% à l'architecture. Les différences architecturales, quant à elles, résultent à plus de 50% de différences de structure des branches elles-mêmes, conditionnant leur capacité d'interception du rayonnement, mais l'expression de cette capacité reste notablement influencée par l'environnement lumineux de ces branches compte tenu de l'effet des branches environnantes au sein du couvert.



Conclusions générales

et

Perspectives

Conclusions générales

Sur la base d'une variabilité postulée entre géotypes chez le pommier, considérée à l'échelle intégrée des branches fruitières, la principale question posée au début de ce travail était d'identifier la part résultant de l'organisation architecturale des arbres et celle résultant de différences de fonctionnement au niveau foliaire, grâce à la contribution d'un modèle structure-fonction.

Tout d'abord, ce travail a mis en évidence le rôle important que joue l'âge des arbres sur leurs caractéristiques architecturales, mais également sur leur fonctionnement foliaire. Ceci nous a donc obligé à réaliser une comparaison deux à deux des cultivars. La comparaison de Ariane et X3305 s'est heurtée à une variabilité de réponse architecturale au vieillissement (transition de 2002 à 2003), instructive du point de vue du comportement des variétés, mais constituant une difficulté pour l'étude de notre problématique. La comparaison des individus les plus âgés (cultivars Fuji et Braeburn) s'est avérée plus facile, puisque ces arbres avaient atteint une stabilité architecturale et fonctionnelle d'arbre mature, contrairement aux arbres Ariane et X3305. C'est donc sur les cultivars Fuji et Braeburn que les résultats les plus solides ont été obtenus. Sur le plan architectural, les principales différences ressortant entre ces cultivars ont concerné d'une part, la composition raméale des arbres mettant en évidence une plus grande fréquence des rameaux longs chez Fuji, rameaux qui sont plus efficaces au niveau de l'interception lumineuse, et un phénomène plus important de clumping foliaire chez Braeburn.

Une nette différence de dynamique de mise en place de la surface foliaire a également été révélée entre les arbres jeunes et les plus âgés : les arbres Fuji et Braeburn ont développé leurs feuilles beaucoup plus rapidement que ceux des cultivars Ariane et X3305, et ont donc atteint une potentialité fonctionnelle maximale plus précoce au cours de la saison.

Sur le plan fonctionnel, ce sont principalement des différences de fonctionnement stomatique qui ont été mises en évidence entre les cultivars, entre Fuji et Braeburn d'une part, et entre Ariane et X3305 d'autre part. Des niveaux de conductance maximale nettement plus élevés ont été enregistrés pour les cultivars Fuji et Ariane comparativement à ceux mesurés chez Braeburn et X3305. De plus, des différences de régulation stomatique en réponse aux facteurs environnementaux ont été mises en évidence. Ariane et X3305 ont semblé présenter une sensibilité plus importante aux températures élevées et aux fortes valeurs de *VPD* que

Braeburn et Fuji, mais il est nécessaire de confirmer cette conclusion par l'étude du comportement des 2 premiers cultivars au stade pleinement adulte. En ce qui concerne le fonctionnement photosynthétique, nos résultats ont mis en évidence la faible variabilité entre génotypes des paramètres du modèle biochimique de Farquhar. La fonction photosynthétique de l'espèce pommier semble donc assez robuste contrairement à d'autres traits plus variables entre génotypes. Les niveaux de respiration foliaire ont présenté quelques différences entre les cultivars, reflétant la diversité des coûts de maintenance.

Concernant la structure des feuilles, quelques différences ont été révélées. Le cultivar X3305 a présenté des feuilles plus épaisses que les autres cultivars, que ce soit à la lumière ou à l'ombre. La plus faible réponse structurelle de ses feuilles aux conditions d'ombrage semble refléter de moindres différences d'intensité de cet ombrage au sein de la canopée, comme l'ont démontré les valeurs globalement plus élevées de STAR par rapport à celles des autres cultivars. Mais nos résultats n'ont pas permis de dégager de réelles différences des caractéristiques foliaires pouvant rendre compte de la diversité fonctionnelle.

Les caractéristiques architecturales et fonctionnelles entre variétés de pommier ont été couplées pour l'étude du fonctionnement intégré des arbres par le modèle structure-fonction RATP. Dans ce modèle, la teneur surfacique en azote foliaire (N_a) joue un rôle pivot, car elle permet une prise en compte de la variabilité d'interception lumineuse au sein de la canopée des arbres, et sa valeur une fois établie au sein de chaque cellule 3D constitue une variable de régulation de la réponse stomatique et photosynthétique à la distribution de la lumière.

Grâce à l'utilisation du modèle RATP, la comparaison entre les cultivars Fuji et Braeburn a révélé d'intéressantes différences. Le premier est plus performant que le second en termes de potentialités maximales de transpiration et d'assimilation carbonée à l'échelle de la branche fruitière. Ceci résulte à la fois d'une organisation architecturale spatialement mieux distribuée, mais également de son fonctionnement foliaire en tant que tel. Pour ces deux cultivars, nos travaux nous ont permis de mettre en évidence le rôle complémentaire de l'architecture et du fonctionnement foliaire dans le fonctionnement intégré au niveau des branches fruitières. La comparaison des taux de transpiration et d'assimilation carbonée à l'échelle des branches de ces cultivars, réalisée avec le modèle RATP, nous a permis d'évaluer que 30% à 40% de la part des variations résultent d'une variabilité du fonctionnement foliaire et 60% à 70% de différences architecturales. Ces résultats ont concerné des branches considérés comme sous-échantillon autonomes et représentatifs de l'arbre mais ils nécessiteront d'être confirmés à l'échelle de l'arbre entier.

Les acquis de ce travail constituent les prémices d'une étude de la variabilité inter-génotypique de la productivité au sein de l'espèce pommier, prenant davantage en considération les caractéristiques écophysiological. Les résultats permettent de dégager des perspectives en relation avec la capacité de production fruitière des arbres comme cela est développé ci-après.

Certains cultivars sont apparus moins sensibles aux variations des conditions climatiques, principalement en termes de mouvements des stomates et de régulation des échanges gazeux. Mais pour mieux caractériser la plasticité phénotypique du pommier vis à vis des conditions environnementales, la comparaison des réponses des quatre cultivars à un environnement fluctuant et contrôlé serait nécessaire. Elle ne pouvait pas être réellement envisagée dans le cadre du présent travail de thèse. La comparaison des capacités de transpiration et de photosynthèse des quatre cultivars devrait aussi être complétée par une étude de l'efficacité d'utilisation de l'eau, prenant en considération les coûts de maintenance des organes du système aérien. Ceci pourrait contribuer à une vision plus globale du fonctionnement de l'arbre afin de comprendre véritablement les stratégies d'adaptation des cultivars à un environnement donné.

Perspectives

Sur le plan architectural :

Une meilleure connaissance de la mise en place de la surface foliaire est d'un grand intérêt. En effet, elle pourra être modélisée et déboucher sur des règles d'évolution architecturale au niveau d'une saison de végétation si elle est couplée à une modèle de flexion des axes ; la simulation de ces évolutions pourrait être la base de modèles dynamiques d'assimilation carbonée et de transpiration.

D'autre part, pour le secteur professionnel de l'arboriculture fruitière, cette modélisation du développement de la surface foliaire des arbres, qu'il conviendrait de relier au temps thermique, doit permettre de construire de meilleurs outils d'aide à la décision pour la gestion de l'irrigation ou de la protection phytosanitaire des vergers. Les arboriculteurs pourraient ainsi appréhender de manière plus quantifiée les périodes d'expansion foliaire, et mettre en œuvre sur cette base des pratiques culturelles plus raisonnées.

Au niveau du fonctionnement foliaire :

Notre étude a permis de mettre en évidence certaines différences de fonctionnement stomatique entre les 4 cultivars. Sous réserve d'une stabilité (à confirmer) de la densité stomatique, l'une des suites de ce travail consisterait à poursuivre l'étude par une comparaison des dimensions de l'ostiole des stomates, qui limitent la conductance maximale (Denden et Lemeur, 2000). La variabilité postulée de l'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE) entre les cultivars doit encore être vérifiée grâce à l'analyse des résultats des mesures de $\delta^{13}\text{C}$ issus des prélèvements de feuilles réalisés à la fin de chaque saison de végétation dans le cadre de ce travail.

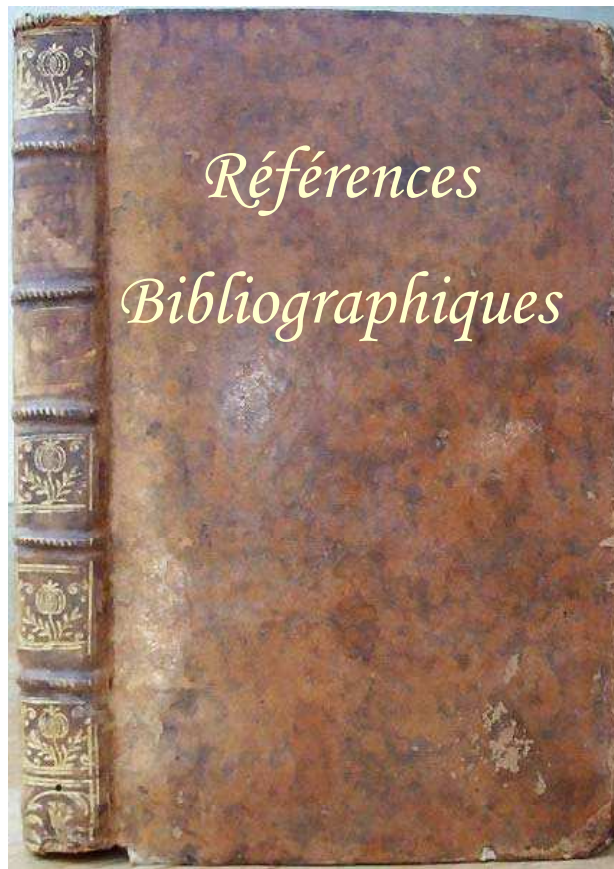
Les perspectives ouvertes sur la diversité fonctionnelle au sein de l'espèce pommier nous incitent aussi à proposer l'analyse de ce comportement de manière plus approfondie en couplant étude écophysiological et approche de génétique quantitative. Il est donc envisagé au laboratoire d'étudier une population de 125 individus frères en ségrégation, issus d'un croisement entre les variétés 'Granny-Smith' et 'Starkrimson', afin d'étudier l'héritabilité des traits fonctionnels foliaires.

Au niveau du fonctionnement intégré :

Les résultats de ce travail ouvrent diverses perspectives. En effet, il semble intéressant de poursuivre l'exploration de l'impact des caractéristiques architecturales sur le fonctionnement intégré des arbres. Pour cela, il est envisagé de modifier les maquettes par les relations d'allométrie afin d'examiner l'impact d'une modification de la longueur des entrenœuds, et de la longueur des pétioles, pour simuler l'effet du clumping sur les bilans hydrique et carboné des arbres. L'étude comparée de la distribution lumineuse dans la structure en 3D, incite également à revisiter les modèles d'interception du couvert en relation avec la productivité de l'espèce.

Dans l'étude de la variabilité fonctionnelle entre génotypes, par ailleurs, l'utilisation du modèle de Jarvis a été justifiée par la prise en compte de la variabilité de la réponse stomatique aux facteurs de l'environnement abiotique, qui est le principal élément de variation observé entre génotypes. Mais ce modèle présente aussi quelques faiblesses, comme cela a été discuté dans le chapitre IV. Les perspectives envisagées à la suite de ce travail seront donc d'implémenter le modèle BWB (Ball et al., 1987) dans le modèle RATP, afin d'étudier l'impact de ce changement sur la qualité des simulations. L'intérêt serait de mieux mettre en relation le fonctionnement intégré des arbres et leur productivité. En effet, nous postulons que la variabilité intra-canopée de la qualité des fruits dépend du fonctionnement

local du couvert. Dans cette optique, au cours de ce travail, les fruits ont été repérés par digitalisation au sein des maquettes et leur qualité à la récolte (calibre, teneur en sucre et acidité) a été mesurée. Le modèle RATP sera utilisé pour explorer la variabilité de l'interception du rayonnement, de la transpiration et de l'assimilation carbonée au sein de la structure de l'arbre afin d'apprécier ses effets directs sur la variabilité constatée de la qualité des fruits. Toutefois, comme il est avéré que des transferts de carbone ont lieu au sein des entités de production (les branches fruitières), et même à une échelle supérieure en cas de déséquilibre des relations source / puits, la source de cette variabilité ne sera pas épuisée par cette étude. L'implémentation d'un couplage entre régulation stomatique, photosynthèse et force des puits dans le modèle RATP, apparaissant ainsi nécessaire pour son application aux espèces fruitières, reste donc un objectif ambitieux.



Références Bibliographiques

- Abbott D. L.** (1984) *The apple tree: physiology and management*. Grower Books, London, 90 pages.
- Adam B., Sinoquet H.** (1995) *POL95: un logiciel pour l'acquisition de l'architecture des arbres, Guide de l'utilisateur*. UMR PIAF-INRA. 10 pages.
- Adam B., Sinoquet H., Dones N.** (2000) *VegeSTAR Version 2.0: un logiciel qui permet de visualiser des plantes digitalisées et de calculer leurs propriétés d'interception de la lumière, Guide de l'utilisateur*. UMR PIAF-INRA. 15 pages.
- Allen H. L., Prusinkiewicz P., DeJong T. M.** (2004) *Using L-systems for modeling the architecture and physiology of growing trees: the L-PEACH model*. 4th International Workshop on Functional-Structural Plant Models, Montpellier. 220-225.
- Alméras T.** (2001) *Acquisition de la forme des axes ligneux d'un an chez trois variétés d'abricotier: confrontation de données expérimentales à un modèle biomécanique*. Thèse de Doctorat. AGRO, Montpellier. 225 pages.
- Arneith A., Kelliher F. M., McSeveny T. M., Byers J. N.** (1999). Assessment of annual carbon exchange in a water-stressed *Pinus radiata* plantation: an analysis based on eddy covariance measurements and an integrated biophysical model. *Global Change Biology* **5**, 531-545.
- Atkinson C. J., Policarpo M., Webster A. D., Kingswell G.** (2000). Drought tolerance of clonal *Malus* determined from measurements of stomatal conductance and leaf water potential. *Tree Physiology* **20**, 557-563.
- Avery D. J.** (1977). Maximum photosynthetic rate - a case study in apple. *New Phytologist* **78**, 55-63.
- Balandier P., Lacoite A., Le Roux X., Sinoquet H., Cruiziat P., Le Dizes 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.
- Ball J. T., Woodrow I. E., Berry J. A.** (1987). A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In: *Progress in Photosynthesis Research*, Biggins J. Netherlands. Martinus Nijhoff publishers, 221-224.
- Barden J. A.** (1974). Net photosynthesis, dark respiration, specific leaf weight, and growth of young apple trees as influenced by light regime. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **99**, 547-551.
- Barden J. A.** (1977). Apple tree growth, net photosynthesis, dark respiration, and specific leaf weight as affected by continuous and intermittent shade. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **102**, 391-394.
- Barden J. A.** (1978). Apple leaves, their morphology and photosynthetic potential. *HortScience* **13**, 644-646.
- Barker M. G.** (1996). Vertical profiles in a Brunei rain forest: I. microclimate associated with a canopy tree. *Journal of Tropical Forest Science* **8**, 505-519.
- Barlow H. W. B.** (1964). An interim report on a long-term experiment to assess the effect of cropping on apple tree growth. *East Malling Research Station Annual Report 1963*, 84-93.

- Barritt B. H., Rom C., Guelich K., Drake S., Dilley M.** (1987). Canopy position and light effects on spur, leaf, and fruit characteristics of 'Delicious' apple. *Hortscience* **22**, 402-405.
- Barritt B. H., Schonberg B. J.** (1990). Cultivar and canopy position effects on seasonal development of vegetative spurs of apple. *HortScience* **25**, 628-631.
- Barthélémy D., Caraglio Y., Costes E.** (1997). Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. In: *modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*, Bouchon J., De Reffye P. et Barthélémy D. INRA Paris. 89-136.
- Battaglia M., Beadle C., Loughhead S.** (1996). Photosynthetic temperature responses of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. *Tree Physiology* **16**, 81-89.
- Baughner T. A., Suman S., Leach D. W., Walter S. P.** (1994). Growth, productivity, spur quality, light transmission and net photosynthesis of 'Golden Delicious' apple trees on four rootstocks in three training systems. *Fruit Varieties Journal* **48**, 251-255.
- Baumgartner J., Graf B., Zahner P., Genini M., Gutierrez A. P.** (1986). Generalizing a population model for simulating "Golden Delicious" apple tree growth and development. *Acta Horticulturae* **184**, 111-122.
- Beakbane A. B., Majumder P. K.** (1975). A relationship between stomatal density and growth potential in apple rootstocks. *Journal of Horticultural Science* **50**, 285-289.
- Ben Mimoun M., Génard M., Besset J.** (1998). Relationships between shoots and the rest of the tree: effect on fruit growth. *Acta Horticulturae* **465**, 303-308.
- Berry J., Bjorkman O.** (1980). Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* **31**, 491-543.
- Blanke M. M.** (1997). Effect of fruit load on whole tree carbon assimilation, dark respiration, and water relations in apple. *Acta Horticulturae* **451**, 313-317.
- Boardman N. K.** (1977). Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology* **28**, 355-377.
- Bosc A.** (2000). EMILION: a tree functional-structural model: presentation and first application to the analysis of branch carbon balance. *Annals of Forest Science* **57**, 555-569.
- Brendel O., Pot D., Plomion C., Rozenberg P., Guehl J. M.** (2002). Genetic parameters and QTL analysis of delta 13C and ring width in maritime pine. *Plant, Cell and Environment* **25**, 945-953.
- Broadley M. R., Escobar-Gutierrez A. J., Burns A., Burns I. G.** (2001). Nitrogen-limited growth of lettuce is associated with lower stomatal conductance. *New Phytologist* **152**, 97-106.
- Brown A. G.** (1975). Apples. In: *Advances in fruit breeding*, Janick J. and Moore J. N. eds West Lafayette. Purdue University Press, 3-37.
- Bruschi P., Grossoni P., Bussotti F.** (2003). Within- and among-tree variation in leaf morphology of *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. natural populations. *Trees: Structure and Function* **17**, 164-172.
- Buckley T. N., Mott K. A., Farquhar G. D.** (2003). A hydromechanical and biochemical model of stomatal conductance. *Plant, Cell and Environment* **26**, 1767-1785.
- Campbell R. J., Marini R. P.** (1992). Light environment and time of harvest affect 'Delicious' apple fruit quality characteristics. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **117**, 551-557.
- Campbell R. J., Marini R. P., Birch J. B.** (1992). Canopy position affects light response curves for gas exchange characteristics of apple spur leaves. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **117**, 467-472.

- Cannell M. G. R.** (1985). Dry matter partitioning in tree crops. In: *Attributes of trees as crop plants*, Jackson J.E. and Cannell M.G.R. Institute of Terrestrial Ecology, 160-193.
- Caraglio Y., Barthélémy D.** (1997). Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires. In: *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux.*, Editions INRA. 11-88.
- Casasoli M., Pot D., Plomion C., Monteverdi M. C., Barreneche T., Lauteri M., Villani F.** (2004). Identification of QTLs affecting adaptative traits in *Castanea sativa* Mill. *Plant Cell and Environment* **27**, 1088-1101.
- Casella E., Sinoquet H.** (2003). A method for describing the canopy architecture of coppice poplar with allometric relationships. *Tree Physiology* **23**, 1153-1170.
- Castro F. d., Fetcher N.** (1999). The effect of leaf clustering in the interception of light in vegetal canopies: theoretical considerations. *Ecological Modelling* **116**, 125-134.
- Centritto M., Magnani F., Lee H. S. J., Jarvis P. G.** (1999). Interactive effects of elevated CO₂ and drought on cherry (*Prunus avium*) seedlings. II. Photosynthetic capacity and water relations. *New Phytologist* **141**, 141-153.
- Chan B. G., Cain J. C.** (1967). The effect of seed formation on subsequent flowering in apple. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science* **91**, 63-68.
- Cheng L., Luo X.** (1997). Diurnal and seasonal stomatal regulation of water use efficiency in leaves of field-grown apple trees. *Acta Horticulturae* **451**, 375-382.
- Cheng L., Fuchigami L. H.** (2000a). CO₂ assimilation in relation to nitrogen in apple leaves. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology* **75**, 383-387.
- Cheng L., Fuchigami L. H.** (2000b). Rubisco activation state decreases with increasing nitrogen content in apple leaves. *Journal of Experimental Botany* **51**, 1687-1694.
- 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.
- Combes D.** (2002) *Comparaison de modèles de transfert radiatifs pour simuler la distribution du rayonnement actif sur la morphogénèse (MAR) au sein d'un peuplement végétal à une échelle locale.* Thèse de Doctorat. Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand. 132 pages.
- Constant J. A.** (1999) *Architecture et fonctionnement intégré du pommier (Malus domestica Borkh): études des flux hydriques et de la photosynthèse pour les cultivars Braeburn et Fuji.* DEA Université PARIS XI. 48 pages.
- Costa W. A. J. M. d., Abeyasinghe W. A. M. W. K. S. B., Chandrapala A. G.** (2000). Relationship between stomatal conductance and leaf water potential in selected forest tree species growing under different levels of natural shade in the mid-country wet zone. *Journal of the National Science Foundation of Sri Lanka* **28**, 63-78.
- Costes E., Audubert A., Jaffuel S., Jay M., Demene M. N., Lichou J.** (1995a). Chronologie du développement du fruit en relation avec la croissance végétative chez l'abricotier *Prunus armeniaca* L. cv. Rouge du Roussillon. *Canadian Journal of Botany* **73**, 1548-1556.
- Costes E., Lauri P., Lespinasse J.** (1995b). modélisation de la croissance et de la ramification chez quelques cultivars de pommier. In: *Architecture des arbres fruitiers et forestiers*, INRA eds., **74**. 27-39.
- Costes E., Fournier D., Salles J.** (2000). Changes in primary and secondary growth as influenced by crop load effects in 'Fantasme®' apricot trees. *The Journal of Horticultural Science & Biotechnology* **75**, 510-519.

- Costes E., Regnard J. L., Constant J. A., Sinoquet H., Adam B., Améglio T.** (2002). Estimating transpiration of apple tree branches from leaf stomatal conductance measurements - a first assessment of RATP model on apple trees. *Acta Horticulturae* **584**, 95-100.
- Costes E.** (2003). Winter bud content according to position in 3-year-old branching systems of 'Granny Smith' apple. *Annals of Botany* **92**, 581-588.
- Costes E., Sinoquet H., Kelner J. J., 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 P. E., Regnard J. L.** (soumis). Analysing fruit tree architecture. Consequences for tree management and fruit production. *Horticultural Reviews*
- Cowan I. R.** (1977). Stomatal behaviour and environment. *Advances in Botanical Research* **4**, 117-228.
- Crabbé J.** (1987) *Aspects particuliers de la morphogenèse caulinaire des végétaux ligneux et introduction à leur étude quantitative*. Editions IRSIA (Institut pour l'encouragement de la recherche scientifique pour l'industrie et l'agriculture), Bruxelles, 116 pages.
- Crafts-Brandner S. J., Salvucci M. E.** (2000). Rubisco activase constrains the photosynthetic potential leaves at high temperature and CO₂. *PNAS* **97**, 13430-13435.
- Curry E. A., Looney N. E.** (1986). Effect of cropping on shoot growth of spur-type 'Golden Delicious' trees. *HortScience* **21**, 1015-1017.
- Dai Y., Dickinson R. E., Wang Y. P.** (2003). A two-big-leaf model for canopy temperature, photosynthesis and stomatal conductance. *Journal of Climate*, 1-43.
- Daudet F. A.** (1987). Un système simple pour la mesure *in situ* des échanges gazeux de couverts végétaux de quelques mètres carrés de surface foliaire. *Agronomie* **7**, 133-139.
- Daudet F. A., Le Roux X., Sinoquet H., Adam B.** (1999). Wind speed and leaf boundary layer conductance variation within tree crown. Consequences on leaf-to-atmosphere coupling and tree functions. *Agricultural and Forest Meteorology* **97**, 171-185.
- Dauzat J., Eroy M. N.** (1997). Simulating light regime and intercrop yields in coconut based farming systems. *European Journal of Agronomy* **7**, 63-74.
- Dauzat J., Rapidel B., Berger A.** (2001). Simulation of leaf transpiration and sap flow in virtual plants: model description and application to a coffee plantation in Costa Rica. *Agricultural and Forest Meteorology* **109**, 143-160.
- DeJong T. M., Doyle J. F.** (1985). Seasonal relationships between leaf nitrogen content (photosynthetic capacity) and leaf canopy light exposure in peach (*Prunus persica*). *Plant, Cell and Environment* **8**, 701-706.
- DeJong T. M.** (1986). Effects of reproductive and vegetative sink activity on leaf conductance and water potential in *Prunus persica* L. Batsch. *Scientia Horticulturae* **29**, 131-137.
- Den Dulk J.** (1989) *The interpretation of remote sensing, a feasibility study* PhD Thesis. Wageningen.
- Denden M., Lemeur R.** (2000). Modélisation de la résistance stomatique en fonction des caractéristiques morphologiques et anatomiques des stomates, du rayonnement et du potentiel hydrique. *Science et changements planétaires / sécheresse* **11**, 29-36.
- Dengler N. G.** (1980). Comparative histological basis of sun and shade leaf dimorphism in *Helianthus annuus*. *Canadian Journal of Botany* **58**, 717-730.
- Devadas C., Beck C. B.** (1972). Comparative morphology of the primary vascular systems in some species of Rosaceae and Leguminosae. *American Journal of Botany* **59**, 557-567.

- Dewar R. C.** (2002). The Ball-Berry-Leuning and Tardieu-Davies stomatal models: synthesis and extension within a spatially aggregated picture of guard cell function. *Plant, Cell and Environment* **25**, 1383-1398.
- Dreyer E., Tardieu F., Schulze E. D., Stiller V., Dizengremel P., Sehmer L., Label P.** (1995). Regulation of photosynthetic activity in forest trees during drought. In: *Eurosilva: contribution to forest tree physiology. Results from Eurosilva projects, presented at Dourdan, France, 7-10 November 1994.*, 339-368.
- Dreyer E., Le Roux X., Montpied P., Daudet F. A., Masson F. A.** (2001). Temperature response of leaf photosynthetic capacity in seedlings from seven temperate tree species. *Tree Physiology* **21**, 223-232.
- Evans J. R.** (1999). Leaf anatomy enables more equal access to light and CO₂ between chloroplasts. *New Phytologist* **143**, 93-104.
- Fails B. S., Lewis A. J., Barden J. A.** (1982). Anatomy and morphology of sun- and shade-grown *Ficus benjamina*. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **107**, 754-757.
- Falster D. S., Westoby M.** (2003). Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist* **158**, 509-525.
- Fanjul L., Jones H. G.** (1982). Rapid stomatal responses to humidity. *Planta* **154**, 135-138.
- Farque L., Sinoquet H., Colin F.** (2001). Canopy structure and light interception in *Quercus petraea* seedlings in relation to light regime and plant density. *Tree Physiology* **21**, 1-11.
- Farquhar G. D.** (1978). Feedforward responses of stomata to humidity. *Australian Journal of Plant Physiology* **5**, 787-800.
- Farquhar G. D., von Caemmerer S., Berry J. A.** (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* **149**, 78-90.
- Farquhar G. D., Sharkey T. D.** (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* **33**, 317-345.
- Flore J., Moon J., Lakso A.** (1985). The effect of water stress and vapor pressure gradient on stomatal conductance, water use efficiency and photosynthesis of fruit crops. *Acta Horticulturae* **171**, 207-218.
- Flore J. A., Lakso A. N.** (1989). Environmental and physiological regulation of photosynthesis in fruit crops. *Horticultural Reviews* **11**, 111-157.
- Forshey C. G., Elfving D. C.** (1989). The relationship between vegetative growth and fruiting in apple trees. *Horticultural Reviews* **11**, 229-287.
- Forte A. V., Ignatov A. N., Ponomarenko V. V., Dorokhov D. B., Savelyev N. I.** (2002). Phylogeny of the *Malus* (apple tree) species, inferred from the morphological traits and molecular DNA analysis. *Genetika (Moskva)* **38**, 1357-1369.
- 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.
- Frak E., Le Roux X., Millard P., Adam B., Dreyer E., Escuit C., Sinoquet H., Vandame M., Varlet-Grancher C.** (2002). Spatial distribution of leaf nitrogen and photosynthetic capacity within the foliage of individual trees: disentangling the effects of local light quality, leaf irradiance, and transpiration. *Journal of Experimental Botany* **53**, 1-10.
- Francesconi A. H. D., Lakso A. N., Denning S. S.** (1997). Light and temperature effects on whole-canopy net carbon dioxide exchange rates of apple trees. *Acta Horticulturae* **451**, 287-294.

- Franks P. J., Cowan I. R., Farquhar G. D.** (1997). The apparent feedforward response of stomata to air vapour pressure deficit: information revealed by different experimental procedures with two rainforest trees. *Plant, Cell and Environment* **20**, 142-145.
- Frossard J. S., Cruiziat P.** (1995). Physiologie intégrée de l'arbre fruitier : analyse et modélisation du fonctionnement de l'arbre en relation avec le climat. *Fruits* **50**, 221-224.
- Fujii J. A., Kennedy R. A.** (1985). Seasonal changes in the photosynthetic rate in apple trees. A comparison between fruiting and nonfruiting trees. *Plant Physiology* **78**, 519-524.
- Fulford R. M.** (1965). The morphogenesis of apple buds. I. The activity of the apical meristem. *Annals of Botany* **29**, 167-180.
- Fulford R. M.** (1966). The morphogenesis of apple buds. II. The development of the bud. *Annals of Botany* **30**, 27-38.
- Gao Q., Zhao P., Zeng X., Cai X., Shen W.** (2002). A model of stomatal conductance to quantify the relationship between leaf transpiration, microclimate and soil water stress. *Plant, Cell and Environment* **25**, 1373-1381.
- García-Villanueva E.** (2004) *Croissance coordonnée des systèmes aérien et racinaire chez deux génotypes de pommier*. AGRO, Montpellier. 180pp.
- Gary C., Jones J. W., Tchamitchian M.** (1998). Crop modelling in horticulture: state of the art. *Scientia Horticulturae* **74**, 3-20.
- Génard M., Bruchou C.** (1992). Multivariate analysis of within-tree factors accounting for the variation of peach fruit quality. *Scientia Horticulturae* **52**, 37-51
- 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., Baret F., Simon D.** (2000). A 3D peach canopy model used to evaluate the effect of tree architecture and density on photosynthesis at a range of scales. *Ecological Modelling* **128**, 197-209.
- Ghosh S. P.** (1973). Internal structure and photosynthetic activity of different leaves of apple. *Journal of Horticultural Science* **48**, 1-9.
- Giuliani R., Corelli-Grappadelli L., Magnanini E.** (1997). Effects of crop load on apple photosynthetic responses and yield. *Acta Horticulturae* **451**, 303-311.
- Giuliani R., Magnanini E., Corelli-Grappadelli L.** (1998) Whole canopy gas exchanges and light interception of three peach training systems. *Acta Horticulturae*. **465**, 309-317.
- Godin C., Costes E., Sinoquet H.** (1999a). A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Annals of Botany* **84**, 343-357.
- Godin C., Guédon Y., Costes E.** (1999b). Exploration of a plant architecture database with the AMAPmod software illustrated on an apple tree hybrid family. *Agronomie* **19**, 163-184.
- Goodfellow J., Eamus D., Duff G.** (1997). Diurnal and seasonal changes in the impact of CO₂ enrichment on assimilation, stomatal conductance and growth in a long-term study of *Mangifera indica* in the wet-dry tropics of Australia. *Tree Physiology* **17**, 291-299.
- Grassi G., Meir P., Cromer R., Tompkins D., Jarvis P. G.** (2002). Photosynthetic parameters in seedlings of *Eucalyptus grandis* as affected by rate of nitrogen supply. *Plant, Cell and Environment* **25**, 1677-1688.

- Gratani L., Bombelli A.** (2000). Correlation between leaf age and other leaf traits in three Mediterranean maquis shrub species: *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* and *Cistus incanus*. *Environmental and Experimental Botany* **43**, 141-153.
- Gratani L., Meneghini M., Pesoli P., Crescente M. F.** (2003). Structural and functional plasticity of *Quercus ilex* seedlings of different provenances in Italy. *Trees: Structure and Function* **17**, 515-521.
- Green S., McNaughton K., Wunsche J. N., Clothier B.** (2003). Modeling light interception and transpiration of apple tree canopies. *Agronomy Journal* **95**, 1380-1387.
- Grossman Y. L., DeJong T. M.** (1994). PEACH: a simulation model of predictive and vegetative growth in peach trees. *Tree Physiology* **14**, 329-345.
- Gucci R., Petracek P. D., Flore J. A.** (1991). The effect of fruit harvest on photosynthetic rate, starch content, and chloroplast ultrastructure in leaves of *Prunus avium* L. *Advances in Horticultural Science* **5**, 19-22.
- Gucci R., Grappadelli L. C., Tustin S., Ravaglia G.** (1994). The effect of defruiting at different stages of fruit development on leaf photosynthesis of "Golden Delicious" apple. *Tree Physiology* **15**, 35-40.
- Gutschick V. P.** (1999). Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. *New Phytologist* **143**, 3-18.
- Hallé F., Oldeman R. A. A.** (1970) *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson et Cie, Liège, 178 pages.
- Hallé F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B.** (1978) *Tropical trees and forests, an architectural analysis*. Springer-Verlag, Berlin, 441 pages.
- Hampson C. R., Azarenko A. N., Potter J. R.** (1996). Photosynthetic rate, flowering, and yield component alteration in hazelnut in response to different light environments. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **121**, 1103-1111.
- Hanan J.** (2004) *Modelling cotton (Gossypium hirsutum L.) with L-systems: a template model for incorporating physiology*. 4th International Workshop on Functional-Structural Plant Models, Montpellier. 268-272.
- Hanba Y. T., Kogami H., Terashima I.** (2002). The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. *Plant, Cell and Environment* **25**, 1021-1030.
- Harley P. C., Thomas R. B., Reynolds J. F., Strain B. R.** (1992). Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment* **15**, 271-282.
- Harris S. A., Robinson J. P., Juniper B. E.** (2002). Genetic clues to the origin of the apple. *Trends in Genetics* **18**, 426-430.
- Higgins S., Larsen F., Bendel R., Rademaker G., Bassman J., Bidlake W., Al Wir A.** (1992). Comparative gas exchange characteristics of potted, glasshouse-grown almond, apple, fig, grape, olive, peach and asian pear. *Scientia Horticulturae* **52**, 313-329.
- Hofstra G., Hesketh J. D.** (1969). The effect of temperature on stomatal aperture in different species. *Canadian Journal of Botany* **47**, 1307-1310.
- Hogan K. P., Smith A. P., Araus J. L., Saavedra A.** (1994). Ecotypic differentiation of gas exchange responses and leaf anatomy in a tropical forest understory shrub from areas of contrasting rainfall regimes. *Tree Physiology* **14**, 819-831.
- Honda H., Fisher J. B.** (1978). Tree branch angle: maximizing effective leaf area. *Science, USA* **199**, 888-890.

- Iglesias D. J., Lliso I., Tadeo F. R., Talon M.** (2002). Regulation of photosynthesis through source: sink imbalance in *Citrus* is mediated by carbohydrate content in leaves. *Physiologia Plantarum* **116**, 563-572.
- Infante J. M., Rambal S., Joffre R.** (1997). Modelling transpiration in holm-oak savannah: scaling up from the leaf to the tree scale. *Agricultural and Forest Meteorology* **87**, 273-289.
- Jackson J. E., Palmer J. W.** (1972). Interception of light by model hedgerow orchards in relation to latitude, time of year and hedgerow configuration and orientation. *Journal of Applied Ecology* **9**, 341-357.
- Jackson J. E., Palmer J. W., Perring M. A., Sharples R. O.** (1977). Effects of shade on the growth and cropping of apple trees. III Effects on fruit growth, chemical composition and quality at harvest and after storage. *Journal of Horticultural Science* **52**, 267-282.
- Jackson J. E., Palmer J. W.** (1979). A simple model of light transmission and interception by discontinuous canopies. *Annals of Botany*, 381-383.
- Jackson J. E., Palmer J. W.** (1980). A computer model study of light interception by orchards in relation to mechanised harvesting and management. *Scientia Horticulturae* **13**, 1-7.
- Jacquemoud S., Baret F.** (1990). PROSPECT: A model of leaf optical properties spectra. *Remote Sensing of Environment* **34**, 75-91.
- Jarvis P. G.** (1976). The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* **273**, 593-610.
- Jia H., Li D.** (2002). Relationship between photosystem II electron transport and photosynthetic CO₂ assimilation responses to irradiance in young apple tree leaves. *Photosynthetica* **40**, 139-144.
- Johnson R. S., Lakso A. N.** (1986). 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 R. S., Lakso A. N.** (1991). Approaches to modelling light interception in orchards. *HortScience* **26**, 1002-1004.
- Jones H. G., Cumming I. G.** (1984). Variation of leaf conductance and leaf water potential in apple orchards. *Journal of Horticultural Science* **59**, 329-336.
- Jones H. G., Higgs K. H.** (1989). Empirical models of the conductance of leaves in apple orchards. *Plant, Cell and Environment* **12**, 301-308.
- Jones H. G.** (1998). Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany*, 387-398.
- Jordan D. B., Ogren W. L.** (1984). The CO₂/O₂ specificity of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Planta* **161**, 308-313.
- Juniper A. U., Watkins R., Harris S. A.** (1999). The origin of the apple. *Acta Horticulturae* **484**, 27-33.
- Kappel F., Flore J. A.** (1983). Effect of shade on photosynthesis, specific leaf weight, leaf chlorophyll content, and morphology of young peach trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **108**, 541-544.
- Kappel F., Quamme H. A.** (1993). Orchard training systems influence early canopy development and light microclimate within apple tree canopies. *Canadian Journal of Plant Science* **73**, 237-248.

- Kervella J., Pagès L., Génard M.** (1995). Genotypic differences in the leaf emergence rate of young peach trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **120**, 278-282.
- Kervella J., Pfeiffer F., Pagès L., Génard M., Serra V.** (1998). Taking into account relationships between ecophysiological processes in the breeding for peach tree characteristics. *Acta Horticulturae* **465**, 145-154.
- King D. A.** (1997). The functional significance of leaf angle in *Eucalyptus*. *Australian Journal of Botany* **45**, 619-639.
- Kitao M., Lei T. T., Koike T., Tobita H., Maruyama Y.** (2000). Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant, Cell and Environment* **23**, 81-89.
- Kleiber A., Weibel P.** (2003). Il faut préparer la mise en réserve des arbres fruitiers. *Réussir fruits et légumes* **222**, 36-38.
- Klich M. G.** (2000). Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. *Environmental and Experimental Botany* **44**, 171-183.
- Korban S. S., Skirvin R. M.** (1984). Nomenclature of the cultivated apple. *HortScience* **19**, 177-180.
- Kosugi Y., Shibata S., Kobashi S.** (2003). Parameterization of the CO₂ and H₂O gas exchange of several temperate deciduous broad-leaved trees at the leaf scale considering seasonal changes. *Plant, Cell and Environment* **26**, 285-301.
- Kriedemann P. E., Loveys B. R., Fuller G. L., Leopold A. C.** (1972). Abscisic acid and stomatal regulation. *Plant Physiology, USA* **49**, 842-847.
- Lacointe A.** (2000). Carbon allocation among tree organs: a review of basic processes and representation in functional-structural tree models. *Annals of Forest Science* **57**, 521-533.
- Lacointe A., Deleens E., Ameglio T., Saint-joanis B., Lelarge C., Vandame M., Song G. C., Daudet F. A.** (2004). Testing the branch autonomy theory: a ¹³C/¹⁴C double-labelling experiment on differentially shaded branches. *Plant, Cell and Environment* **27**, 1159-1168.
- Lai R., Woolley D. J., Lawes G. S.** (1988). Patterns of assimilate transport from leaves to fruit within a kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) lateral. *Journal of Horticultural Science* **63**, 725-730.
- Lakso A. N., Musselman R. C.** (1976). Effects of cloudiness on interior diffuse light in apple trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **101**, 642-644.
- Lakso A. N., Seeley E. J.** (1978). Environmentally induced responses of apple tree photosynthesis. *HortScience* **13**, 646-650.
- Lakso A. N.** (1979). Seasonal changes in stomatal response to leaf water potential in apple. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **104**, 58-60.
- Lakso A. N., Johnson R. S.** (1990). A simplified dry matter production model for apple using automatic programming simulation software. *Acta Horticulturae* **276**, 141-147.
- Lakso A. N.** (1994). Apple. In: *Handbook of environmental physiology of fruit crops*, Schaffer B. and Andersen P. C. eds., **Vol. I - Temperate crops**. University of Florida. CRC Press Inc, 3-35.
- Landsberg J. J., Beadle P. V., Biscoe D. R., Butler B., Davidson L. D., Incoll G. B., James P. G., Jarvis P. J., Martin R. E., Neilson D. B. B., Powell E. M., Slack M. R., Thorpe N. C., Turner B., Warritt B., Watts W. R.** (1975). Diurnal energy, water and CO₂ exchanges in an apple orchard. *Journal of Applied Ecology* **12**, 659-684.

- Lankes C. (1985). Effect of water stress on transpiration and CO₂ gas exchange of the apple leaf and fruit. *Acta Horticulturae*, 305-314.
- Larrive G., Lauri P. É., Lespinasse J., Ramonguilhem M. (2000). Conduite centrifuge avec extinctions. *Réussir fruits et légumes* **182**, 46-48.
- Lauri P. E., Lespinasse J. M. (2000). The vertical axis and solaxe systems in France. *Acta Horticulturae* **513**, 287-296.
- Lauri P. É., Térouanne E. (1995). Analysis of primary growth of branches of apple (*Malus x domestica* Borkh.) over one growing season. *Canadian Journal of Botany* **73**, 1471-1489.
- Lauri P. É., Térouanne E., Lespinasse J. M., Regnard J. L., Kelner J. J. (1995). Genotypic differences in the axillary bud growth and fruiting pattern of apple fruiting branches over several years-an approach to regulation of fruit bearing. *Scientia Horticulturae* **64**, 265-281.
- Lauri P. É. (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.
- Le Lezec M., Thibault B. (1986). Pollinisation du pommier et du poirier. In: *Pollinisation: poirier, pommier*, CTIFL Paris. 11-14.
- Le Roux X., Grand S., Dreyer E., Daudet F. A. (1999a). Parameterization and testing of a biochemically-based photosynthesis model for walnut (*Juglans regia* L.) trees and seedlings. *Tree Physiology* **19**, 481-492.
- Le Roux X., Sinoquet H., Vandame M. (1999b). Spatial distribution of leaf dry weight per area and leaf nitrogen concentration in relation to local radiation regime within an isolated tree crown. *Tree Physiology* **19**, 181-188.
- Le Roux X., Walcroft A. S., Daudet F. A., Sinoquet H., Chaves M. M., Rodrigues A., Osorio L. (2001). Photosynthetic light acclimation in peach leaves: importance of changes in mass:area ratio, nitrogen concentration, and leaf nitrogen partitioning. *Tree Physiology* **21**, 377-386.
- Lespinasse J. M. (1977) *La conduite du Pommier. I - Types de fructification. Incidence sur la conduite de l'arbre*. I.N.V.U.F.L.E.C. Paris, 80 pages.
- Lespinasse J. M., Delort F. (1986). Apple tree management in vertical axis: appraisal after ten years of experiments. *Acta Horticulturae* **160**, 120-155.
- Lespinasse Y., Noiton D. (1986). Contribution to the study of a haploid apple plant (*Malus pumila* Mill.). Descriptive study and comparison with clones of different ploidy. I. Vegetative characters: internodes, leaves and stomata. *Agronomie* **6**, 659-664.
- Lespinasse Y. (1992). Le pommier. In: *Amélioration des espèces végétales cultivées*, INRA Paris. 579-594.
- Lespinasse J. M., Delort F., Lauri P. E. (1995). Le raisonnement de la branche fruitière. *Fruits et Légumes hors série, "pomme haute définition"*, 52-62.
- Leuning R. (1995). A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C₃ plants. *Plant, Cell and Environment* **18**, 339-355.
- Leuning R., Kelliher F. M., de Pury D. G. G., Schulze E. D. (1995). Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: scaling from leaves to canopies. *Plant, Cell and Environment* **18**, 1183-1200.
- Leuning R. (1997). Scaling to a common temperature improves the correlation between the photosynthesis parameters J_{\max} and V_{\max} . *Journal of Experimental Botany* **48**, 345-347.

- Lhomme J. P., Elguero E., Chehbouni A., Boulet G.** (1998). Stomatal control of transpiration: examination of Monteith's formulation of canopy resistance. *Water Resources Research* **34**, 2301-2308.
- Li F., Cohen S., Naor A., Shaozong K., Amnon E.** (2002). Studies of canopy structure and water use of apple trees on three rootstocks. *Agricultural Water Management* **55**, 1-14.
- Li K. T., Lakso A. N., Piccioni R., Robinson T.** (2003). Summer pruning reduces whole-canopy carbon fixation and transpiration in apple trees. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* **78**, 749-754.
- Loreti F., Muleo R., Morini S., Tellini A.** (1993). Stomatal characteristics in peach tree canopies. *Advances in Horticultural Science* **7**, 41-43.
- Macfarlane C., White D. A., Adam M. A.** (2004). The apparent feed-forward response to vapour pressure deficit of stomata in droughted, field-grown *Eucalyptus globulus* Labill. *Plant, Cell and Environment* **27**, 1268-1280.
- Maherali H., Reid C. D., Polley H. W., Johnson H. B., Jackson R. B.** (2002). Stomatal acclimation over a subambient to elevated CO₂ gradient in a C₃/C₄ grassland. *Plant, Cell and Environment* **25**, 557-566.
- Mancinelli A. L.** (1989). Interaction between cryptochrome and phytochrome in higher plant photomorphogenesis. *American Journal of Botany* **76**, 143-154.
- Marcelis L. F. M., Heuvelink E., Goudriaan J.** (1998). Modelling biomass production and yield of horticultural crops: a review. *Scientia Horticulturae* **74**, 83-111.
- Marini R. P., Sowers D. L.** (1990). Net photosynthesis, specific leaf weight, and flowering of peach as influenced by shade. *HortScience* **25**, 331-334.
- Maroco J. P., Breia E., Faria T., Pereira J. S., Chaves M. M.** (2002). Effects of long-term exposure to elevated CO₂ and N fertilization on the development of photosynthetic capacity and biomass accumulation in *Quercus suber* L. *Plant, Cell and Environment* **25**, 105-113.
- Massonnet C., García-Villanueva E., Costes E., Regnard J. L.** (2004). Integrating apple tree aerial and root architecture in a structure-function approach. *Acta Horticulturae* **636**, 601-608.
- Mauget J. C.** (1983). Etude de la levée de dormance et du débournement des bourgeons de noyer (*Juglans regia* L., cv."Franquette") soumis à des températures supérieures à 15°C au cours de leur période de repos apparent. *Agronomie* **3**, 745-750.
- Mediavilla S., Escudero A., Heilmeyer H.** (2001). Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiology* **21**, 251-259.
- Mediavilla S., Escudero A.** (2004). Stomatal responses to drought of mature trees and seedlings of two co-occurring Mediterranean oaks. *Forest Ecology and Management* **187**, 281-294.
- Mendes M. M., Gazarini L. C., Rodrigues M. L.** (2001). Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments - effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. *Environmental and Experimental Botany* **45**, 165-178.
- Monteith J. L.** (1977). Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* **281**, 277-294.
- Monteith J. L.** (1995). A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant, Cell and Environment* **18**, 357-364.

- Moon J. W., Jr., Hancock J. F., Jr., Draper A. D., Flore J. A.** (1987). Genotypic differences in the effect of temperature on CO₂ assimilation and water use efficiency in blueberry. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **112**, 170-173.
- Moon P., Spencer D.** (1942). Illumination from a non-uniform sky. *Transactions of the Illumination Engineering Society* **37**, 707-726.
- Myers D., Thomas R. B., Delucia E. H.** (1999). Photosynthetic responses of loblolly pine (*Pinus taeda*) needles to experimental reduction in sink demand. *Tree Physiology* **19**, 235-242.
- Nii N., Kuroiwa T.** (1988). Anatomical changes including chloroplast structure in peach leaves under different light conditions. *Journal of Horticultural Science* **63**, 37-45.
- Niinemets U.** (1997). Role of foliar nitrogen in light harvesting and shade tolerance of four temperate deciduous woody species. *Functional Ecology* **11**, 518-531.
- Niinemets U., Tenhunen J. D.** (1997). A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell and Environment* **20**, 845-866.
- Niinemets U.** (1999). Energy requirement for foliage formation is not constant along canopy light gradients in temperate deciduous trees. *New Phytologist* **141**, 459-470.
- Niinemets U., Bilger W., Kull O., Tenhunen J.** (1999). Responses of foliar photosynthetic electron transport, pigment stoichiometry, and stomatal conductance to interacting environmental factors in a mixed species forest canopy. *Tree Physiology* **19**, 839-852.
- Nougarède A.** (1965). Organisation et fonctionnement du méristème apical des végétaux vasculaires. In: *Travaux de biologie végétale dédiés au professeur Plantefol.*, Cie Paris. 171-340.
- Oguchi R., Hikosaka K., Hirose T.** (2003). Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? *Plant, Cell and Environment* **26**, 505-512.
- Oker-Blom P., Smolander H.** (1988). The ratio of shoot silhouette area to total needle area in Scots pine. *Forest Science* **34**, 894-906.
- Ort D. R., Whitmarsh J.** (2001). Photosynthesis. *Encyclopedia of Life Sciences*, 1-7.
- Palmer J. W.** (1989). Canopy manipulation for optimum utilization of light. In: *Manipulation of fruiting*, Wright C. J. Butterworths, London. 245-262.
- Palmer J. W.** (1992). Effects of varying crop load on photosynthesis, dry matter production and partitioning of Crispin/M.27 apple trees. *Tree Physiology* **11**, 19-33.
- Palmer J. W., Giuliani R., Adams H. M.** (1997). Effect of crop load on fruiting and leaf photosynthesis of Braeburn/M.26 apple trees. *Tree Physiology* **17**, 741-746.
- Parveaud C. E.** (2002) *Elaboration de plantes virtuelles tridimensionnelles de noyer hybrides et simulation du bilan radiatif*. DEA Ecologie. 41 pages.
- Pearcy R. W., Yang W.** (1998). The functional morphology of light capture and carbon gain in the Redwood forest understorey plant *Adenocaulon bicolor* Hook. *Functional Ecology* **12**, 543-552.
- Perttunen J., Sievanen R., Nikinmaa E.** (1998). LIGNUM: a model combining the structure and the functioning of trees. *Ecological Modelling* **108**, 189-198.
- Porpiglia P. J., Barden J. A.** (1980). Seasonal trends in net photosynthetic potential, dark respiration, and specific leaf weight of apple leaves as affected by canopy position. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **105**, 920-923.
- Porté A., Loustau D.** (1998). Variability of the photosynthetic characteristics of mature needles within the crown of a 25-year old *Pinus pinaster*. *Tree Physiology* **18**, 223-232.

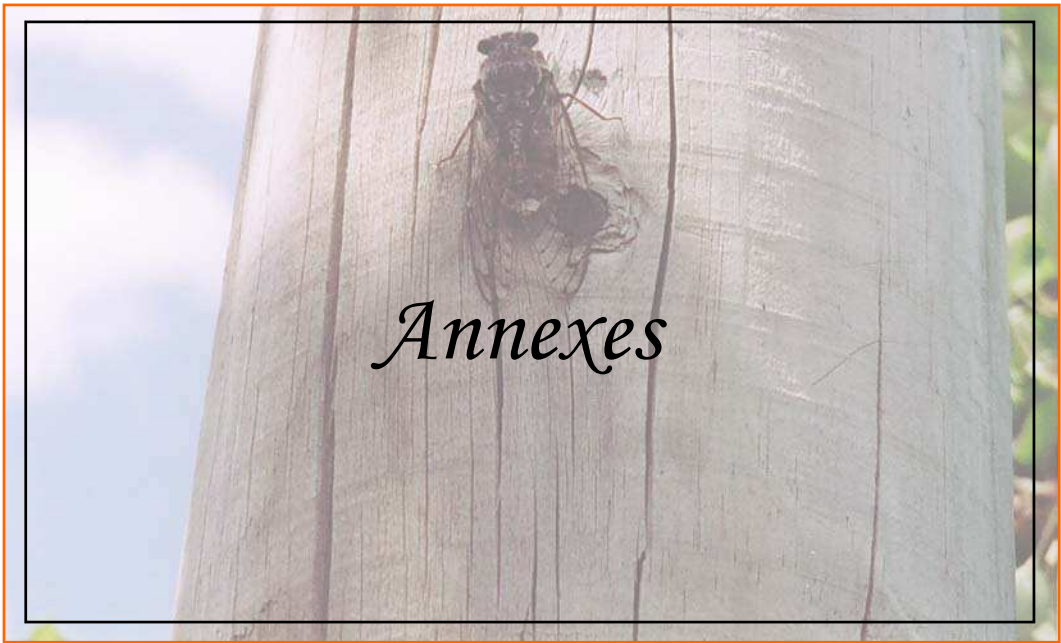
- Powles S. B.** (1984). Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual Review of Plant Physiology* **35**, 15-44.
- Pratt C.** (1988). Apple flower and fruit: morphology and anatomy. *Horticultural Reviews* **10**, 273-308.
- Pratt C.** (1990). Apple trees: morphology and anatomy. *Horticultural Reviews* **12**, 265-305.
- Pretorius J. J. B., Wand S. J. E.** (2003). Late-season stomatal sensitivity to microclimate is influenced by sink strength and soil moisture stress in 'Braestar' apple trees in South Africa. *Scientia Horticulturae* **98**, 1-15.
- Proctor J. T. A.** (1981). Stomatal conductance changes in leaves of McIntosh apple trees before and after fruit removal. *Canadian Journal of Botany* **59**, 50-53.
- Prusinkiewicz P.** (1999). A look at the visual modeling of plants using L-systems. *Agronomie* **19**, 211-224.
- Radoglou K. M., Jarvis P. G.** (1990). Effects of CO₂ enrichment on four poplar clones. II. Leaf surface properties. *Annals of Botany* **65**, 627-632.
- Rageau R.** (1982). Etude expérimentale des lois d'action de la température sur la croissance des bourgeons floraux de pêcher (*Prunus persica* L. Batsch) pendant la post-dormance. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie d'Agriculture de France* **9**, 709-718.
- Rauh W.** (1939). *Mitt. Deutsch Dendrol. Ges.* **52**, 86-111.
- Raulier F., Bernier P. Y., Ung C. H.** (1999). Canopy photosynthesis of sugar maple (*Acer saccharum*): comparing big-leaf and multilayer extrapolations of leaf-level measurements. *Tree Physiology* **19**, 407-420.
- Rauscher H. M., Isebrands J. G., Host G. E., Dickson R. E., Dickmann D. I., Crow T. R., Michael D. A.** (1990). ECOPHYS: an ecophysiological growth process model for juvenile poplar. *Tree Physiology* **7**, 255-281.
- Reich P. B., Walters M. B., Ellsworth D. S., Vose J. M., Volin J. C., Gresham C., Bowman W. D.** (1998). Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia* **114**, 471-482.
- Rivals P.** (1965). Essai sur la croissance des arbres et sur leurs systèmes de floraison (application aux espèces fruitières) - I -. *Journal d'Agriculture Tropicale et de Botanique Appliquée* **XII**, 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 et de Botanique Appliquée* **XIII**, 91-122.
- Robinson J. P., Harris S. A., Juniper B. E.** (2001). Taxonomy of the genus *Malus* Mill. (Rosaceae) with emphasis on the cultivated apple, *Malus domestica* Borkh. *Plant Systematics and Evolution* **226**, 35-38.
- Robinson T. L.** (1997). Interaction of tree form and rootstock on light interception, yield and efficiency of 'Empire', 'Delicious' and 'Jonagold' apple trees trained to different systems. *Acta Horticulturae*, **451**, 427-436.
- Roden J. S.** (2003). Modeling the light interception and carbon gain of individual fluttering aspen (*Populus tremuloides* Michx) leaves. *Trees: Structure and Function* **17**, 117-126.
- Rosati A., Esparza G., DeJong T. M., Pearcy R. W.** (1999). Influence of canopy light environment and nitrogen availability on leaf photosynthetic characteristics and photosynthetic nitrogen-use efficiency of field-grown nectarine trees. *Tree Physiology* **19**, 173-180.

- Rosati A., Day K. R., DeJong T. M.** (2000). Distribution of leaf mass per unit area and leaf nitrogen concentration determine partitioning of leaf nitrogen within tree canopies. *Tree Physiology* **20**, 271-276.
- Rotondi A., Predieri S.** (2002). Leaf anatomy and photosynthesis of pear trees with different growth habit. *Acta Horticulturae* **596**, 745-749.
- Sack L., Cowan P. D., Jaikumar N., Holbrook N. M.** (2003). The 'hydrology' of leaves: coordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell and Environment* **26**, 1343-1356.
- Sala A., Tenhunen J. D.** (1996). Simulations of canopy net photosynthesis and transpiration in *Quercus ilex* L. under the influence of seasonal drought. *Agricultural and Forest Meteorology* **78**, 203-222.
- Sansavini S., Corelli-Grappadelli L.** (1997). Yield and light efficiency for high quality fruit in apple and peach high density planting. *Acta Horticulturae* **451**, 559-568.
- Schechter I., Proctor J. T. A., Elfving D. C.** (1992). Morphological differences among apple leaf types. *HortScience* **27**, 101-103.
- Schechter I., Proctor J. T. A., Elfving D. C.** (1994). Apple fruit removal and limb girdling affect fruit and leaf characteristics. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **119**, 157-162.
- Schoch P. G.** (1972). Effects of shading on structural characteristics of the leaf and yields of fruit in *Capsicum annuum* L. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **97**, 461-464.
- Schulze E. D.** (1986). Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Annual Review of Plant Physiology* **37**, 247-274.
- Seeley E. J., Kammereck R.** (1977). Carbon flux in apple trees: the effects of temperature and light intensity on photosynthetic rates. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **102**, 731-733.
- Sievänen R., Nikinmaa E., Nygren P., Ozier-Lafontaine H., Pertunen J., Hakula H.** (2000). Components of functional-structural tree models. *Annals of Forest Science* **57**, 399-412.
- Sinoquet H., Bonhomme R.** (1992). Modeling radiative transfer in mixed and row intercropping systems. *Agricultural and Forest Meteorology* **62**, 219-240.
- Sinoquet H., Rivet P.** (1997). Measurement and visualization of the architecture of an adult tree based on a three-dimensional digitising device. *Trees: Structure and Function* **11**, 265-270.
- Sinoquet H., Rivet P., Godin C.** (1997). Assessment of the three-dimensional architecture of walnut trees using digitising. *Silva Fennica* **31**, 265-273.
- Sinoquet H., Thanisawanyangkura S., Mabrouk H., Kasemsap P.** (1998). Characterization of the light environment in canopies using 3D digitising and image processing. *Annals of Botany* **82**, 203-212.
- Sinoquet H., Le Roux X.** (2000). Short term interactions between tree foliage and the aerial environment: an overview of modelling approaches available for tree structure-function models. *Annals of Forest Science* **57**, 477-496.
- Sinoquet H., Le Roux X., Adam B., Ameglio T., Daudet F. A.** (2001). RATP: a model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration and photosynthesis within canopies: application to an isolated tree crown. *Plant, Cell and Environment* **24**, 395-406.
- Slack E. M.** (1974). Studies of stomatal distribution on the leaves of four apple varieties. *Journal of Horticultural Science* **49**, 95-103.

- Sonohat G., Sinoquet H., Kulandaivelu V., Combes D., Lescourret F.** (2004) *Three-dimensional reconstruction of partially 3D digitised peach tree canopies*. 4th International Workshop on Functional-Structural Plant Models, Montpellier.6-8.
- Sultan S. E.** (2000). Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* **5**, 537-542.
- Syversten J. P., Goñi C., Otero A.** (2003). Fruit load and canopy shading affect leaf characteristics and net gas exchange of 'Spring' navel orange trees. *Tree Physiology* **23**, 899-906.
- Takenaka A.** (1994). Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. *Ecological Research* **9**, 109-114.
- Tardieu F., Davies W. J.** (1992). Stomatal response to abscisic acid is a function of current plant water status. *Plant Physiology* **98**, 540-545.
- Tardieu F., Simonneau T.** (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany* **49**, 419-432.
- Tartachnyk I., Blanke M. M.** (2002). Effect of mechanically-simulated hail on photosynthesis, dark respiration and transpiration of apple leaves. *Environmental and Experimental Botany* **48**, 169-175.
- Tetens O.** (1930). Über einige meteorologische Begriffe. *Zeitschrift für Geophysik* **6**, 297-309.
- Thorpe M. R., Saugier B., Auger S., Berger A., Methy M.** (1978). Photosynthesis and transpiration of an isolated tree: model and validation. *Plant, Cell and Environment* **1**, 269-277.
- Thorpe M. R., Warrit B., Landsberg J. J.** (1980). Responses of apple leaf stomata: a model for single leaves and a whole tree. *Plant, Cell and Environment* **3**, 23-27.²
- Tognetti R., Costagli G., Minnocci A., Gucci R.** (2002). Stomatal behaviour and water use efficiency in two cultivars of *Olea europaea* L. *Agricoltura Mediterranea* **132**, 90-97.
- Tolivia D., Tolivia J.** (1987). Farga: a new polychromatic method for simultaneous and differential staining of plant tissues. *Journal of Microscopy* **148**, 113-117.
- Torre S., Fjeld T., Gislerod H. R., Moe R.** (2003). Leaf anatomy and stomatal morphology of greenhouse roses grown at moderate or high air humidity. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **128**, 598-602.
- Trillot M., Masseron A., Mathieu V., Bergougnoux F., Hutin C., Lespinasse Y.** (2002) *Le pommier*. CTIFL, Paris, 292 pages.
- Troll W.** (1937) *Vergleichende Morphologie der Höheren Pflanzen* (vol. Bd.I T1), Berlin.
- Turnbull M. H., Murthy R., Griffin K. L.** (2002). The relative impacts of daytime and night-time warming on photosynthetic capacity in *Populus deltoides*. *Plant, Cell and Environment* **25**, 1729-1737.
- Tustin D. S., Cashmore W. M., Bensley R. B.** (2001). Pomological and physiological characteristics of slender pyramid central leader apple (*Malus domestica*) planting systems grown on intermediate vigour, semi-dwarfing, and dwarfing rootstocks. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* **29**, 195-208.
- Urban L., Le Roux X., Sinoquet H., Jaffuel S., Jannoyer M.** (2003). A biochemical model of photosynthesis for mango leaves: evidence for the effect of fruit on photosynthetic capacity of nearby leaves. *Tree Physiology* **23**, 289-300.
- Urban L., Lu P., Thibaud R.** (2004). Inhibitory effect of flowering and early fruit growth on leaf photosynthesis in mango. *Tree Physiology* **24**, 387-399.

- Valancogne C., Nasr Z.** (1989). Une méthode de mesure de débit de sève brute dans de petits arbres par bilan de chaleur. *Agronomie* **9**, 609-617.
- Valancogne C.** (1995) *Mode de régulation de la transpiration chez le prunier et le pommier : conséquence sur le choix d'indicateurs de l'état hydrique*. Séminaire l'eau dans la vie de l'arbre , groupe d'étude de l'arbre.167-187.
- Valladares F., Pearcy R. W.** (1999). The geometry of light interception by shoots of *Heteromeles arbutifolia*: morphological and physiological consequences for individual leaves. *Oecologia* **121**, 121-171.
- Valladares F., Martinez-Ferri E., Balaguer L., Perez-Corona E., Manrique E.** (2000). Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytologist* **148**, 79-91.
- Valladares F., Chico J. M., Aranda I., Balaguer L., Dizengremel P., Manrique E., Dreyer E.** (2002). The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees: Structure and Function* **16**, 395-403.
- Vavilov N. I.** (1930) *Wild progenitors of the fruit trees of Turkestan and the Caucasus and the problem of the origin of fruit trees*. Proceedings of the 9th International Horticultural Congress, London. 271-286.
- Vemmos S. N., Goldwin G. K.** (1993). Stomatal and chlorophyll distribution of Cox's Orange Pippin apple flowers relative to other cluster parts. *Annals of Botany* **71**, 245-250.
- Walcroft A., Le Roux X., Diaz-Espejo A., Dones N., Sinoquet H.** (2002). Effects of crown development on leaf irradiance, leaf morphology and photosynthetic capacity in a peach tree. *Tree Physiology* **22**, 929-938.
- Warrit B., Landsberg J. J., Thorpe M. R.** (1980). Responses of apple leaf stomata to environmental factors. *Plant, Cell and Environment* **3**, 13-22.
- Watson R. L., Landsberg J. J., Thorpe M. R.** (1978). Photosynthetic characteristics of the leaves of Golden delicious apple trees. *Plant, Cell and Environment* **1**, 51-58.
- West D. W., Gaff D. F.** (1976). The effect of leaf water potential, leaf temperature and light intensity on leaf diffusion resistance and the transpiration of leaves of *Malus sylvestris*. *Physiologia Plantarum* **38**, 98-104.
- White J.** (1979). The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecological Systems* **10**, 109-145.
- Whitehead D., Grace J. C., Godfrey M. J. S.** (1990). Architectural distribution of foliage in individual *Pinus radiata* crowns and the effects of clumping on radiation interception. *Tree Physiology* **7**, 135-155.
- Wibbe M. L., Blanke M. M., Lenz F.** (1993). Effect of fruiting on carbon budgets of apple tree canopies. *Trees: Structure and Function* **8**, 56-60.
- Wibbe M. L., Blanke M. M.** (1997). Effect of fruiting and drought or flooding on carbon balance of apple trees. *Photosynthetica* **33**, 269-275.
- Willaume M., Lauri P. E., Sinoquet H.** (2004). Light interception in apple trees influenced by canopy architecture manipulation. *Trees: Structure and Function* **18**, 705-713.
- Wilson K. B., Baldocchi D. D., Hanson P. J.** (2001). Leaf age affects the seasonal pattern of photosynthetic capacity and net ecosystem exchange of carbon in a deciduous forest. *Plant, Cell and Environment* **24**, 571-583.
- Winkel T., Rambal S.** (1990). Stomatal conductance of some grapevines growing in the field under a Mediterranean environment. *Agricultural and Forest Meteorology* **51**, 107-121.

- Wise R. R., Olson A. J., Schrader S. M., Sharkey T. D.** (2004). Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown Pima cotton plants at high temperature. *Plant Cell and Environment* **27**, 717-724.
- Wooge J. D., Barden J. A.** (1987). Seasonal changes in specific leaf weight and leaf anatomy of apple. *HortScience* **22**, 292-294.
- Wullschleger S. D.** (1993). Biochemical limitations to carbon assimilation in C₃ plants - a retrospective analysis of the A/C_i curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany* **44**, 907-920.
- Wünsche J. N., Lakso A. N., Robinson T. L., Lenz F., S.S. D.** (1996). The bases of productivity in apple production systems: the role of light interception by different shoot types. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **121**, 886-893.
- Wünsche J. N., Palmer J. W.** (1997). Effects of fruiting on seasonal leaf and whole-canopy carbon dioxide exchange of apple. *Acta Horticulturae* **451**, 295-301.
- Wünsche J. N., Lakso A. N.** (2000a). The relationship between leaf area and light interception by spur and extension shoot leaves and apple orchard productivity. *Hortscience* **35**, 1202-1206.
- Wünsche J. N., Lakso A. N.** (2000b). Apple tree physiology - implications for orchard and tree management. *Compact Fruit Tree* **33**, 82-88.
- Wünsche J. N., Palmer J. W., Greer D. H.** (2000). Effects of crop load on fruiting and gas-exchange characteristics of 'Braeburn'/M.26 apple trees at full canopy. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **125**, 93-99.
- Yoon T.** (1999). Effects of xylem embolism on leaf water potential and photosynthesis of apple trees. *Journal of the Korean Society for Horticultural Science* **40**, 51-55.
- Young D. R., Yavitt J. B.** (1987). Differences in leaf structure, chlorophyll, and nutrients for the understory tree *Asimina triloba*. *American Journal of Botany* **74**, 1487-1491.



Liste des annexes

Annexe 1 : Présentation détaillée du modèle RATP

Annexe 2 : Synthèse des paramètres utilisés dans le modèle RATP

Annexe 3 : Résultats des simulations de transpiration et de photosynthèse pour l'année 2003

Annexe 4 : Résumé de présentation orale, XXVIth International Horticultural Congress I.S.H.S. (Toronto, August 2002)

Annexe 5 : Poster, 4th International Workshop on Functional-Structural Plant Models (Montpellier, June 2004)

Annexe 6 : Résumé de présentation orale, 7th International Symposium on Computer Modelling in Fruit Research and Orchard Management I.S.H.S. (Copenhagen, June 2004)

Annexe 1

Présentation détaillée du modèle RATP

Cette annexe présente une description complète du modèle RATP sur la base des publications suivantes : Harley et al. (1992) ; LeRoux et al. (1999) et Sinoquet et al. (2001).

Une version du modèle RATP est disponible sur la plate-forme ALEA et fonctionne sous le langage Python. Le modèle peut être téléchargé avec une documentation complète sur la plate-forme de formation à distance de l'UMR AMAP (<http://elearning.cirad.fr/intro/index.php>).

Le modèle RATP (Rayonnement absorbé, Transpiration et Photosynthèse) a pour objectif de simuler la distribution spatiale du rayonnement intercepté, de la transpiration et de la photosynthèse dans une canopée pouvant comporter plusieurs composantes de végétation. Il s'appuie sur plusieurs paramètres d'entrée qui sont les suivants :

- Une description géométrique du couvert : la canopée est divisée en cellules 3D appelé voxels, de taille fixée par l'utilisateur du modèle. Chaque cellule est caractérisée par une densité de surface foliaire pour chaque composante de végétation.
- Un ensemble de variables microclimatiques incluant la direction du soleil, le rayonnement direct et diffus dans le PAR et dans le NIR, le rayonnement atmosphérique, la température d'air et de sol, la teneur en vapeur d'eau de l'air, la pression partielle de CO₂ et la vitesse du vent.
- Les propriétés du feuillage qui comprennent des paramètres physiques (distribution de l'inclinaison des feuilles ; réflectance et transmittance foliaires moyennes dans le PAR et dans le NIR ; relation entre la conductance de couche limite foliaire et la vitesse du vent), et des paramètres physiologiques (réponses de la conductance stomatique (modèle de Jarvis, 1976) et de la photosynthèse (modèle de Farquhar, 1980) aux conditions environnementales).

Les paramètres de sortie du modèle RATP sont : le rayonnement intercepté, la température d'organe, le gain de carbone et les pertes en eau des surfaces éclairées ou ombrées de chaque composante de végétation, à l'échelle du voxel.

Les fondements du calcul de l'interception du rayonnement :

Cette partie du modèle RATP s'appuie sur le modèle de bilan radiatif de Sinoquet et Bonhomme (1992). Chaque élément discrétisé de la canopée est assimilé à un milieu turbide. Le rayonnement incident est composé d'une part du rayonnement direct (la direction du soleil (Ω)) et d'une part de rayonnement diffus (la voûte céleste est divisée en une série de rayons incidents régulièrement espacés selon les propriétés du Standard Overcast sky (SOC), selon Moon et Spencer, 1942). La distance entre deux rayons consécutifs est fixée par l'utilisateur. L'ensemble des rayons rentrent par le haut ou par les côtés de chaque cellule 3D. Pour chaque rayon de direction Ω , le modèle calcule le nombre de cellules 3D visitées par le rayon, la longueur du chemin parcouru par ce rayon

dans les cellules 3D, et l'extinction du signal lumineux dans chacune des cellules 3D traversées en fonction de la loi de Beer :

$$I = I_0 e^{-cD}$$

Où I représente le rayonnement direct, I_0 le rayonnement incident, c le coefficient d'extinction et D la densité de surface foliaire traversée par le rayon.

Pour chaque cellule k traversée, le rayonnement intercepté est réparti entre toutes les composantes de végétation V_k , en supposant que toutes les feuilles sont uniformément et indépendamment distribuées au hasard dans la cellule k .

L'interception du rayonnement est calculée par des coefficients d'échange entre sources et récepteurs. Les sources de rayonnement sont le ciel mais également les feuilles et le sol qui rediffusent une partie du rayonnement intercepté. Les récepteurs sont les feuilles et le sol qui interceptent le rayonnement, mais également le ciel pour le rayonnement réfléchi. Le bilan radiatif est résolu pour le PAR et pour le NIR.

Une analyse séparée des surfaces éclairées et des surfaces ombrées de chaque composante de végétation dans chaque voxel peut être réalisée à partir de coefficients d'échange.

La sortie du modèle est l'interception du rayonnement dans le PAR et dans le NIR des surfaces éclairées et ombrées de chaque composante de végétation, pour chaque cellule 3D.

Bilan d'énergie :

Le modèle radiatif est couplé à un modèle de bilan d'énergie.

Le bilan d'énergie de la composante de végétation j dans la cellule k s'écrit :

$$Q_{jk} - H_{jk} - E_{jk} = 0$$

Où Q_{jk} est le rayonnement net, H_{jk} et E_{jk} respectivement les flux de chaleur sensible et latente.

La résolution du bilan d'énergie consiste à déterminer la température de surface qui équilibre les pertes et les gains de chaleur du système. Le modèle sépare pour cela la surface ensoleillée de la surface ombrée.

Le rayonnement net (Q_{jk}) est calculé pour les surfaces ensoleillées de la manière suivante :

$$Q_{jk}^{lum} = I_{jk}^{lum,PAR} + I_{jk}^{lum,NIR} + I_{jk}^{TIR} - 2\sigma T_{jk}^{lum4} A_{jk}^{lum}$$

Où $I_{jk}^{lum,PAR}$ correspond au rayonnement dans le PAR (rayonnement photosynthétiquement actif) intercepté par la surface foliaire ensoleillée de la composante de végétation j dans le voxel k ; $I_{jk}^{lum,NIR}$ correspond au rayonnement dans le NIR (rayonnement proche infra-rouge) intercepté par la surface foliaire ensoleillée de la composante de végétation j dans le voxel k ; I_{jk}^{TIR} correspond au rayonnement intercepté dans le TIR (infra-rouge thermique) ; σ est la constante de Stephan-Boltzman ($5.67 \cdot 10^{-8} \text{ W m}^{-2} \text{ K}^{-4}$) ;

T_{jk}^{lum} correspond à la température de surface de la surface ensoleillée de la composante de végétation j du voxel k ; A_{jk}^{lum} correspond à la surface foliaire ensoleillée de la composante j dans le voxel k.

La même méthode est utilisée pour les surfaces ombrées.

Les flux de chaleur sensible (H_{jk}) sont calculés pour la surface ensoleillée de la manière suivante :

$$H_{jk}^{lum} = \rho c_p g_b (T_{jk}^{lum} - T_k^{air}) A_{jk}^{lum}$$

Où ρ correspond à la densité de l'air (kg m^{-3}), c_p à la capacité de chaleur de l'air ($\text{J kg}^{-1} \text{K}^{-1}$), g_b à la conductance de couche limite (m s^{-1} , elle est fonction de la vitesse de vent), T_k^{air} à la température d'air dans le voxel k.

Les flux de chaleur latente (E_{jk}) de la surface ensoleillée sont calculés par l'équation :

$$E_{jk}^{lum} = \frac{\rho c_p}{\gamma} g_w^{lum} (e_{s,jk}^{lum} - e_k^{air}) A_{jk}^{lum}$$

Où γ est la constante psychrométrique (Pa K^{-1}), $e_{s,jk}^{lum}$ est la pression de vapeur d'eau saturante à la température T_{jk}^{lum} , e_k^{air} est la pression de vapeur d'eau dans l'air pour le voxel k, et g_w^{lum} la conductance foliaire au transfert d'eau (m s^{-1}).

Dans le cas d'une plante hypostomatique, g_w^{lum} est calculé en combinant la conductance de couche limite (g_a) et la conductance stomatique (g_{sw}) selon l'équation :

$$g_w^{lum} = \frac{1}{\frac{1}{g_a} + \frac{1}{g_{sw}^{lum}}}$$

g_a est calculé de la manière suivante (Daudet *et al.*, 1999) :

$$g_a = a W_s + b$$

Où W_s (m s^{-1}) est la vitesse de vent.

g_{sw} est calculé selon le modèle empirique de Jarvis (1976) dont l'équation générale est :

$$g_{sw} = g_{swmax} \cdot f_1(PAR) \cdot f_2(T_1) \cdot f_3(VPD) \cdot f_4(C_a) \cdot f_5(\Psi_1)$$

Où g_{swmax} ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) est la conductance stomatique mesurée en conditions environnementales supposées optimales ($PAR = 1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $T_1 = 25^\circ\text{C}$, $VPD < 1.5 \text{ kPa}$ and $C_a = 35\text{Pa}$), PAR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) est le rayonnement photosynthétiquement actif, T_1 ($^\circ\text{C}$) est la température foliaire, VPD (kPa) est le déficit de pression de vapeur entre la

feuille et l'air ($= e_{s_{jk}}^{lum} - e_k^{air}$). C_a (Pa) est la concentration en CO_2 de l'air à la surface de la feuille, et Ψ_1 (MPa) la valeur du potentiel hydrique foliaire. Pour la présente application du modèle RATP, les variations des fonctions f_4 (C_a) et f_5 (Ψ_1) ont été négligées, et considérées constamment égales à 1. Les équations des fonctions f_1 , f_2 et f_3 sont les suivantes :

$$f_1 (PAR) = (a PAR + b) / (c PAR + d)^1$$

$$f_2 (T_1) = a T_1^2 + b T_1 + c$$

$$f_3 (VPD) = a VPD + b \text{ au delà d'un seuil (Pa)}$$

$$\text{Si } VPD > \text{seuil, } f_3 (VPD) = a VPD + b$$

$$\text{Si } VPD \leq \text{seuil, } f_3 (VPD) = 1$$

Une adaptation du modèle de Jarvis a été réalisée par Le Roux et al. (1999), de manière à lier la conductance stomatique maximale au rayonnement intercepté de la feuille. Ceci a été fait de façon indirecte, en dérivant celui-ci de la teneur surfacique moyenne des feuilles en azote au sein de chaque voxel :

$$g_{swmax} = a N_a + b$$

Photosynthèse

Les taux de photosynthèse ont été calculés selon le modèle de Farquhar (1980) modifié par Harley *et al.* (1992).

Dans ce modèle, le taux d'assimilation nette (A_n) ($\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) est calculé par l'équation:

$$A_n = [1 - (0.5O) / (\tau C_i)] \min \{ W_c, W_j, W_p \} + R_d,$$

Où O (Pa) and C_i (Pa) sont les pressions partielles d' O_2 et de CO_2 dans les espaces intercellulaires, W_c ($\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) est le taux de carboxylation limité par la quantité, l'état d'activation ou les propriétés cinétiques de la Rubisco, W_j ($\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) est le taux de carboxylation limité par le taux de régénération du ribulose 1,5-bi-phosphate (RuBP), W_p est le taux de carboxylation limité par l'utilisation des trioses-phosphates, τ est le facteur de spécificité de la Rubisco (Jordan and Ogren, 1984) and R_d ($\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) est le taux de production de CO_2 à la lumière résultant d'autres processus que la photorespiration (*i.e.* respiration mitochondriale). Dans le modèle RATP, la variable W_p n'est pas prise en compte.

W_c est calculé par l'équation suivante:

$$W_c = V_{cmax} C_i / [C_i + K_c (1 + O / K_o)],$$

¹ Nouveau formalisme mathématique intervenant dans la version actuelle du modèle RATP; les coefficients a, b, c, d figurant dans l'annexe 2 ont été recalculés à partir de ceux qui apparaissent dans le chapitre III.

Où V_{cmax} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) est la vitesse maximale de carboxylation, K_c (Pa CO_2) et K_o (Pa O_2) sont respectivement les constantes de Michaelis pour la carboxylation et l'oxygénation.

W_j est calculé par l'équation:

$$W_j = J C_i / [4(C_i + O/\tau)]$$

J dépend du flux de photons photosynthétiquement actifs (Q) :

$$J = \alpha Q / (1 + \alpha^2 Q^2 / J_{\text{max}}^2)^{0.5}$$

Où J_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) correspond au taux de transfert des électrons à lumière saturante et α (mol électrons mol^{-1} photons) à l'efficacité de conversion de l'énergie lumineuse.

La dépendance des paramètres R_d , τ , K_c et K_o à la température est décrite par l'équation de (Harley *et al.*, 1992) :

$$\text{Paramètres } (R_d, \tau, K_c \text{ et } K_o) = \exp(c - \Delta H_a / (R T_1))$$

Où ΔH_a (J mol^{-1}) correspond à l'énergie d'activation du paramètre considéré, R est la constante des gaz parfaits ($8.3143 \text{ J K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$), T_1 ($^{\circ}\text{K}$) la température foliaire et c une constante.

La dépendance des paramètres J_{max} et V_{cmax} à la température est également indiquée par (Harley *et al.*, 1992) :

$$\text{Paramètre } (J_{\text{max}}, V_{\text{cmax}}) = \exp(c - \Delta H_a / (R T_1)) / [1 + \exp((\Delta S T_1 - \Delta H_d) / (R T_1))]$$

Où ΔS ($\text{J K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$) correspond au terme d'entropie et ΔH_d à l'énergie de désactivation du paramètre considéré.

Dans le cas de τ , K_c et K_o , la valeur de c est une constante indiquée par Harley *et al.*, (1992) ; les valeurs des différents paramètres sont reportées dans l'annexe 2.

Dans le cas de J_{max} , V_{cmax} et R_d , la constante c est calculée par l'équation empirique :

$$c = a N_a + b$$

Le couplage de la photosynthèse avec le sous-modèle de conductance stomatique repose sur l'équation suivante :

$$A = g_{\text{sCO}_2} (C_s - C_i) / P$$

Où $g_{\text{sCO}_2} = g_{\text{sw}} 1000/1.6$ est la conductance stomatique foliaire pour le CO_2 et P est la pression atmosphérique (Pa).

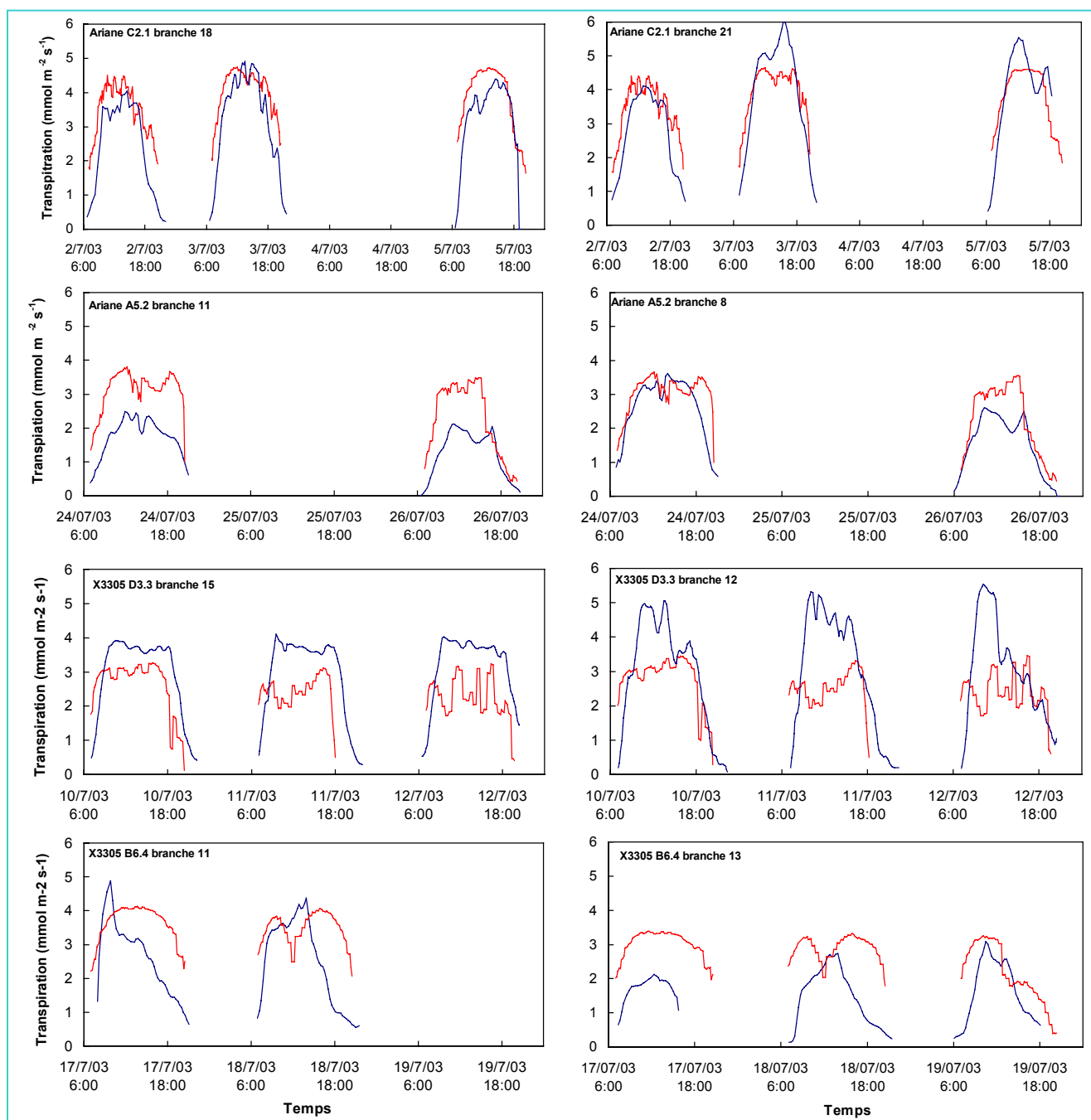
Annexe 2 :

Synthèse des paramètres utilisés dans le modèle RATP

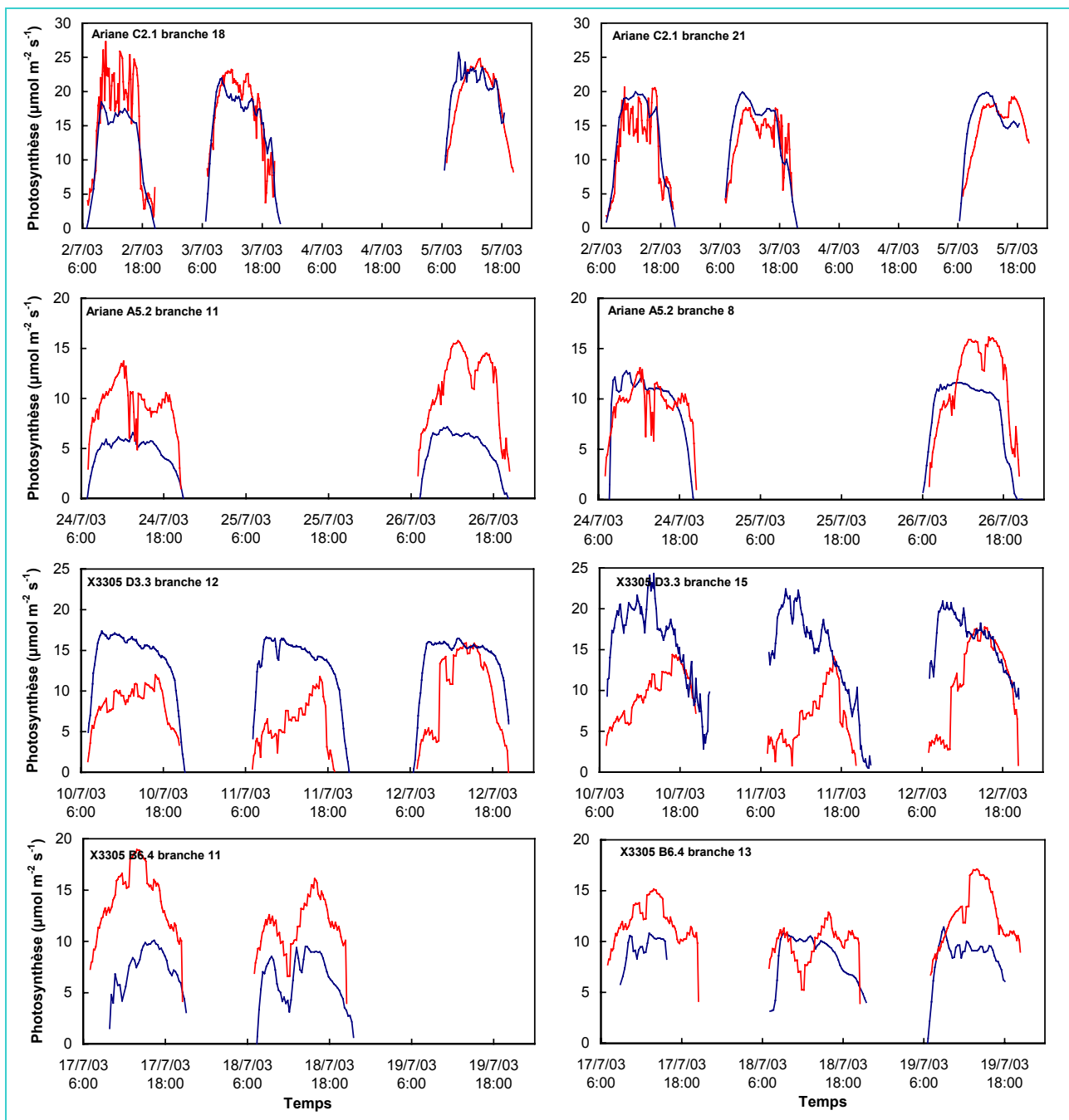
Liste des paramètres	Source	Cultivars				Unités
		Fuji	Braeburn	Ariane	X3305	
Paramètres de la grille (grid)						
Taille des voxels (m)		0.15 (*)				m
Nombre de voxels en X, Y et Z		Dépendant de la taille de l'arbre				-
Nombre de composantes de végétation		Dépendant de l'arbre				-
Longitude, latitude et heure légale du site de l'étude		43.6; 3.95; -2 *				°; °; h
Paramètres de lancer de rayon						
discrétisation du ciel (nbr de directions)		46 (*)				-
Paramètres du sous modèle de photosynthèse						
α	(Harley <i>et al.</i> , 1992)	0.24 (*)				mol mol ⁻¹
O	(Harley <i>et al.</i> , 1992)	20.984 10 ³ (*)				Pa
aN _a -V _{cmax}	(chapitre III)	110.86 (*)				μmol g ⁻¹ s ⁻¹
bN _a -V _{cmax}	(chapitre III)	-47.81 (*)				μmol m ⁻² s ⁻¹
aN _a -J _{max}	(chapitre III)	128.85 (*)				μmol g ⁻¹ s ⁻¹
bN _a -J _{max}	(chapitre III)	-42.04 (*)				μmol m ⁻² s ⁻¹
aN _a -R _d	(chapitre III)	-0.23	-0.27	-0.38	-0.57	μmol g ⁻¹ s ⁻¹
bN _a -R _d	(chapitre III)	-0.78	-0.37	0.04	0.44	μmol m ⁻² s ⁻¹
c(K _c)	(Harley <i>et al.</i> , 1992)	35.79 (*)				-
c(K _o)	(Harley <i>et al.</i> , 1992)	9.59 (*)				-
c(τ)	(Harley <i>et al.</i> , 1992)	-3.9489 (*)				-
ΔH _a (K _c)	(Harley <i>et al.</i> , 1992)	80.47 10 ³ (*)				J mol ⁻¹
ΔH _a (K _o)	(Harley <i>et al.</i> , 1992)	14.51 10 ³ (*)				J mol ⁻¹
ΔH _a (τ)	(Harley <i>et al.</i> , 1992)	-28.99 10 ³ (*)				J mol ⁻¹
ΔH _a (R _d)	(Harley <i>et al.</i> , 1992)	84.45 10 ³ (*)				J mol ⁻¹
ΔH _a (V _{cmax})	(Le Roux <i>et al.</i> , 1999)	109.5 10 ³ (*)				J mol ⁻¹
ΔH _a (J _{max})	(Harley <i>et al.</i> , 1992)	79.5 10 ³ (*)				J mol ⁻¹
ΔH _d (V _{cmax})	(Le Roux <i>et al.</i> , 1999)	199.5 10 ³ (*)				J mol ⁻¹
ΔH _d (J _{max})	(Harley <i>et al.</i> , 1992)	201.0 10 ³ (*)				J mol ⁻¹
ΔS(V _{cmax})	(Harley <i>et al.</i> , 1992)	650 (*)				J K ⁻¹ mol ⁻¹
ΔS(J _{max})	(Harley <i>et al.</i> , 1992)	650 (*)				J K ⁻¹ mol ⁻¹
R		8.3143				J K ⁻¹
K _c (25°C)		27.9				Pa
K _o (25°C)		41959				Pa
τ(25°C)		2311.4				-
Paramètres du sous modèle de conductance stomatique						
aPAR-g _{sw}	(chapitre III)	8.1 10 ⁻³ (*)				
bPAR-g _{sw}	(chapitre III)	0.753 (*)				
cPAR-g _{sw}	(chapitre III)	8.1 10 ⁻³ (*)				
dPAR-g _{sw}	(chapitre III)	1.753 (*)				
aT _r -g _{sw}	(chapitre III)	-49.10 ⁻⁴	-39.10 ⁻⁴	-112.10 ⁻⁴ (\$)	-119.10 ⁻⁴ (\$)	°C ⁻²
bT _r -g _{sw}	(chapitre III)	0.278	0.222	0.522 (\$)	0.563 (\$)	°C ⁻¹
cT _r -g _{sw}	(chapitre III)	-2.942	-2.123	-5.068 (\$)	-5.662 (\$)	-
aVPD-g _{sw}	(chapitre III)	-1.7 10 ⁻⁴	-2.1 10 ⁻⁴	-3.2 10 ⁻⁴	-2.6 10 ⁻⁴	kPa ⁻¹
bVPD-g _{sw}	(chapitre III)	1.23	1.39	1.48	1.39	-
seuil VPD	(chapitre III)	1.38	1.46	1.52	1.84	kPa
aN _a -g _{swmax}	(chapitre III)	0.074	0.061	0.117	0.102	mol g ⁻¹ s ⁻¹
bN _a -g _{swmax}	(chapitre III)	-0.02	-0.038	-0.044	-0.131	mol m ⁻² s ⁻¹
aC _a		0 (*)				Pa ²
bC _a		1 (*)				Pa ⁻¹
cC _a		0 (*)				-
aW _s -g _a	(Daudet <i>et al.</i> , 1999)	0.01 (*)				-
bW _s -g _a	(Daudet <i>et al.</i> , 1999)	0.0071 (*)				m s ⁻¹
C _s		35 (*)				Pa
Paramètres de propriétés optiques						
Absorbance des feuilles dans le PAR	(chapitre III)	0.05	0.052	0.051	0.042	-
Absorbance des feuilles dans le NIR	(chapitre III)	0.479	0.478	0.465	0.467	-
Distribution de la surface foliaire en 9 classes d'inclinaison (°)						
10°	(chapitre II)	0.039	0.035	0.058	0.032	-
20°	(chapitre II)	0.104	0.096	0.116	0.083	-
30°	(chapitre II)	0.170	0.156	0.204	0.145	-
40°	(chapitre II)	0.147	0.161	0.144	0.111	-
50°	(chapitre II)	0.134	0.151	0.182	0.136	-
60°	(chapitre II)	0.116	0.143	0.086	0.147	-
70°	(chapitre II)	0.116	0.099	0.075	0.123	-
80°	(chapitre II)	0.090	0.075	0.072	0.108	-
90°	(chapitre II)	0.083	0.083	0.062	0.114	-

Annexe 3

Résultats des simulations de transpiration et de photosynthèse pour l'année 2003



Comparaison entre les mesures de transpiration 2003 (—) (2 branches par arbre et par cultivar pour les cultivars : Ariane et X3305) et les simulations du modèle RATP avec la nouvelle paramétrisation (—).



Comparaison entre les mesures de photosynthèse 2003 (—) (2 branches par arbre et par cultivar pour les 2 cultivars : Ariane et X3305) et les simulations du modèle RATP avec la nouvelle paramétrisation (—).

Annexe 4

Résumé de présentation orale, XXVIth International Horticultural Congress (Toronto, 11th – 17th August 2002. *Publication en texte intégral dans Acta Horticulturae, 2004, 636, 601-608.*

INTEGRATING APPLE TREE AERIAL AND ROOT ARCHITECTURE IN A STRUCTURE – FUNCTION APPROACH

C. Massonnet, E. García-Villanueva, E. Costes, J.L. Regnard.
Unité mixte de recherche Biologie du développement des Plantes Pérennes Cultivées
Equipe Architecture et Fonctionnement des Espèces Fruitières
INRA - ENSA
2, place Pierre Viala
34060 Montpellier
France.
massonne@ensam.inra.fr

Keywords : *Malus x domestica*, cultivars, root growth, tree architecture, Structure-function model, carbon assimilation, transpiration

ABSTRACT

In the last few years, architectural studies have been carried out on the aerial development of apple trees taking into account their genotypic diversity. In the same time root architecture remained underinvestigated. This led us to develop new research regarding tree physiology in interaction with both the environment and root architecture. The present work had a double objective: (i) the development of a structure function modeling approach relying on the description of the tree's aerial structure and physiology; (ii) the investigation of the structure and growth dynamics of the root system in relation to those of the aerial part. The experiments were carried out at INRA experimental station, Melgueil (France). Two-year-old apple trees of two INRA hybrids (X3305 and X6407) and seven-year-old trees of two commercial varieties (Fuji and Braeburn) were studied. Aerial systems were described and digitized taking into account both topology and geometry of tree constituents. The growth dynamics of tree aerial parts were inferred from space-time colored labeling, while the root systems were studied by means of land rhizotrons. Two physiological functions were examined: transpiration and carbon assimilation. Photosynthesis responses to different environmental conditions (solar radiation, humidity and temperature) were analyzed at a leaf level with a Licor 6200 system. These observations were used to parameterize the RATP model (Radiation Absorption, Transpiration and Photosynthesis). Experimental data that were recorded at the branch scale were used to assess the RATP model for transpiration, sap flow being measured by means of the heat balance method. This paper presents work in progress for the first application of a structure function model to apple trees.

Annexe 5

Poster, 4th International Workshop on Functional-Structural Plant Models (Montpellier, 7th – 11th June 2004). *Ce poster a fait l'objet d'une présentation orale courte, et d'une publication de 4 pages dans les Actes du Congrès.*

Within-tree diurnal evolution of net photosynthesis and transpiration of fruiting branches in two apple cultivars: influence of rameal structure, geometry and orientation - a structure-function modelling approach -

Massonnet C.⁽¹⁾, Regnard J.L.⁽¹⁾, Adam B.⁽²⁾, Sinoquet H.⁽²⁾ and Costes E.⁽¹⁾

(1) UMR BEPC. Equipe Architecture et Fonctionnement des Espèces Fruitières. INRA - Agro, 2, Place Pierre Viala, 34060 Montpellier Cedex 1-France

(2) UMR PIAF. INRA, Site de Crouéil, 234 Avenue du Brézet, 63039 Clermont-Ferrand Cedex 2- France

Within-tree variability of vegetative growth and fruit quality is commonly observed in fruit species.

Our general purpose is to study the variations of light interception, transpiration and carbon assimilation in relation to canopy structure using the structure-function RATP model (Sinoquet *et al.*, 2001).

This current work aims to present within-tree and between-cultivar variations of transpiration and carbon assimilation.

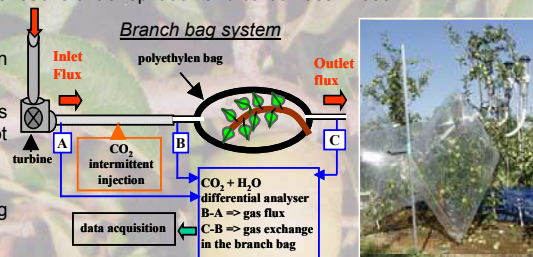
Material and methods:

Vegetal material: 2 apple cultivars: 'X3305' and 'Ariane' grafted on M9 rootstock, planted in 2000 in an irrigated experimental orchard.

Architecture : description of aerial architecture with a 3D Polhemus digitizer: leaf-to-leaf digitizing of two branches per tree and shoot topology and geometry description of the neighboring branches.

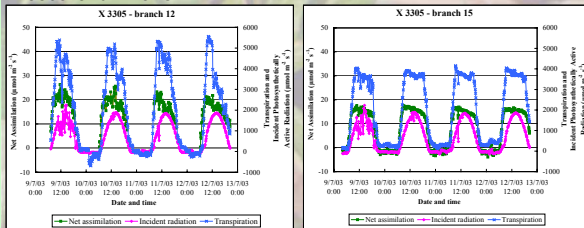
Physiological Measurements:

Transpiration and Photosynthesis measurements with branch bag system (Daudet, 1987).



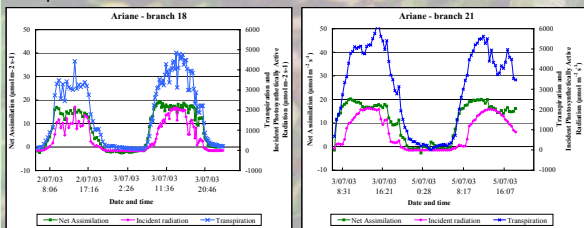
Results:

Comparison of diurnal evolution of observed transpiration and photosynthesis in two branches per tree for two apple cultivars: 'X3305' and 'Ariane'.



Dissimilarity of functioning between branches in 'X3305':

- differences are noticed for maximal transpiration and photosynthesis rates: highest values in branch 12,
- differences in the diurnal evolution: earlier decrease of transpiration and photosynthesis rates during the day in branch 12 compared to branch 15.

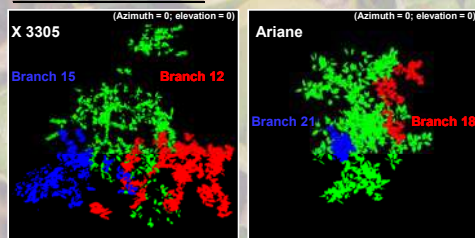


Similar diurnal evolution of transpiration and photosynthesis rates between the two branches of 'Ariane' with a slight difference of maximal values (highest values of transpiration in branch 21)

Bibliography:

- Daudet F. A. (1987) Un système simple pour la mesure *in situ* des échanges gazeux de couverts végétaux de quelques mètres carrés de surface foliaire. *Agronomie* 7, 133-139.
- Le Roux X., Grand S., Dreyer E. & Daudet F. A. (1999) Parameterization and testing of a biochemically-based photosynthesis model for walnut (*Juglans regia* L.) trees and seedlings. *Tree Physiology* 19, 481-492.
- Massonnet C., Costes E., Rambal S. & Regnard J. L. Between-cultivars variations in the functional traits of apple tree: photosynthetic capacity and stomatal regulation. *Submitted to Plant Cell and Environment*.
- Sinoquet H., Le Roux X., Adam B., Améglio T. & Daudet F. A. (2001) RATP: a model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration and photosynthesis within canopies: application to an isolated tree crown. *Plant, Cell and Environment* 24, 395-406.

Branch characteristics:



Cultivars	X3305		Ariane	
Branch number	Branch 12	Branch 15	Branch 18	Branch 21
Shoot leaf area (m ²)	1.071	0.857	0.231	0.286
STAR	0.57	0.603	0.533	0.519
Shoot leaf area to fruit ratio (cm ² /nb)	510.03	357.19	154.13	476.04

STAR (Silhouet to Total Area Ratio) calculated with VegeSTAR software (V2, Adam *et al.*, PIAF-INRA Clermont-Ferrand)

- Some differences appeared regarding fruit number and shoot leaf area / fruit ratio: higher difference between the two branches of 'Ariane' compared to that of 'X3305'.
- Slight influence of the orientation of the branches: higher morning transpiration and carbon assimilation in south-east facing branch than in south-west.

Conclusion:

A dissimilar functioning within tree was observed in X3305 but less in the Ariane cultivar. Assumptions proposed to explain this variability in X3305:

- Source / sink relationships, but this hypothesis was not satisfactory because differences of leaf to fruit ratio were more important between branches of cultivar Ariane while dissimilarity of functioning was observed overall in X3305.
- Light microclimate within the tree caused by structural differences.

Our perspective is now to apply the structure-function RATP model (work in progress) to investigate its capacity to simulate homogeneous and heterogeneous behavior of fruiting branches within the tree. Simulations will use the same form of parameterization initially proposed in walnut by Le Roux *et al.*, (1999) and adapted to apple tree specifically for each cultivar (Massonnet *et al.*, to be published).



Annexe 6

Résumé de présentation orale, 7th International Symposium on Computer Modelling in Fruit Research and Orchard Management (Copenhagen, 20th – 24th June 2004).

Publication à paraître dans Acta Horticulturae, en texte intégral.

Parameterization of the Functional-Structural RATP Model on Apple Trees: Application to Simulate Photosynthesis and Transpiration of Fruiting Branches.

C. Massonnet, J.L. Regnard, E. Costes
UMR BEPC –Equipe Architecture et
Fonctionnement des Espèces Fruitières
INRA – AGRO ; 2 Place Pierre Viala
34060 Montpellier Cedex 1 – France

H. Sinoquet and T. Améglio
UMR PIAF
INRA, Site de Crouël,
234 Avenue du Brézet
63039 Clermont-Ferrand
Cedex 2-France

Keywords: *Malus x domestica*, stomatal conductance, carbon assimilation, water exchange, intra-specific diversity, modeling.

ABSTRACT

Temporal and spatial variations of photosynthesis and transpiration are particularly important when considering vegetative growth and fruit variability in fruit trees. Spatial variation of physiological processes depends on light distribution, which in turn depends on the relative position of main branches and geometry of their foliage. The general aim of this research was to investigate the capacity of RATP (radiation absorption, transpiration, photosynthesis) functional-structural model to adequately simulate the within-tree behavior of fruiting branches at an intra-hourly step-time. This paper presents the parameterization of this model on the apple tree, comparing two cultivars, and some first attempts at running the model. The experiments were carried out at INRA experimental station, Melgueil (France). Eight-years-old Fuji and Braeburn apple trees were studied. Aerial systems were described and digitized considering both topology and geometry of the tree constituents. Photosynthesis and stomatal conductance responses to different environmental conditions (light radiation (*PAR*), leaf temperature (*T_l*), *VPD* (Vapor Pressure Deficit) and *CO₂* concentration) were analyzed at a leaf level. As *J_{max}* (maximal electron transport rate) and *V_{cmax}* (maximal carboxylation rate of Rubisco) did not reveal any significant difference between cultivars, unique values plotted against nitrogen content per unit leaf area (*N_a*) were implemented in Farquhar's biochemical model of photosynthesis. *R_d* (diurnal respiration) values appeared somewhat different between cultivars. Responses of stomatal conductance to environmental factors (*PAR*, *T_l* and *VPD*) were determined to parameterize the stomatal conductance model of Jarvis. Our results demonstrated the necessity of a cultivar-specific parameterization of this model, especially for *g_{smax}* values and *g_s* responses to *VPD*. For RATP model running, leaf *N_a* was inferred from integrated light interception in each discretized canopy volume (voxel). Experimental observations, that were carried out at the branch scale were used to assess model simulations: total branch sap flow and *CO₂* exchange were measured by means of heat balance methods and branch bags, respectively. RATP model parameterized in this way made it possible to simulate transpiration and photosynthesis in concordance with experimental measurements. The potential use of RATP model is discussed.