Table des matières

Introduction **1**
A. Contexte de l'étude 2
B. Objectifs de la thèse 3
Partie I. Etude bibliographique **4**
I. Le manguier 5
A. Taxonomie, origine et distribution du manguier 5
B. Le marché de la mangue dans le monde 6
C. Les conditions de culture nécessaires au manguier 7
D. La culture de la mangue à La Réunion 8
E. La botanique du manguier 9
F. Le cycle de production du manguier 11
G. Les caractéristiques principales des UCs 14
H. Interactions entre la croissance végétative et la reproduction 15
I. Les problèmes agronomiques du manguier 17
II. La taille des arbres fruitiers 20
A. Historique de la taille 20
B. Intérêts et effets de la taille 23
C. Quand et comment tailler les arbres fruitiers ? 26
III. La modélisation des plantes 29
A. Objectifs de la modélisation 29
B. Présentation du fonctionnement de quelques FSPMs intégrant la taille 32
C. Etat de l'art du modèle manguier 33
IV. Problématique, hypothèses et objectifs spécifiques de la thèse 40
Partie II. Matériels et méthodes **42**
A. Dispositif expérimental 43
B. Collecte des données 46
Partie III. Résultats **51**
I. Effets de la taille sur la croissance végétative 52
II. Effet de la taille sur la floraison, la fructification et le rendement 82
III. Intégration de la taille dans le modèle manguier 115
Discussion et perspectives **143**

A. Quels sont les effets de la taille sur la croissance végétative : de l'échelle de l'UC à l'échelle de l'arbre? 144
B. Les effets de la taille sur la reproduction sont-ils directs ou indirects ?..... 147
C. Quelles sont les limites de notre étude ?..... 148
D. Quelles peuvent-être les améliorations possibles du modèle ?..... 149
E. Quelles perspectives de recherche peuvent être envisagées ? 151
Conclusion 155
Bibliographie 157
Annexes 175

Introduction

A. Contexte de l'étude

Le monde agricole doit actuellement faire face à deux grands défis. Tout d'abord, la population mondiale devant atteindre 9 milliards de personnes en 2050 selon l'ONU, il est important de pouvoir produire en plus grande quantité. Ensuite, les problèmes environnementaux deviennent un enjeu majeur. Les produits phytosanitaires impactent de façon négative l'environnement et la santé des utilisateurs et des consommateurs, et deviennent de moins en moins efficaces à cause du développement de résistances chez les bioagresseurs. En France, des mesures agroécologiques ont déjà été prises afin de limiter l'impact environnemental de l'agriculture. Le plan écophyto 2 lancé par Stéphane Le Foll en 2015 a pour objectif de réduire de 50% l'utilisation de produits phytosanitaires d'ici 2025. Les producteurs doivent donc faire face à des demandes de plus en plus exigeantes de la part des consommateurs et des pouvoirs publics en termes de santé, de qualité et d'environnement tout en devant produire plus.

En plus de ces exigences, les producteurs de mangues sont confrontés à de nombreux défis agronomiques. D'une part, les irrégularités de production rendent la commercialisation des fruits difficile avec des risques de perdre les marchés les années de faible production De plus, leur revenu est incertain chaque année. D'autre part les bioagresseurs impactent les rendements et la qualité de la mangue. Le problème est amplifié par les asynchronismes inter et intra-arbres, définis par la présence d'un stade phénologique particulier à différentes périodes au sein d'un arbre ou entre les arbres d'un verger, qui demandent l'utilisation de produits phytosanitaires sur de plus longues périodes (Normand et al., 2011). Afin de répondre à la demande des consommateurs et des pouvoirs publics tout en faisant face aux problèmes agronomiques, il est donc important de redéfinir les pratiques agricoles du manguier. L'enjeu est d'autant plus important que la mangue est la cinquième production fruitière au monde (FAO 2018). On la retrouve sur tous les continents et notamment dans les pays du sud, où elle est une culture vivrière et économique importante, qui offre de nombreux atouts nutritifs et qui représente une source de revenus essentielle. La mangue est un fruit prisé, dont la demande ne fait qu'augmenter en Europe et aux Etats-Unis.

Le fonctionnement des arbres, notamment du manguier, est complexe et multifactoriel. C'est pourquoi de plus en plus de modèles se développent afin d'intégrer les nombreuses connaissances déjà acquises et de simplifier le fonctionnement des arbres. De plus, les modèles sont des outils utiles qui peuvent aider à élaborer des systèmes de conduite innovants. En effet, le cycle de production d'un arbre est long, les expérimentations sont coûteuses et les résultats ne sont pas immédiats alors que les agriculteurs ont besoin de réponses rapidement. Les modèles permettent donc de sélectionner des itinéraires techniques afin de les tester au champ.

La taille fait partie intégrante des itinéraires techniques du manguier. Elle pourrait répondre à certains enjeux agronomiques et environnementaux. Des études ont montré une diminution des irrégularités de production (Amouroux et al., 2009) et de certaines maladies

(Asrey et al., 2013; Rehman et al., 2015) suite à la taille. De plus, avec le développement de vergers à haute densité, la taille devient une pratique récurrente dans les itinéraires techniques. Cependant, si elle n'est pas réalisée convenablement, elle peut engendrer des diminutions de rendements et de la qualité des fruits. C'est pourquoi de bonnes connaissances sur la réponse du manguier à la taille est primordiale. Pourtant, bien que l'effet de la taille sur les arbres tempérés soit bien documenté, les études sur les arbres tropicaux, notamment le manguier, sont moins fréquentes. De plus, les études ont principalement pour objectif de comparer les rendements des arbres taillés par rapport aux arbres non taillés, sans analyser la réponse de l'arbre plus finement.

B. Objectifs de la thèse

La thèse est divisée en deux objectifs :

1) Mieux comprendre biologiquement l'effet de la taille sur la croissance végétative et la reproduction. Pour cela, une étude minutieuse est réalisée à l'échelle de l'unité de croissance en décompensant la réponse du manguier en différents processus élémentaires.

2) Intégrer l'effet de la taille dans un modèle plante qui va dépendre de facteurs architecturaux et en interaction avec son environnement afin de mieux comprendre l'effet de la taille à l'échelle de l'arbre et à terme concevoir des itinéraires techniques prenant en compte la taille.

Partie I. Etude bibliographique

I. Le manguier

A. Taxonomie, origine et distribution du manguier

Le manguier (*Mangifera indica L.*) appartient à la famille des *Anacardiaceae* qui comporte notamment l'anacardier et le pistachier. Le genre *Mangifera* contient 69 espèces dont l'espèce M. *indica* qui est la plus cultivée. D'autres espèces telles que *M. foetida*, *M. odorata* et *M. caesia* sont cultivées et commercialisées à petite échelle dans le sud-est asiatique (Crane, 2008).

Le manguier est originaire de la région s'étendant du nord-est de l'Inde à la Birmanie. Il a été domestiqué il y a environ 4000 ans. L'Inde est considérée comme la zone de domestication des variétés monoembryonnées alors que le sud-est de l'Asie (Philippines, Thaïlande, Vietnam, Birmanie) est la zone de domestication des variétés polyembryonnées (Crane, 2008). Le manguier aurait probablement été introduit en Afrique au Xe siècle par les commerçants arabes. Les Portugais l'ont ensuite importé au Brésil depuis leurs colonies africaines que sont l'Angola et le Mozambique (Mukherjee et Litz, 2009). Le manguier a été apporté dans le nouveau monde à partir du XVe siècle pendant l'exploration et la colonisation par les Portugais, les Espagnols, les Anglais et les Français (Crane, 2008). Aujourd'hui, il est cultivé dans une centaine de pays, dans les zones tropicales et dans de nombreuses zones subtropicales, ainsi que dans le sud de l'Espagne (dans la région de Malaga à Grenade) et en Israël (Mukherjee et Litz, 2009, Figure 1). Il existe probablement plus de 1000 variétés dans le monde mais seulement une quinzaine sont cultivées et commercialisées à grande échelle. Du fait de la grande zone de distribution du manguier, celui-ci présente une grande diversité génétique. La plupart des variétés commerciales actuelles ont été sélectionnées en Floride au début du XXe siècle à partir d'hybridations multiples (Gerbaud, 2015).

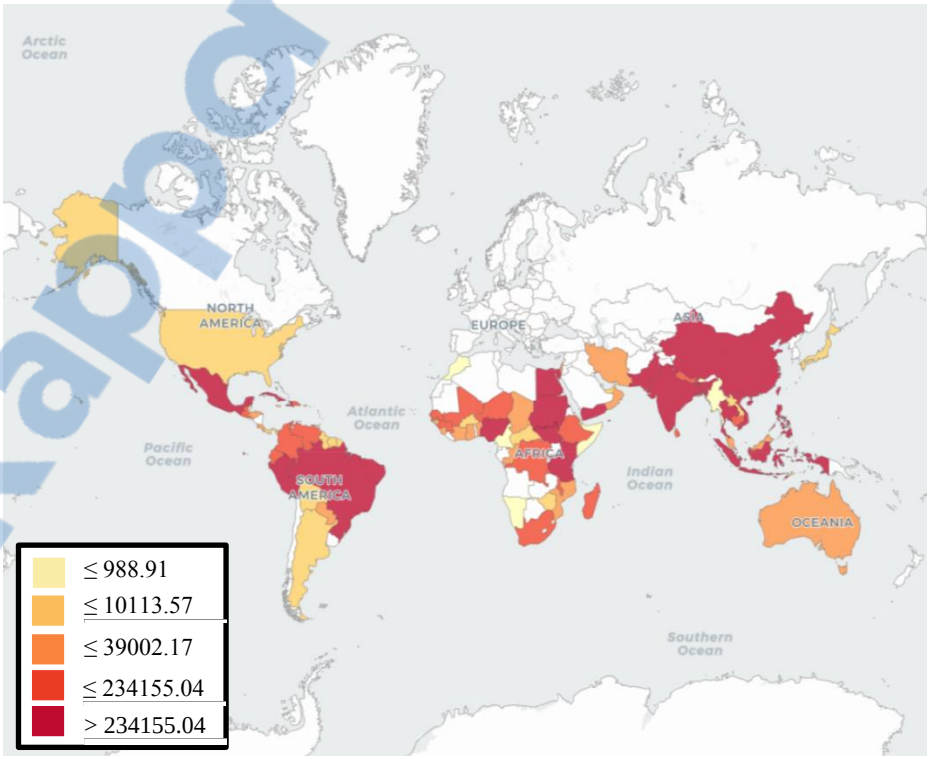


Figure 1: répartition de la culture de la mangue, du mangoustan et du goyavier en fonction de la quantité de production (en tonnes) de 1994 à 2014. Source : FAOSTAT

La production de mangue varie fortement selon la zone de culture, du verger ou de l'itinéraire technique. Selon les références, les rendements varient entre 2 tonnes par hectare et 30 tonnes par hectare (Crane, 2008; Menzel et Le Lagadec, 2017).

B. Le marché de la mangue dans le monde

La mangue est la cinquième production fruitière dans le monde, après la banane, la pomme, le raisin et les agrumes (FAO, 2018). Sa production ne cesse d'augmenter et a atteint 49.9 millions de tonnes de fruits en 2016 (Gerbaud, 2018). 71% des mangues avaient été produites en Asie (Figure 2) et seulement 26% avaient été exportées. En effet, la mangue est généralement consommée et transformée localement, seule 3 à 4% de la production mondiale est exportée. Les Etats-Unis et l'Europe sont les principaux importateurs de mangues et le Mexique, la Thaïlande, le Brésil, le Pérou et le Pakistan sont, dans l'ordre décroissant, les plus gros exportateurs de mangues (Mitra, 2016).

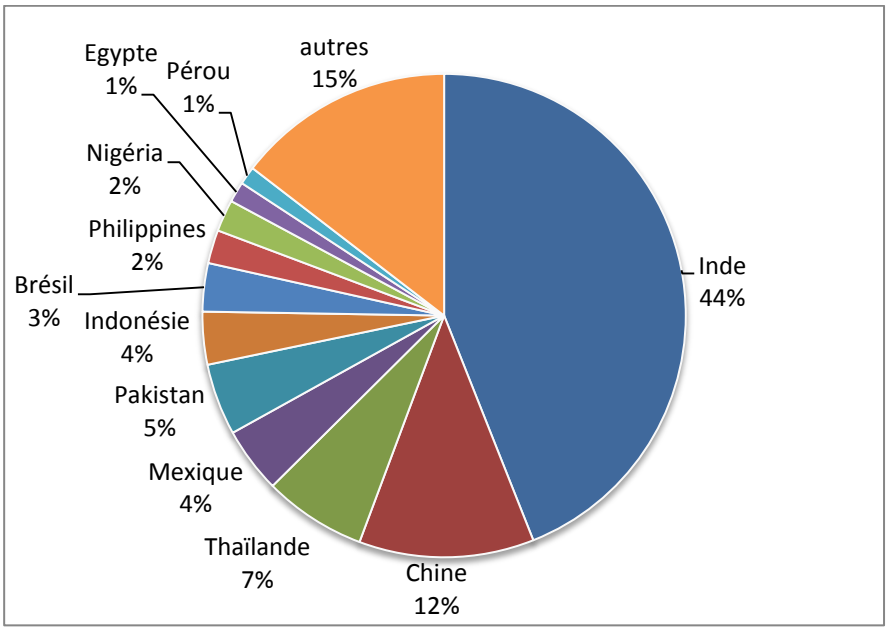


Figure 2: Principaux pays producteurs de mangues. Source : Mitra (2016) et FAOSTAT (2012)

Alors que la consommation de fruits et légumes stagne, les importations européennes de mangues augmentent année après année pour atteindre environ 300 000 tonnes (Gerbaud, 2018). Les mangues proviennent principalement du Brésil et du Pérou. Ces deux pays ont l'avantage d'avoir des périodes de récolte décalées, limitant leur concurrence et permettant d'approvisionner l'Europe sur une longue période. Le Pérou exporte principalement la variété Kent alors que le Brésil exporte les variétés Tommy Atkins (43% en 2014), Kent, Keitt et Palmer (Gerbaud, 2015). Les importations depuis l'Afrique de l'Ouest (Côte d'Ivoire, Mali, Burkina Faso) et depuis l'Espagne se sont également développées.

C. Les conditions de culture nécessaires au manguier

Le manguier s'adapte à des climats et des sols très divers. Cependant, il présente certaines exigences pour optimiser les rendements et la qualité des fruits, notamment une alternance marquée d'une saison fraîche et sèche.

La température :
La température conditionne le développement et la croissance du manguier. Les températures comprises entre 24°C et 30°C sont optimales pour le développement de l'arbre et la croissance des fruits (Whiley et al., 1989). Une température minimale de 15°C est nécessaire pour le développement des pousses végétatives et des températures fraîches sont indispensables à l'induction florale (cf. F-Le cycle de production du manguier p.11).

Des températures trop élevées (>30°C) ou trop basses (<15°C) empêchent la germination du tube pollinique, ce qui conduit au développement de fruits non fécondés qui finissent par tomber (Crane et al., 2009). Des températures inférieures à 10°C peuvent provoquer des dégâts physiologiques (Gerbaud, 2015) et des températures négatives (-4°C/-6°C) sont mortelles pour les manguiers.

La pluviométrie :
Du fait de leurs racines pivotantes profondes et de leurs feuilles coriaces, les manguiers sont assez tolérants à la sécheresse. Cependant, une sécheresse pendant la nouaison et le développement des fruits réduit les rendements et la taille des fruits (Schaffer et al., 2009).

La répartition des pluies au cours de l'année est plus importante que le cumul annuel. En effet, une alternance de saison sèche et humide est nécessaire à la culture du manguier. Une saison sèche entraîne le repos végétatif et favorise la floraison (Normand, 2009; Gerbaud, 2015). De trop fortes précipitations annuelles favorisent le développement de maladies. Au-delà de 1500 mm de précipitations annuelles, les problèmes phytosanitaires sont trop importants pour que la production de mangues puisse être rentable.

Le sol :
Le manguier peut pousser dans des sols très variés. Cependant, les conditions optimales correspondent à un sol meuble et profond, de pH compris entre 5,5 et 7,5 (Normand, 2009), et bien drainé pour permettre le développement des racines. Sur des sols sableux ou caillouteux, le manguier peut souffrir de stress hydrique et produire des fruits de petit calibre, sauf si l'irrigation est maîtrisée (Normand, 2009; Gerbaud, 2015). Il est sensible au stress salin qui peut provoquer des nécroses au niveau des feuille, diminuer la surface foliaire et impacter l'architecture de l'arbre en diminuant l'élongation des cellules des feuilles et en affectant l'activité du méristème terminal (Schaffer et al., 2009).

Le vent :
Le manguier est sensible au vent. C'est pourquoi, dans les zones ventées, l'installation de brise-vent peut être recommandée. Le vent a un effet direct et indirect sur le rendement (chute de fruits, lésion sur les feuilles, développement de la bactériose) et sur la qualité du fait de la

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

présence de cicatrices provoquées par l'abrasion du vent sur les fruits (Crane et al., 2009; Schaffer et al., 2009).

D. La culture de la mangue à La Réunion

1) *Les caractéristiques pédoclimatiques de l'île*

La Réunion est une île volcanique, située à l'est de Madagascar, dans l'océan Indien (21° 06′ 52″ S, 55° 31′ 57″ E). Elle a un climat subtropical (Figure 3), comportant deux saisons marquées : l'hiver austral, de mai à octobre, où le climat est sec et frais ; et l'été austral de novembre à avril, caractérisé par des précipitations et des températures élevées. Des tempêtes tropicales et des cyclones peuvent toucher l'ile durant cette saison, surtout entre janvier et mars.

Le relief de La Réunion est montagneux (Figure 3). Le Piton des neiges culmine à 3070 m d'altitude. Le relief favorise la présence de nombreux microclimats. La pluviométrie est très contrastée entre la côte au vent et la côte sous le vent, et varie également avec l'altitude. Les précipitations sont peu abondantes sur la côte sous le vent à l'ouest, alors que la côte au vent à l'est est très humide et atteint des niveaux record de précipitations (Figure 3).

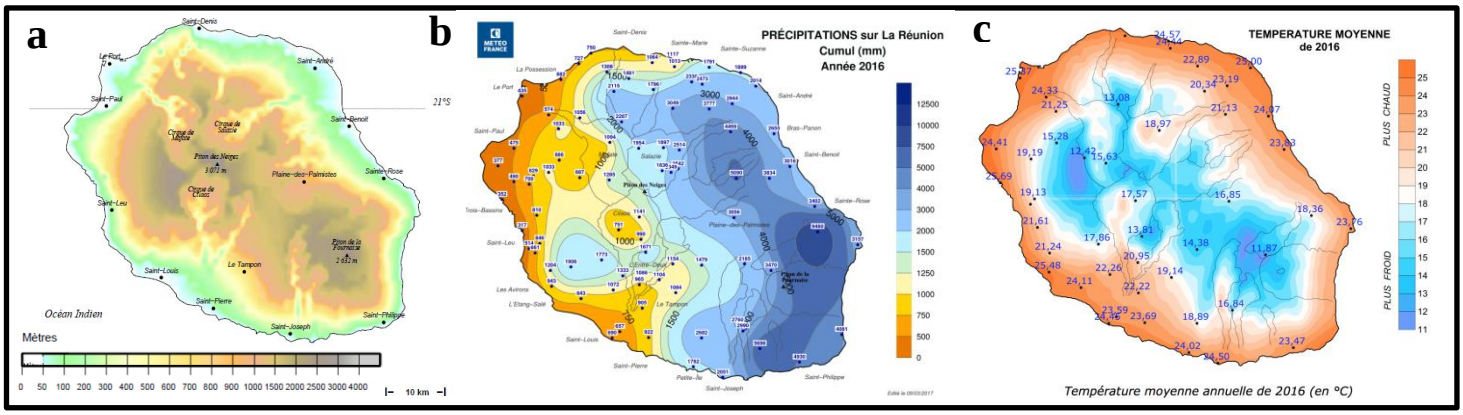


Figure 3 : Caractéristiques topographiques et météorologiques de La Réunion a) relief (source : METEO-FRANCE Edition du 22/02/2016), b) les précipitations cumulées (mm) en 2016 (source : METEO-FRANCE Edition du 09/03/2017) et c) la température annuelle moyenne en 2016 (source : METEO-France)

2) *La production de mangues*

Le manguier a été importé à la Réunion en 1770 depuis l'Inde (Michels et Vincenot, 2009). A La Réunion, la mangue est la quatrième production fruitière, avec en moyenne 3000 à 3500 tonnes de fruits récoltés entre novembre et avril. Elle est exportée à hauteur de 110 tonnes, ce qui en fait le troisième fruit le plus exporté après l'ananas Victoria et le litchi (Hoarau et al., 2009). La mangue réunionnaise est expédiée par avion et est considérée comme un produit haut de gamme.

La production de mangues à La Réunion est localisée sur le littoral Ouest de l'île pour des raisons climatiques et sanitaires. En effet, au-delà de 1500 mm de précipitations annuelles, les problèmes phytosanitaires sont trop importants pour que la production de mangues puisse être rentable. De même, au-delà de 400m d'altitude, les températures sont trop fraîches pour permettre une bonne germination du pollen (Normand, 2009).

En 2009, la surface consacrée à la production de mangues sur l'ile était de 329 ha répartis sur près de 80 exploitations, et le rendement moyen était de 9 $t.ha^{-1}$ (Michels et Vincenot, 2009).

Les deux principaux cultivars cultivés sont José et Cogshall. Le premier est originaire de la Réunion, il occupe la moitié des vergers de l'île (Vincenot et Normand, 2009). Il est uniquement consommé sur place. La seconde est originaire de Floride et représente plus de 30% des surfaces de mangues plantées à la Réunion.

Nous nous intéressons plus particulièrement au cultivar Cogshall car il est largement cultivé à La Réunion et présente de nombreux avantages agronomiques. De plus, nous souhaitions intégrer les effets de la taille sur la croissance végétative et la reproduction dans le modèle manguier qui est paramétré pour ce cultivar.

3) La mangue Cogshall

La mangue Cogshall (Photo 1) a de nombreux avantages agronomiques : c'est un cultivar précoce qui se récolte avant la période cyclonique, de novembre à février. Il est faiblement sensible aux principaux ravageurs (moyennement sensible à l'anthracnose, à la bactériose et aux piqûres de mouches des fruits (Vincenot, 2009)). Elle répond également bien aux exigences d'exportation.

Photo 1: mangue Cogshall © F. Normand

Le cultivar Cogshall est une mangue monoembryonnée, c'est-à-dire qu'elle contient un seul embryon zygotique. L'arbre présente une canopée dense et il est très productif, ce qui pourrait expliquer son alternance marquée dans certains secteurs (Goguey-Muethon, 1995; Knight Jr et al., 2009; Vincenot, 2009).

Le fruit est jaune-vert-rouge à maturité, avec une chair orangée (Photo 1). Il est d'excellente qualité gustative. La pulpe est sucrée, sans fibre et à texture fondante. Le fruit est de taille moyenne avec un poids moyen de 350g (Knight Jr et al., 2009; Vincenot, 2009).

E. La botanique du manguier

Le manguier peut atteindre 45m de hauteur et vivre des centaines d'années. La première production a lieu généralement au bout de deux ans et demi ou trois ans après la greffe de l'arbre et il est considéré comme juvénile jusqu'à 7 ans (Crane, 2008; Mukherjee and Litz, 2009). Le feuillage du manguier est persistant, les feuilles peuvent vivre 3 à 4 ans sur l'arbre (Holdsworth, 1963).

Le manguier suit un modèle architectural de Scarrone (Hallé et al., 1978, Figure 4). Il est défini par un tronc monopodial orthotrope. Sa croissance est rythmique et résulte de l'activité du bourgeon terminal. Il porte des étages de branches sympodiales orthotropes caractérisées par une croissance définie à court ou

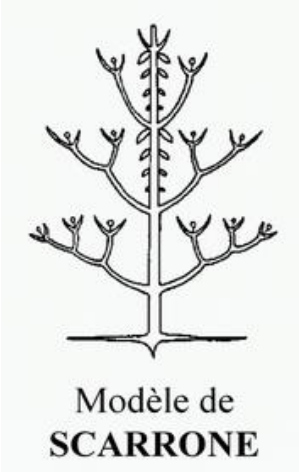


Figure 4 : Modèle architectural de Scarrone source : https://www.ecofog.gf/mariwenn/06/global.aspx

moyen terme s'expliquant par la sexualité terminale du manguier (cf. F-Le cycle de production du manguier p.11). Lors de la floraison, l'apex de l'axe se développe en inflorescence qui tombe après quelques semaines ou quelques mois si elle porte des fruits.

Le système racinaire est caractérisé par une ou plusieurs racines pivotantes pouvant atteindre 6 mètres de profondeur et de très nombreuses racines latérales, horizontales et proches de la surface qui se ramifient (Crane, 2008; Mukherjee et Litz, 2009). Les racines pivotantes assurent un bon ancrage de l'arbre, permettant notamment de mieux résister aux vents cycloniques, et permettent de rechercher l'eau en profondeur, rendant les manguiers tolérants à la sécheresse. Les racines de surface assurent la nutrition hydrique et minérale de l'arbre (Mukherjee et Litz, 2009; Normand, 2009).

Les fleurs sont regroupées en inflorescences, qui poussent presque exclusivement à l'extrémité des branches (Normand, 2009). Ce sont des structures ramifiées, pyramidales. Selon les variétés, les inflorescences peuvent comporter plusieurs centaines à plusieurs milliers de fleurs (Photo 2). Ces dernières peuvent être hermaphrodites (ou parfaites) ou uniquement mâles. La proportion de ces deux types de fleur dépend des conditions environnementales et de la variété. En général, une minorité de fleurs sont hermaphrodites (Mukherjee and Litz, 2009), ce qui laisse penser que leur nombre peut être un facteur limitant la nouaison et le rendement. Seules les fleurs hermaphrodites peuvent produire des fruits et le taux de nouaison est très faible. La pollinisation est principalement assurée par des mouches. Les thrips et plus rarement les abeilles ou le vent peuvent également avoir ce rôle (Crane, 2008). La durée entre la floraison et la maturité des fruits et de 3 à 6 mois selon le cultivar et les conditions climatiques.

Photo 2: inflorescence du manguier composée de plusieurs milliers de fleurs © F. Normand et M. Capelli

La mangue est une drupe, un fruit charnu indéhiscent à graine unique. La couleur de l'épiderme, le goût, la forme et la texture (présence de fibres) du fruit sont très variables en fonction de la variété. Le noyau est composé d'un endocarpe fibreux contenant une graine unique. Celle-ci peut avoir un ou plusieurs embryons. On parle de graine (et par extension de variété) monoembryonnée ou polyembryonnée. Les graines monoembryonnées ont un unique embryon, zygotique, c'est-à-dire issu de la fécondation. Les graines polyembryonnées possèdent un embryon zygotique et un ou plusieurs embryons nucellaires issus des tissus maternels, au génotype identique à celui de la plante mère. Ces embryons nucellaires permettent la reproduction fidèle du cultivar par semis (Mukherjee and Litz, 2009; Normand, 2009).

La mangue est un fruit climactérique caractérisée par une augmentation de la production d'éthylène au début de la maturation. Ceci permet une récolte anticipée, le fruit continuant sa

maturation après la récolte, ce qui est un atout pour l'export (Mukherjee et Litz, 2009; Nordey, 2014).

La composition du fruit varie selon son stade de maturité. Pendant la maturation, les fruits sont riches en vitamine C. A maturité, la quantité de vitamine C est assez faible, mais la mangue est riche en provitamine A et en vitamines B_1 et B_2 (Mukherjee et Litz, 2009). L'acidité du fruit dépend de la variété, et est principalement due à l'acide citrique et malique (Figure 5). Les concentrations en sucres (fructose, glucose et saccharose) augmentent avec le stade de maturité du fruit. Le saccharose est le principal sucre de la mangue mure (Mukherjee et Litz, 2009, Figure 5).

La mangue possède de nombreuses vertus. Elle est riche en antioxydants et phénols connus pour prévenir les cancers. Historiquement, la sève, les fleurs, les graines et les feuilles étaient utilisés pour traiter les hémorragies, la fièvre, l'hypertension ou les hémorroïdes (Crane, 2008).

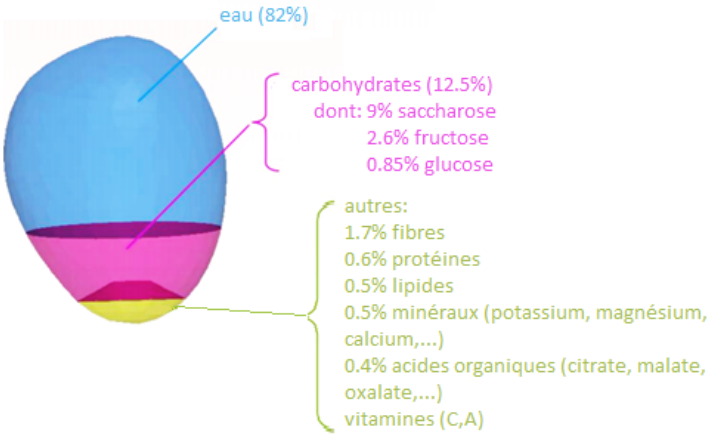


Figure 5: composition d'une mangue (source : USDA/ARS, 2007).

F. Le cycle de production du manguier

Le cycle de production du manguier dure 18 mois et est divisé en quatre stades phénologiques : la croissance végétative, le repos végétatif, la floraison et la fructification (Figure 6).

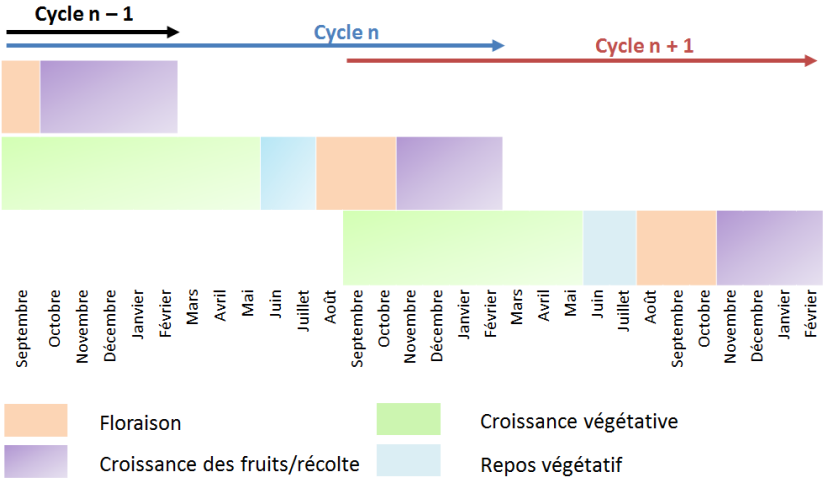


Figure 6: Superposition de plusieurs cycles de production à l'échelle des unités de croissance

1) La croissance végétative

Sous un climat tropical et subtropical, la croissance végétative a lieu principalement après la récolte, pendant la saison chaude et pluvieuse, de janvier à mai. La croissance du manguier est rythmique, elle est caractérisée par de courts épisodes de croissance qu'on appelle **flushes**. Il peut y avoir un à quatre flushes par an sur une même branche selon le cultivar, l'âge de l'arbre et les conditions de croissance (Davenport, 2009). Chaque flush correspond à l'apparition d'**unités de croissance** (UC). Elles sont définies comme la portion d'un axe qui se développe pendant une période ininterrompue d'extension (Hallé et Martin, 1968).

L'unité de croissance est composée d'un ensemble proximal de nœuds et de feuilles préformés, présents dans le bourgeon à la fin de l'allongement de l'UC précédente, lors de l'arrêt de l'organogénèse et d'un ensemble distal de nœuds et de feuilles néoformées, élaborés lors de la reprise de l'activité du méristème terminal, après le débourrement (Hallé and Martin, 1968; Goguey-Muethon, 1995). La température semble avoir un effet important sur le développement des UCs. Le nombre de feuilles dépend des températures moyennes durant l'initiation (Whiley et al., 1989). Cependant, la température n'affecte pas la taille des feuilles, quelque soit leur position, sur le cultivar Cogshall (Dambreville et al., 2013b).

La croissance du manguier est **séquentielle**, c'est-à-dire que les nouvelles UCs se développent sur des UCs **terminales**, à l'extrémité de la structure ligneuse de l'arbre. Cependant, certaines UCs peuvent également apparaître sur du vieux bois, à partir de bourgeons dormants. On parle alors de phénomènes de **réitérations** (Photo 3). Ces réitérations sont rarement spontanées et se produisent principalement en réponse à un traumatisme ou à une perturbation de la structure ligneuse, telle que la taille ou la casse d'une branche (Barthélémy et Caraglio, 2007). Elles témoignent de l'adaptabilité des arbres à leur milieu. Goguey (1997) a montré que certains complexes réitérés semblent plus productifs que les autres axes de la canopée.

Photo 3: réitérations sur du vieux bois. © S. Persello

2) Le repos végétatif

A l'entrée de la saison sèche et fraiche, la diminution de la température et des précipitations entrainent une période de repos végétatif pour le manguier. Ce repos est indispensable pour l'arbre car il permet d'une part aux UCs d'atteindre la maturité nécessaire.

3) La floraison et la nouaison

La floraison du manguier a lieu lors de la saison sèche et fraîche. En effet, l'induction florale est liée aux températures basses, bien que les températures optimales varient d'une étude à l'autre (Whiley et al., 1989; Issarakraisila et al., 1997; Schaffer et al., 2009; Davenport, 2009).

Lors de la croissance et du développement des bourgeons, on distingue deux phases essentielles : l'**initiation**, qui correspond au débourrement de la pousse, lors de la division cellulaire et de l'élongation des cellules et l'**induction** qui détermine la nature (végétative ou reproductive) des bourgeons. Chez les plantes herbacées et les fruitiers tempérés, l'induction

florale a lieu avant l'entrée en dormance des bourgeons (Davenport, 2000). Chez le manguier, la nature des bourgeons n'est pas déterminée avant que la croissance soit initiée. L'induction florale dépend de l'âge des feuilles (Núñez-Elisea et Davenport, 1995), le signal inductif étant produit par les feuilles matures, de la lumière et de la température. Ainsi, une pousse peut se développer en inflorescence puis évoluer en unité de croissance du fait de l'augmentation de température. Dans ce cas, on parle d'UC mixte. Celle-ci est capable de fructifier et/ou de donner de nouvelles UCs filles (Figure 7).

Figure 7: photo et représentation schématique d'une inflorescence ayant évolué en unité de croissance. Les flèches représentent les feuilles et les formes épineuses représentent les inflorescences latérales (Davenport 2009).

Différentes pratiques culturales permettent de contrôler la floraison du manguier. Pour ne citer que les plus répandues, le stress hydrique favorise de façon indirecte la floraison grâce à la suppression de l'initiation, permettant de maintenir les arbres au repos afin que les UCs terminales aient un âge suffisant pour fleurir (Chacko, 1986; Davenport, 2006, 2009; Ramírez et al., 2010). La taille des extrémités des UCs (tip pruning) permettrait de favoriser l'initiation (Davenport, 2003, 2006).

4) La fructification et la croissance des fruits

La croissance du fruit dure entre trois et six mois. Elle se décompose en trois étapes. - la **division cellulaire** pendant laquelle les cellules du fruit se mettent en place. Le nombre de cellules a un effet important sur la masse finale du fruit. Cette phase dure 35 à 45 jours à partir de la pleine floraison (Léchaudel et al., 2005).

- l'**élongation** qui correspond à l'augmentation du volume du fruit suite à l'accumulation d'eau et de matière sèche. La matière sèche détermine notamment la qualité de la mangue à maturité.

- la **maturation**. La mangue est climactérique. La maturation est induite par la production d'éthylène, concomitante avec un pic respiratoire (Nordey, 2014). Chez le cultivar Cogshall, le stade de maturité du fruit est reconnaissable par l'apparition d'une marque jaune au niveau de l'apex du fruit (Photo 4). C'est ce qu'on appelle le stade « point jaune » (Joas et Léchaudel, 2009). La mangue est caractérisée par une forte hétérogénéité des stades de maturité à une date de récolte donnée, conduisant à une récolte des fruits à des niveaux de maturité différents. Certains fruits n'atteindront jamais la maturité, impactant la qualité du fruit (Normand et al., 2011). La qualité de la mangue dépend surtout de la

Photo 4: stade "point jaune" sur mangue Cogshall © A. Caillat

concentration en sucres et acides, ainsi qu'en composés secondaires comme les vitamines et les arômes, contenus dans la matière sèche.

G. Les caractéristiques principales des UCs

1) Lien de parenté entre les UCs

Afin de décrire les relations topologiques entre les UCs, Dambreville et al. (2013a) ont défini différents liens de parenté qui sont définis par rapport à l'UC considérée. On distingue les relations entre cycles de production successifs et au sein de chaque cycle de production.
Les UCs en position terminale à la fin de la période de croissance végétative (cycle de production n-1), et susceptibles de fleurir et fructifier, sont appelées UCs **ancêtres** (Figure 8). L'ensemble des UCs portées par une UC ancêtre et se développant lors du cycle de production suivant (cycle n) sont appelées **UCs descendantes**. Ces UCs pourront former un ou plusieurs **étages de croissance**. Les différents étages de croissance correspondent aux différents flushes qui ont eu lieu.
Au sein d'un même cycle de production, l'UC qui produit une ou plusieurs **UCs filles** est appelée **UC mère**. Des UCs ayant la même UC mère sont appelées **UCs sœurs**. Une UC fille peut produire elle-même de nouvelles UCs au cours du même cycle. Ainsi, l'UC 4 (Figure 8) est l'UC fille de l'UC 2 et l'UC mère de l'UC 5. L'UC 1 est l'UC ancêtre au cycle n des UCs 2, 3, 4, 5 et de toutes les autres non numérotées. Les UCs 3 et 4 sont des UCs sœurs.

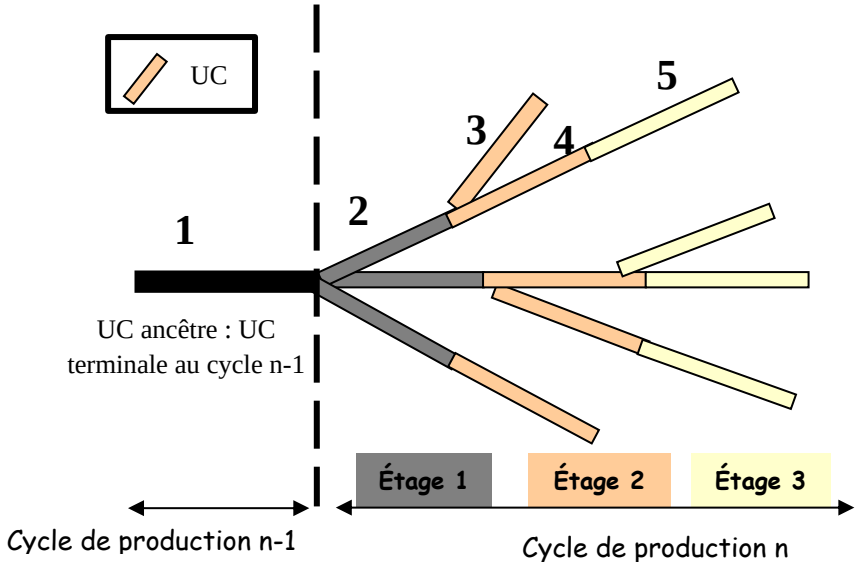


Figure 8: relation de parenté entre différentes unités de croissance (UC) au cours de deux cycles de production successifs

2) Position des UCs

La position des UCs par rapport à leur UC mère peut aussi être définie. Une UC issue du méristème apical, en continuité de son UC mère, est en **position apicale.** Une UC issue d'un méristème axillaire est en **position latérale** (Photo 5).
Les UCs présentent des caractéristiques morphologiques différentes selon leur position. Par rapport aux UCs latérales, les UCs apicales sont plus longues, ont plus de feuilles et un diamètre basal plus important, leurs feuilles ont une surface foliaire individuelle plus élevé

(Normand et al., 2009a).

Photo 5:Unité de croissance (UC) en position apicale avec deux UCs sœurs en position latérale

3) Nature des UCs

La nature d'une UC se définit par rapport à ce qu'elle produit en position terminale ou latérale. Une UC est dite **végétative** lorsqu'elle porte une ou des UCs fille(s) et **florifère** lorsqu'elle porte des inflorescences. Certaines UCs deviennent **fructifères** lorsque des fruits se forment à partir de ces inflorescences. La nature d'une UC n'est pas fixe, elle se définit par rapport à un cycle n (Normand et Lauri, 2018).

H. Interactions entre la croissance végétative et la reproduction

Les caractéristiques topologiques, morphologiques et temporelles des UCs affectent la reproduction du manguier. Ces effets peuvent être à long terme et longue distance, les UCs ancêtres pouvant avoir des effets sur leurs descendants. La reproduction a également des effets sur la croissance végétative qui suit. Les effets présentés ci-dessous se réfèrent spécifiquement au cultivar Cogshall.

1) Effet de l'architecture et de la temporalité sur la croissance végétative

A l'intérieur d'un cycle, la **position apicale** de l'UC mère favorise le débourrement d'au moins une UC latérale et augmente le nombre d'UCs filles en latéral (Normand et al., 2009a ; Dambreville et al., 2013a). De plus, une **UC mère plus âgée** aura plus de chance de donner des UCs filles et celles-ci débourreront plus tôt (Dambreville et al., 2013a). En effet, il y a environ un délai de deux mois entre la date de débourrement de l'UC mère et celle de l'UC fille (Anwar et al., 2011; Dambreville et al., 2013a).

Entre deux cycles consécutifs, une **UC ancêtre en position apicale** a plus de chance de donner une descendance qu'une UC ancêtre en position latérale. Une **UC ancêtre végétative** a plus de chance de donner une UC latérale et la date de débourrement est plus précoce comparées aux UCs ancêtres florifères et fructifères (Dambreville et al., 2013a). Les UCs ancêtres végétatives produisent plus de surface foliaire et ont plus d'UCs par axe (Capelli et al., 2016).

Rapport-Gratuit.com

2) *Effet de l'architecture et de la temporalité sur la reproduction*

Il existe une relation positive entre la croissance végétative et la floraison. Le nombre d'inflorescences par UC augmente avec le nombre d'UCs sœurs des UCs (Dambreville et al., 2013a). A l'échelle de l'UC ancêtre, des relations positives entre **la surface foliaire** des UCs descendantes ou le **nombre d'UCs terminales** et le nombre de fruits produits par ces descendants ont été observées (Capelli et al., 2016). En effet, il a été démontré qu'une surface foliaire suffisante, correspondant à une disponibilité locale en carbone produit par la photosynthèse suffisante, est nécessaire à la floraison (Lauri et Terouanne, 1991; Schreiner et Nafus, 1991) et la croissance des fruits (Reddy et Kurian, 1993; Léchaudel et al., 2005).

La position des UCs a un effet sur la reproduction à court terme, les UCs apicales ayant de plus grandes probabilités de fleurir et de fructifier (Normand et al., 2009a) mais aussi à plus long terme, une UC ancêtre en position apicale augmentant la probabilité de floraison au cycle suivant (Dambreville et al., 2013a). La dynamique de floraison dépend également de la position des UCs : les UCs apicales ont tendance à fleurir plus tard (Dambreville et al., 2013a).

Le diamètre des UCs a un effet sur leur reproduction. La floraison est reliée au diamètre des UCs de façon quadratique. Bien que celui-ci soit affecté par la position des UCs, pour un même diamètre, les UCs apicales fleurissent plus que les UCs latérales (Normand et al., 2009a). La fructification est également reliée au diamètre de l'UC, mais de façon linéaire et indépendamment de la position de l'UC. Normand et Lauri (2012) ont montré qu'il existe une relation allométrique entre la section d'un axe et la surface foliaire portée par cet axe. Le diamètre reflète donc également la disponibilité locale en carbone produit par les feuilles.

La date de débourrement des UCs a un effet sur sa date de floraison. En effet, un délai de sept mois est nécessaire entre la date de débourrement de l'UC et la date de floraison Une UC qui débourre tardivement donne donc des inflorescences plus tardivement. La date de débourrement des UCs a également un effet sur la probabilité de fleurir : une UC qui débourre tardivement aura moins de chance de fleurir (Dambreville et al., 2013a).

3) *Effet de la reproduction sur la croissance végétative*

A l'inverse, la reproduction a un effet négatif sur la croissance végétative qui suit (Capelli et al., 2016). Les fruits sont de forts puits en carbone, qui épuisent les réserves nécessaires à la croissance végétative. De plus, les inflorescences et les fruits produisent des hormones qui inhibent la croissance végétative (Sandip et al., 2015).

A l'échelle de l'arbre, on observe une **superposition des cycles de croissance**. Alors que certaines UCs portent des fruits en pleine croissance, d'autres UCs reprennent leur croissance végétative (Figure 6). Ceci suggère une compétition trophique entre les fruits en croissance mais aussi entre les fruits et les UCs en croissance (Chacko et al., 1972; Scholefield et al., 1986; Smith et Samach, 2013). Il existe toutefois des phénomènes de compensation grâce à une augmentation de la photosynthèse des feuilles proches des fruits limitant l'épuisement du carbone (Urban et al., 2003).

La floraison et la fructification ont également un effet temporel sur la croissance végétative. A l'échelle de l'arbre, un **arbre peu chargé** favorise une croissance végétative et une floraison plus précoces (Oosthuyse, 1997b; Dambreville et al., 2013a).

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Il existe des interactions entre la croissance végétative et la reproduction. Plus l'effort reproductif est important et moins la croissance végétative qui suit sera importante. Ceci aura un impact négatif sur la prochaine production en fruits. On parle de coûts indirects de la reproduction (Obeso, 2002; Capelli et al., 2016).

I. Les problèmes agronomiques du manguier

La culture du manguier est soumise à différents problèmes agronomiques : les **irrégularités de floraison et de production**, les **asynchronismes phénologiques** et différents **bioagresseurs** dont l'impact économique est plus ou moins important selon leurs conséquences sur la quantité et la qualité de la production. Des modes de conduite innovants sont recherchés pour limiter leurs effets.

1) Les irrégularités de floraison et de production

Un arbre est dit alternant lorsque sa production n'est pas régulière d'une année sur l'autre, c'est-à-dire que des années de fortes productions (année « on ») sont suivies d'années de faibles productions (année « off ») (Monselise et Goldschmidt, 1982). On parle souvent d'alternance de production (ou de floraison), cependant, une année de forte production n'alterne pas toujours avec une année de faible production. C'est pourquoi on préférera parler d'irrégularités de production.

On retrouve des irrégularités de production chez de nombreuses espèces d'arbres fruitiers tempérés et tropicaux. Au sein d'une même espèce, ces irrégularités varient beaucoup d'un cultivar à l'autre. Chez le manguier, certains cultivars sont très alternants (José), faiblement alternants (Cogshall) ou relativement réguliers (Irwin) (Capelli et al., 2016). Monselise et Goldschmidt (1982) avancent différentes hypothèses pour expliquer ces degrés d'irrégularités : la capacité ou non de pollinisation croisée, la réponse au stress climatique, la capacité de compenser une faible floraison par l'augmentation de la fructification ou une capacité naturelle d'éclaircissage. De plus, ce phénomène augmente avec l'âge du manguier (Singh et Khan, 1940).

Ce sont des facteurs externes (gel, un manque de pollinisation, sécheresse, ravageurs,…) qui déclenchent les irrégularités de floraison et/ou de production. Ces irrégularités sont ensuite maintenues de nombreuses années par des facteurs endogènes. Les irrégularités de production auraient des causes trophiques et hormonales. Les fruits étant de forts puits en carbone ils épuiseraient les ressources nécessaires à la floraison de l'année suivante (Monselise et Goldschmidt, 1982). De plus, la floraison et la croissance végétative ayant lieu en position terminale, une UC ne peut pas porter une inflorescence et une UC végétative la même année. Il y a donc une compétition entre la croissance végétative et la reproduction (Monselise et Goldschmidt, 1982; Smith et Samach, 2013). Des études sur le pommier, le pistachier et le poirier laissent également supposer que les graines des fruits pourraient produire des hormones (auxine, gibbérelline) empêchant le débourrement des inflorescences du cycle suivant. C'est pourquoi la nature de l'UC a un effet important sur leur occurrence de floraison (Dambreville et al., 2014).

Les irrégularités de production peuvent être déclenchées par une trop faible ou trop forte production une année donnée. L'éclaircissage et la taille sont parfois pratiqués pour limiter

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

ces irrégularités (Monselise et Goldschmidt, 1982). Généralement, les cultivars qui ont les rendements moyens les plus élevés sont les plus alternants.

2) Les asynchronismes phénologiques

Le manguier est caractérisé par la présence d'asynchronismes phénologiques à l'échelle de l'arbre et du verger (Photo 5). Les asynchronismes sont définis par la présence d'un stade phénologique particulier à différentes périodes au sein d'un arbre ou entre les arbres d'un verger (Normand et Lauri, 2018). L'étalement des stades phénologiques pose différents problèmes liés à la protection phytosanitaire des arbres (cf. 3.Les bioagresseurs), à la qualité des fruits (hétérogénéité des stades de maturité) et à la main-d'œuvre nécessaire pour récolter. La charge en fruits est responsable des asynchronismes entre les arbres (Dambreville et al., 2013a). Des arbres peu chargés débuteront leur croissance végétative plus précocement que des arbres fortement chargés où la compétition entre la croissance des fruits et la croissance végétative est importante. Les asynchronismes au sein d'un arbre sont principalement déterminés par la nature de l'UC, les UCs fructifères ayant une croissance végétative retardée par rapport aux UCs végétatives (Dambreville et al., 2013a). Les UCs apicales ont notamment tendance à fleurir plus tardivement que les UCs latérales sur le cultivar Cogshall.

Les asynchronismes sont maintenus par les rythmes de croissance endogènes des arbres, la date de débourrement d'une UC mère ayant un effet positif sur la date de débourrement de ses filles et sur sa date de floraison (Dambreville et al., 2013a). Les asynchronismes végétatifs induisent des asynchronismes reproducteurs. Une UC pouvant avoir des effets sur ses filles voire sur ses descendantes, les asynchronismes ont des effets à long terme et longue distance.

Photo 6: asynchronismes intra (a) et inter (b) arbre. © F. Normand

3) Les bioagresseurs

Le manguier est sensible à différents bioagresseurs pouvant s'attaquer aux bois, aux feuilles, aux inflorescences ou aux fruits dont les conséquences sont plus ou moins importantes pour l'arbre (diminution de la photosynthèse, de la production, de la qualité des fruits,…). Dans les conditions réunionnaises, les maladies fongiques et bactériennes n'ont en général pas un fort

Photo 7: dégâts de l'oïdium sur inflorescence © D. Vincenot

impact sur le développement et la production du manguier, excepté l'**oïdium** (Photo 7) qui peut causer des dégâts non négligeables sur la floraison (Normand et al., 2011). La variété Cogshall est particulièrement sensible à ce champignon. Le soufre micronisé est la méthode préventive la plus efficace (Amouroux et al., 2009).

Trois ravageurs ont également une importance économique majeure du fait des pertes de production qu'ils entraînent (Photo 8) : la **punaise** (*Taylorilygus palus*), qui pique les bourgeons, les jeunes pousses et les inflorescences, pouvant détruire 100% de la floraison en quelques jours (Amouroux et al., 2009) ; la **cécidomyie des fleurs** (*Procontarinia mangiferae*), qui est un diptère qui pond dans les inflorescences en débourrement ou sur les bourgeons floraux, entraînant la destruction partielle ou totale de l'inflorescence par dessèchement (Amouroux et al., 2009) et les **mouches des fruits** (*Bactrocera zonata*, *Ceratitis rosa*, *Ceratitis capitata*) qui déposent leurs œufs sous l'épiderme de la mangue. Les larves se nourrissent de la chair du fruit le rendant impropre à la commercialisation (Amouroux et al., 2009).

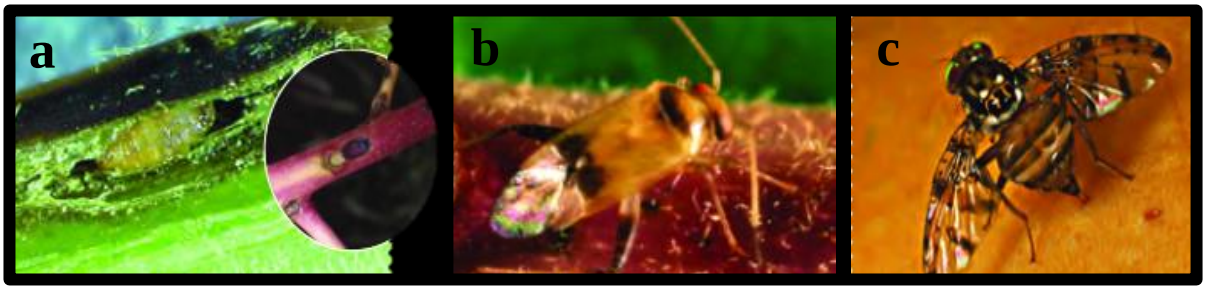


Photo 8: Principaux ravageurs du manguier à la Réunion. a. larve de cécidomyie des fleurs (Procontarinia mangiferae), b. punaise (Orthops palus), c. mouche des fruits (Ceratitis rosa) tiré de (Quilici et al., 2003)

Du fait des asynchronismes inter et intra-arbres, les stades végétatifs et reproducteurs sensibles aux bioagresseurs sont étalés dans le temps, nécessitant une protection de la culture, notamment par l'utilisation de produits phytosanitaires sur une longue période (Normand et al., 2011). La synchronisation de la floraison permettrait un meilleur contrôle des ravageurs et limiterait leur nombre de cycles de développement.

II. La taille des arbres fruitiers

A. Historique de la taille

Il est difficile de déterminer à quelle période les Hommes ont commencé à tailler les arbres. Cependant, certaines fresques datant de 4000 av. J.-C, illustrent Ramsès III portant des plants en pot, qu'on peut supposer avoir été taillés (Morris, 2010). A partir de 200 av. J.-C, les Chinois cultivent dans un but esthétique des arbres nains en pot, appelés Penjing, qui nécessitent d'être taillés. Ils sont plus connus aujourd'hui sous le nom japonais Bonzaï. Dans la bible, la taille est également mentionnée de façon métaphorique : « Tout sarment qui est en moi et qui ne porte pas de fruit, il le retranche; et tout sarment qui porte du fruit, il l'émonde, afin qu'il porte encore plus de fruit » - Jean 15:2, ce qui montre que certains bénéfices de la taille étaient déjà connus à cette époque. Jusqu'au XVIIe siècle, les arbres étaient taillés pour des raisons esthétiques, avec des formes sophistiquées, sans prendre en compte l'espèce, la variété ou le potentiel de l'arbre. Pendant cette période, la taille est un art réalisé par les jardiniers des rois et des personnes riches.

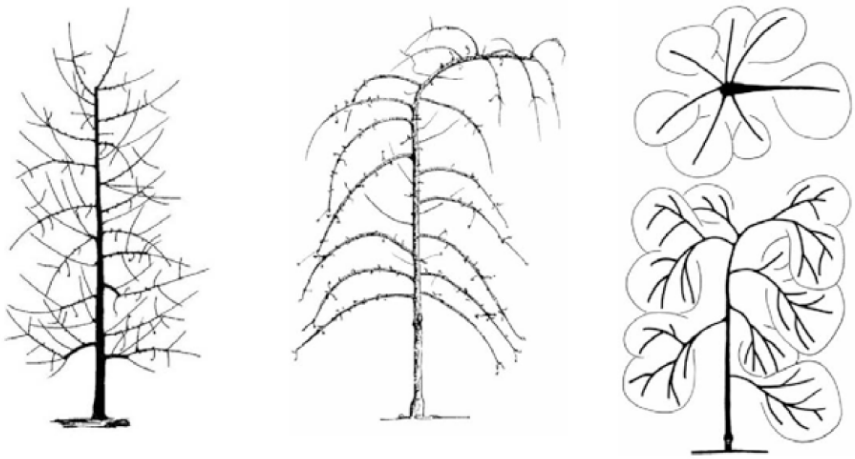
La Quintinie, célèbre jardinier du roi Louis XIV, est l'un des premiers à considérer la taille comme une science grâce à une meilleure compréhension de la physiologie des arbres. Il met notamment en évidence le rôle de la sève dans la croissance et la fructification des arbres fruitiers. Ses connaissances lui ont permis d'améliorer des techniques de culture qui sont encore des références aujourd'hui. On peut notamment citer la taille en espalier, qui nécessite l'utilisation de palissages (Photo 9).

Photo 9: potager du roi à Versailles : fruitiers palissés en palmette verrier ©Emeline Ball (pinterest)

Pour obtenir de tels arbres, il était nécessaire dans un premier temps de tailler pour donner la forme souhaitée à l'arbre, on parle de taille de formation, puis de tailler afin d'améliorer les rendements. On parle de taille de fructification (Lauri, 2016). Les formes proposées par La Quintinie offrent de nombreux avantages (meilleure pénétration de la lumière, meilleure

aération,…), cependant, elles demandent une main-d'œuvre importante et retardent l'entrée en production.

A la sortie de la seconde guerre mondiale, les contraintes économiques ont poussé à chercher de nouveaux modes de conduite moins exigeants en main-d'œuvre, donnant de meilleurs rendements et des fruits de meilleure qualité. Les porte-greffes à faible vigueur ont permis le développement de vergers à haute densité, ce qui a également nécessité de repenser les techniques de taille. Des recherches portant sur la variabilité architecturale des variétés de pommiers, afin de mieux comprendre la croissance et la fructification naturelles de l'arbre, ont montré que les variétés les plus régulières sont celles qui réalisent un élagage naturel. Dans les années 60, de nouvelles techniques de taille plus légères, respectant la croissance naturelle et prenant en compte la variabilité génétique de l'architecture de l'arbre ont vu le jour, comme l'axe vertical, le solen ou le solaxe (Lauri, 2009, Figure 9). Ces techniques ont pour principes de : i) respecter les caractéristiques architecturales des cultivars plutôt que d'imposer une forme artificielle, ii) limiter les réactions de l'arbre à la taille et aux modifications architecturales et iii) optimiser l'interception lumineuse des branches (Lauri, 2009). Dans les années 90, un collectif appelé MAFCOT (Maîtrise de la Fructification – Concepts et Techniques) cherche à gérer les problèmes d'alternance par de nouvelles techniques de taille. Ils proposent alors la taille centrifuge (Figure 9).



	Axe vertical	Solaxe	Centrifuge
Gestion de l'arbre	Présence d'un unique tronc vertical maintenu à la hauteur désirée	Le tronc est courbé à la hauteur désirée	Le tronc est courbé à la hauteur désirée. La forme de l'arbre est un cylindre
Gestion des branches	Taille de renouvellement : suppression des branches affaissées	Suppression des axes latéraux longs pour ne garder que les pousses courtes (spurs)	Arcure des branches si nécessaire Suppression des branches en compétition seulement Les axes latéraux longs sont conservés. Taille d'extinction : suppression d'une proportion de pousses courtes autour du tronc et à proximité des branches fructifères pour contrôler la charge en fruit et la pénétration de la lumière

Figure 9: Evolution récente des techniques de taille - tiré de Lauri 2009 (dessins de JM Lespinasse et PÉ Lauri)

II. La taille des arbres fruitiers

Les connaissances acquises au cours du temps, notamment sur l'architecture et la physiologie des arbres, ont permis d'améliorer les techniques de taille, passant d'une taille esthétique à une taille utile, augmentant la productivité et la qualité des fruits. La prise en compte des caractéristiques variétales a été primordiale afin de mieux comprendre les relations entre la croissance végétative et la reproduction et donc afin d'adapter en conséquence les techniques de taille à chaque variété (Lauri, 2016). Cependant, il reste des problématiques qui ne sont toujours pas résolues, des connaissances à acquérir et des améliorations des techniques de taille possibles, notamment pour lutter plus efficacement contre les ravageurs.

Les études sur la taille ont débuté en Europe, c'est pourquoi elles concernent principalement les arbres fruitiers tempérés, tels que le pommier (Jonkers, 1982 ; Lauri et Lespinasse, 1998), le pêcher (Marini, 2002; Médiène et al., 2002; DeJong et al., 2012), le poirier (Preston, 1973), l'abricotier (Demirtas et al., 2010) ou le cerisier (Springmann et al., 2011). L'étude de la taille sur des arbres fruitiers tropicaux, tels que le manguier, est plus récente, bien qu'on puisse trouver des références dès les années 40 (Sturrock, 1948). De plus, les recherches se sont appuyées sur les principes de taille des arbres fruitiers tempérés. Stassen et al. (2000) ont notamment étudié l'effet de la taille sur le rendement du manguier en comparant différentes formes telles que la taille en palmettes ou en vase fermé. Goguey-Muethon (1995) a réalisé des études préliminaires sur l'arcure des manguiers, qui ont donné de bons résultats. Toutefois, on peut s'attendre à ce que les techniques de taille soient très différentes sur un arbre fruitier tempéré et un arbre fruitier tropical. En effet, les arbres tempérés tels que le pommier possèdent de nombreuses différences avec le manguier, suggérant de réponses à la taille différentes entre les arbres :

- Le pommier perd ses feuilles en automne alors que le manguier a un feuillage persistant. Au moment de la taille, en plus du bois, de la surface foliaire est donc retirée au manguier.
- La taille des pommiers ayant principalement lieu en hiver, ce sont la levée de dormance et les températures chaudes (Naor et al., 2003) qui conditionnent le redémarrage végétatif. *A contrario*, la taille des manguiers a lieu durant la saison chaude et humide. Le redémarrage de la croissance végétative peut donc être immédiat.
- Les bourgeons floraux se mettent généralement en place à la fin de l'été, avant la dormance des arbres chez le pommier alors que l'induction florale a lieu juste avant l'ouverture du bourgeon chez le manguier (Davenport, 2000). Par conséquent, les bourgeons floraux se situent sur des axes d'un an chez le pommier et la taille va diminuer les points potentiels de floraison alors que chez le manguier, la floraison a lieu sur les axes terminaux, y compris ceux qui se sont développés après la taille. La taille pourrait donc potentiellement permettre d'augmenter points potentiels de floraison.

B. Intérêts et effets de la taille

1) Objectifs de la taille

Les techniques de taille dépendent de la région de production, du cultivar, du climat, du type de sol, de la vigueur de l'arbre, des outils disponibles (sécateur ou taille mécanique, Photo 10) et de la tradition (Crane, 2008). Si la taille avait initialement un but esthétique, nous savons aujourd'hui qu'elle peut être raisonnée pour atteindre différents objectifs :

- De donner une forme particulière à l'arbre
- De contrôler la hauteur des arbres afin de faciliter la récolte
- De diminuer l'incidence de certaines maladies pré et post-récolte
- D'éviter que les arbres se gênent
- D'améliorer la ventilation et la pénétration des pulvérisations

Photo 10: taille mécanique d'un manguier dans un verger australien ©M. Capelli

2) Effets observés suite à la taille

De nombreux effets sont observés suite à la taille, sur différentes espèces.

Stimulation de la croissance végétative et modification de la morphologie des axes qui apparaissent suite à la taille

La taille a pour effet de stimuler la croissance végétative (Oosthuyse, 1997c; Marini, 2003; Davenport, 2009; Fumey et al., 2011; Elkhishen, 2015; Fadhilnor et Tengku ab. Malik, 2018) en permettant le débourrement de bourgeons latents qui produiront des complexes réitérés (Lauri, 2016).

D'après Marini (2003), la croissance végétative augmente uniquement près des points de taille, ce qui donne l'illusion que la croissance est stimulée, mais le poids total des arbres taillés reste plus faible que celui des arbres non taillés. Fumey et al. (2011) ont cependant montré que la taille d'hiver du pommier stimule la croissance végétative à distance : la taille des rameaux latéraux augmente les ramifications proleptiques sur la tige principale.

La taille a un effet sur la morphologie des arbres tempérés (Jonkers, 1982; Negrón et al., 2015). Koopmann, en 1896, a notamment établi des règles de croissance du pommier en

réponse à la taille qui ont été par la suite validées par Jonkers (1982) : i) plus la taille est sévère, plus la longueur du nouvel axe est grande, ii) la longueur totale de l'axe taillé et de sa pousse annuelle est plus petite que si l'axe n'avait pas été taillé ou légèrement, iii) la croissance totale, incluant les rameaux latéraux, est supérieure sans taille ou lorsque la moitié de l'axe porteur est taillé (selon les cultivars) et iv) plus grande est la longueur d'axe retirée, plus le nombre de rameaux courts diminue. La morphologie des rameaux de manguier est différente étant donné qu'on ne distingue pas de rameaux courts ou de rameaux longs. Chez le manguier, aucune règle n'a été définie clairement comme celles de Koopmann (1896). Ceci s'explique par le fait que l'effet de la taille sur la morphologie de cet arbre a peu été étudié. On peut citer Yeshitela et al. (2005) qui a observé que les UCs suite à la taille sont plus longues et ont plus de feuilles que celles des arbres non taillés.

Modifications de l'architecture de l'arbre

La taille a différents effets sur l'architecture de l'arbre :

- elle diminue la taille de la canopée supportant la future récolte et la surface foliaire permettant la photosynthèse
- la taille supprime le bourgeon apical de l'axe, impactant la croissance végétative des arbres à croissance séquentielle. Les nouveaux axes se développent uniquement en position latérale. Or, chez le manguier, les UCs en position latérale ont une probabilité plus faible de fleurir et de fructifier (Dambreville et al., 2013a)
- la taille stimule la croissance végétative, la population d'axes est donc en moyenne plus jeune
- la taille stimule le débourrement de bourgeons latents donnant naissance à des réitérations. Or la phénologie des réitérations est différente de celle des axes issus de la croissance séquentielle. Les réitérations se caractérisent généralement par une dormance moins profonde, une augmentation de la vigueur et un retard de la floraison (Mauget, 1984; Goguey, 1997; Lauri, 2016)

Réduction du rendement mais amélioration de la qualité et du poids individuel des fruits

La taille supprime des points potentiels de floraison, stimule la croissance végétative à partir de méristèmes qui auraient pu devenir floraux et enlève de la surface foliaire qui fournit le carbone nécessaire à la croissance des fruits. C'est pourquoi on observe généralement une diminution des rendements l'année qui suit la taille (Preston, 1973; Marini, 2003; Wertheim, 2005; Asrey et al., 2013). Cette diminution est d'autant plus importante que la taille est importante (Forshey et al., 1992). A long terme, la taille a cependant des effets bénéfiques sur le rendement.

Le poids des fruits est plus important sur des arbres taillés que sur des arbres non taillés, du fait de l'augmentation du rapport feuilles/fruits et donc des ressources disponibles plus élevées, en plus de meilleures conditions d'ensoleillement (Rom et Ferree, 1986; Marini, 2003; Bussi et al., 2005; Asrey et al., 2013; Uddin et al., 2014).

La qualité des fruits est améliorée par la taille. Des études ont montré une augmentation des sucres solubles totaux et une diminution de l'acidité (Marini, 2003; Yeshitela et al., 2005; Singh et al., 2010). La diminution des maladies post-récolte contribue également à l'amélioration de la qualité des fruits (cf. §Maladies). Enfin, la taille a des effets sur la qualité

visuelle des fruits, accentuant la couleur rouge des fruits (Ferree et Schupp, 2003; Marini, 2003; Wertheim, 2005).

Effets sur la dynamique de la croissance végétative, de la floraison et de la fructification
Chez le manguier, la taille a tendance à synchroniser la croissance végétative (Oosthuyse, 1994; Davenport, 2006; Uddin et al., 2014; Fadhilnor et Tengku ab. Malik, 2018) et la floraison (Yeshitela et al., 2003). Par contre, la récolte est souvent plus tardive (Ferree et Schupp, 2003 (pommiers); Marini, 2003 (pêchers)).

Diminution de l'irrégularité interannuelle de production
La taille d'entretien est souvent préconisée pour obtenir des rendements plus réguliers année après année (Lauri et al., 2004; Costes et al., 2006; Crane, 2008; Smith et Samach, 2013). Elle permet de maintenir l'équilibre entre la croissance végétative et la croissance fructifère, évitant ainsi une forte charge en fruits qui épuise les réserves nécessaires à la croissance végétative et à la reproduction suivantes.

Diminution de l'incidence des maladies
La taille peut favoriser la protection de la culture contre les ravageurs et les maladies qui ont un effet sur le rendement et sur la qualité des fruits. L'ouverture de la canopée favorise la pénétration des pulvérisations de produits phytosanitaires et augmente la ventilation, diminuant ainsi l'humidité favorable au développement de certaines maladies (Marini, 2003). La technique de taille a une incidence sur la prévalence des ravageurs et des maladies chez le pommier. Les tailles plus aérées, telle que la taille centrifuge, permettent de lutter plus efficacement contre les pucerons ou la tavelure que la taille solaxe (Simon et al., 2006; Lauri, 2009). Le maintien de la qualité des fruits pendant le stockage est également améliorée suite à la taille (Ferree et Schupp, 2003). Chez le manguier, il a été observé que l'incidence de l'anthracnose et du stem-end rot est plus faible sur les mangues récoltées sur des arbres taillés que sur celles récoltées sur des arbres non taillés (Asrey et al., 2013; Rehman et al., 2015).

3) Mécanismes impliqués dans la réponse des arbres fruitiers à la taille

Les recherches sur les arbres fruitiers tempérés ont montré que la compréhension des mécanismes impliqués dans la réponse à la taille est primordiale pour mettre au point une taille répondant à des objectifs recherchés. Ces travaux ont permis de mettre en évidence ou de suggérer les mécanismes suivants.

Suppression de la dominance apicale
La dominance apicale est définie comme l'inhibition du débourrement des bourgeons latéraux par le bourgeon apical (Wilson, 2000; Cline et Sadeski, 2002). Celle-ci pourrait impliquer des hormones comme l'auxine et les cytokines (Dun et al., 2006) et/ou des sucres (Barbier et al., 2015). La taille supprime le bourgeon apical et donc la dominance apicale sur les axes taillés, permettant aux bourgeons latéraux latents de débourrer et stimulant ainsi la croissance végétative au niveau des points de coupe.

Rapport-Gratuit.com

Equilibre entre la partie aérienne et la partie souterraine

Selon certaines hypothèses, il existe un équilibre entre la partie aérienne et la partie souterraine (Brouwer, 1962; Charles-Edwards, 1976; Wilson, 1988). Niklas (2005) a montré qu'il existe une relation entre la biomasse des deux parties. Une perturbation de l'une ou l'autre de ces parties (défoliation, taille,…) implique une modification du fonctionnement de l'arbre afin de recouvrer l'équilibre.

Cet équilibre pourrait être piloté par l'allocation du carbone et de l'azote (Charles-Edwards, 1976). La croissance des organes nécessite du carbone apporté par les feuilles et des minéraux dont l'azote apportés par les racines (Thornley, 1972). Ainsi, lorsque la surface foliaire de l'arbre diminue comme après la taille, il y a une modification de l'allocation de l'azote et du carbone en faveur des feuilles et des bourgeons afin de stimuler la croissance végétative (Strauss et Agrawal, 1999; Médiène et al., 2002). L'équilibre entre les parties aérienne et souterraine pourrait également être expliqué d'un point de vue hormonal. La partie aérienne est une source d'auxine alors que la partie racinaire produit des cytokinines. La diminution de la concentration en auxine suite à la taille conduit au transfert de cytokinines des racines aux branches (Grochowska et al., 1984). La croissance des pousses dépendant du ratio entre les différentes hormones (Marini, 2003), la modification des concentrations des hormones va favoriser la croissance végétative.

Augmentation de l'interception lumineuse

La taille permet d'augmenter l'interception lumineuse par les feuilles, notamment dans le centre et les parties basses de la canopée, ce qui a pour conséquence d'augmenter la photosynthèse (Schaffer et Gaye, 1989; Ferree et Schupp, 2003; Sharma et al., 2006). L'augmentation de l'interception lumineuse a un effet bénéfique sur le fonctionnement des feuilles, la floraison, la nouaison, la croissance, la qualité et la couleur des fruits, à condition que les niveaux de radiation ne soient pas trop élevés (Wertheim, 2005; Corelli Grappadelli et Lakso, 2007).

Le rendement augmente généralement avec l'interception lumineuse, mais ce n'est pas toujours le cas. Il existe par exemple une relation linéaire positive entre la quantité de lumière interceptée et les rendements maximaux atteignables sur différents cultivars de pommes (Corelli Grappadelli et Lakso, 2007). Selon Menzel et Le Lagadec (2017), l'effet de la taille sur le rendement du manguier résulte du bilan entre l'augmentation de l'interception lumineuse et la perte de surface foliaire et de bois pouvant porter des fruits. Ainsi, l'augmentation de l'interception lumineuse ne pourrait pas toujours compenser la perte de surface foliaire, ce qui expliquerait la diminution des rendements.

C. Quand et comment tailler les arbres fruitiers ?

Sur les fruitiers tempérés, la taille peut être effectuée en été (taille en vert) ou en hiver. La taille d'hiver est généralement préconisée car c'est la période de dormance de l'arbre, la sève est ralentie et les bourgeons sont mieux exposés. Cependant, elle stimule fortement la croissance végétative. La taille d'été permet surtout d'avoir une plus longue période pour pouvoir tailler. De plus, la croissance végétative qui en résulte est limitée et la cicatrisation est plus rapide, diminuant les risques de maladies sévères. Il n'y a généralement pas de

différences de rendements entre les deux tailles (Wertheim, 2005). Cependant, la taille d'été retire une partie de la surface foliaire de l'arbre, ce qui a pour conséquence de diminuer les teneurs en sucre des fruits (Wertheim, 2005).

Le manguier ne présentant pas les mêmes caractéristiques que les arbres tempérés, les deux types de taille ne sont pas vraiment comparables avec celles des arbres tempérés. En effet, en hiver, le manguier n'est pas en période de dormance, son feuillage est persistant et on ne peut pas déterminer le devenir des bourgeons. La taille est principalement réalisée après la récolte afin de maximiser le temps de récupération et avoir des UCs suffisamment matures pour fleurir.

1) Les différents types de taille

La période et la technique de taille dépendent de l'objectif de celle-ci. On retrouve les mêmes types de taille chez le manguier que sur les arbres tempérés.

Taille des extrémités (=tip pruning)

La taille des extrémités consiste à tailler les tiges terminales à un niveau où leur diamètre est inférieur à 1cm de diamètre (Davenport, 2006). Lorsqu'elle est réalisée en été, juste après la récolte, elle permet de stimuler le débourrement d'UCs latérales afin de i) permettre une entrée en floraison plus rapide des jeunes arbres, ii) synchroniser la croissance végétative et iii) restaurer rapidement la productivité des arbres qui ont été fortement taillés (Davenport, 2006). En hiver, la taille des extrémités permet d'augmenter le nombre d'inflorescences par UC et de synchroniser la floraison (Oosthuyse, 1997c; Sarkhosh et al., 2018).

Taille de formation

La taille de formation est réalisée sur des jeunes arbres afin de leur donner leur forme ou sur les arbres adultes afin de diminuer les dimensions de l'arbre. Stassen et al. (2000) ont notamment étudié l'effet de différentes formes de manguiers sur leur rendement. Les rendements sont plus faibles sur les arbres taillés que sur les arbres non taillés et la taille en vase ouvert donne les meilleurs rendements entre les différentes tailles testées.

Taille sévère

La taille sévère est réalisée sur les arbres qui sont devenus trop grands et qui ne sont plus productifs. Elle permet de retrouver des dimensions de la canopée compatibles avec la gestion et la récolte des vergers. Elle stimule la croissance végétative qui diminue avec l'âge des arbres afin de rejuvéniliser l'arbre et permettre une reprise de la production rapide (Davenport, 2006; Reddy et Kurian, 2015; Salomão et al., 2018).

Taille annuelle de renouvellement

La taille de renouvellement est une taille légère qui permet de maintenir l'arbre en bonne santé. Elle a pour but de supprimer le bois mort, les parties malades et les branches. Elle a un effet bénéfique sur le rendement (Yeshitela et al., 2005).

La taille des racines est parfois également pratiquée mais elle est très rare. Elle permet d'économiser les coûts de taille et d'augmenter la fertilité de l'arbre (Wertheim, 2005).

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

2) La fréquence de taille

Il n'y a pas vraiment de fréquence de taille préconisée. Elle dépend de nombreux facteurs tels que l'âge, le cultivar, et les objectifs souhaités. Oosthuyse (1997a) a montré que certains cultivars du manguier, comme 'Zill' n'étaient pas affectés par la taille. Il peut donc être taillé plus fréquemment que d'autres cultivars tels que 'Sensation' ou 'Kent' qui voient leurs rendements diminuer après la taille. Certaines études ont également montré qu'une taille bisannuelle permet d'obtenir de meilleurs rendements qu'une taille annuelle (Menzel et Le Lagadec, 2017).

3) Pratiques complémentaires à la taille chez le manguier

Dans certains pays (Brésil, Inde, Australie,…), le paclobutrazol est utilisé comme régulateur de croissance après élongation du flush qui suit la taille. Il diminue l'extension des UCs, la taille des feuilles et le nombre de flushes par arbre. Il augmente la concentration des sucres stockés et modifie l'équilibre entre les sources et les puits en faveur des fruits (Menzel et Le Lagadec, 2017). Il est donc difficile de comparer les résultats des expérimentations utilisant ces pratiques avec nos résultats d'expérimentation.

La taille peut être couplée à des techniques de formation telle que l'arcure des branches. Elle permet de réduire la croissance végétative, de favoriser la floraison et de réduire la durée non productive des jeunes arbres. Une fois que l'arbre est adulte, le but de l'arcure est d'obtenir un équilibre entre le nombre et le poids des fruits et la croissance végétative. Elle demande cependant un suivi important (Costes et al., 2006).

III. La modélisation des plantes

A. Objectifs de la modélisation

Les modèles permettent de représenter de façon simplifiée une partie de la réalité en décompensant les différents processus et en prenant en compte les relations qui existent entre les divers compartiments. Ils peuvent avoir plusieurs objectifs : i) intégrer et structurer les différents types de connaissances. Le fonctionnement des plantes est généralement complexe et dépend de nombreux facteurs, qui ne sont pas toujours contrôlables (température, pluviométrie, ravageurs, mortalité, vols…). Il est donc nécessaire de s'assurer que les connaissances sont cohérentes et en accord avec la réalité en les testant dans des modèles, ii) tester différents scénarii. Les modèles ont alors pour rôle de prédire et d'évaluer les impacts de différents scénarii climatiques et culturaux sur le rendement et la qualité du fruit. En effet, les expérimentations au champ sont parfois longues et fastidieuses et le cycle d'une plante peut durer plus d'une année. Les résultats sont donc longs à obtenir et il n'est pas possible de tester un grand nombre de scenarii simultanément. Les modèles permettent donc un gain de temps et d'argent ou iii) avoir un rôle éducatif. Ils permettent de transmettre des connaissances de façon visuelle et dynamique (Buck-Sorlin et Delaire, 2013).
Selon les objectifs recherchés, les caractéristiques des modèles diffèrent. Certains modèles sont statiques (c'est-à-dire qu'ils représentent la plante à un instant t) alors que d'autres modèles sont dynamiques et représentent la plante pendant un ou plusieurs cycles de production. Un modèle statique permet par exemple d'étudier les effets de l'architecture de la plante sur l'interception lumineuse (Sarlikioti et al., 2011) et sur la photosynthèse (Génard et al., 2000) alors qu'un modèle dynamique permet d'étudier les effets d'un facteur sur le développement et la croissance de la plante ou sur le développement de pathogènes (Robert et al., 2009). On distingue également les modèles déterministes dans lesquels une même cause produit le même effet des modèles stochastiques dans lesquels les paramètres varient de façon aléatoire.

Kurth (1994) a représenté schématiquement la multitude de modèles qui peuvent exister dans le domaine de la modélisation des plantes à l'aide d'un triangle. Au sommet de ce triangle, on trouve les modèles agrégés qui traitent de manière statistique les populations de plantes entières. Ces modèles sont surtout utilisés dans le domaine forestier.
Dans le coin inférieur droit du triangle se trouvent les **modèles écophysiologiques** aussi appelés **modèles mécanistes** qui représentent le réalisme fonctionnel des plantes. Ces modèles simulent les processus physiologiques entre les différents compartiments de la plante ainsi que les interactions entre la plante et l'environnement (température, nutriments, eau, CO_2,…). La photosynthèse est le premier mécanisme qui a été modélisé par de Wit (1959). D'autres modèles se sont par la suite développés, tels que des modèles de transport hydraulique ou de transport d'hormones… (Prusinkiewicz et Runions, 2012). Les modèles mécanistes permettent dans un premier temps d'intégrer les connaissances de manière cohérente afin de vérifier que les connaissances sont en adéquation avec les données de

terrain. Ceci permet de mieux cibler les manques de connaissances et donc d'orienter les futures recherches.
Dans le coin inférieur gauche du triangle se trouvent les **modèles architecturaux ou morphologiques** qui représentent le réalisme structurel des plantes. L'architecture des plantes correspond à la description géométrique des différents organes (forme, taille, orientation, localisation spatiale) et à la description topologique de la plante, c'est-à-dire aux connexions physiques entre les différents éléments de la plante (Godin et al., 1999). Les organes n'ont pas de rôle fonctionnel, c'est pourquoi on parle aussi de modèles descriptifs ou de modèles empiriques. De Reffye et al. (1988) sont les premiers à proposer une modélisation statistique intégrant les connaissances acquises sur l'architecture des plantes (nombre de bourgeons par nœud, diamètre des axes, angle d'insertion avec l'axe porteur,…). Ces modèles permettent notamment d'étudier l'incidence des attaques de ravageurs, du vent ou de la densité de plantation.
Les modèles architecturaux sont spécifiques au modèle d'étude qui a été utilisé. Ils doivent donc être calibrés pour chaque nouvelle situation (changement de climat, de variété,…). Les modèles mécanistes quant à eux nécessitent de connaître un grand nombre de paramètres. Ils sont par contre généralement plus robustes (Affholder et al., 2012).

Les fonctions (photosynthèse, transpiration, allocation du carbone ou de l'azote) et la structure (orientation, position, nombre d'axes,…) des plantes sont interdépendantes (Vos et al., 2010). Il est donc difficile de simuler les différentes fonctions des plantes sans en connaître la structure. Réciproquement la structure des plantes (développement de nouveaux axes,…) dépend de facteurs fonctionnels tels que la quantité de carbone disponible. La photosynthèse des feuilles (= fonction) par exemple, dépend de la lumière reçue par celles-ci, qui elle-même dépend de la structure de la plante. C'est pourquoi, dans les années 90, **les modèles structure-fonction, ou FSPM** (Functional-Structural Plant Model) ont fait leur apparition. Ils ont pour but de coupler les deux approches (mécaniste et architecturale). Ceux-ci se situent à la base du triangle de Kurth (1994). Les FSPMs représentent l'architecture des plantes en 3D au cours du temps, en fonction de procédés physiologiques qui dépendent de facteurs environnementaux (Vos et al., 2010). La description précise de la géométrie des organes permet de modéliser les interactions entre la plante et son environnement (température, environnement lumineux,…) alors que la topologie de la plante permet de modéliser le transport du carbone, de l'eau et des minéraux entre les sources et les puits (Godin et Sinoquet, 2005; Buck-Sorlin et Delaire, 2013). Différents processus peuvent être simulés et intégrés aux FSPMs. L'intégration d'un environnement lumineux par exemple permet de modéliser la lumière effectivement reçue par les branches et ainsi mieux estimer la photosynthèse réalisée (Sinoquet et Bonhomme, 1992; Godin, 2000). Deux modèles d'environnement lumineux, RATP (Sinoquet et al., 2001) et Caribu (Chelle et al., 2004), sont notamment disponibles sur la plateforme OpenAlea (http://openalea.gforge.inria.fr).

Des travaux fondateurs pour les FSPMs sont apparus dans les années 60 avec les travaux de Lindenmayer (1968a, 1968b). Lindenmayer, et par la suite Prusinkiewicz (Prusinkiewicz, 1986, 1999) ont grandement facilité la modélisation en créant un formalisme mathématique, largement utilisé, appelée Lindenmayer-Systems ou **L-Systems**. Les L-Systems sont une

grammaire formelle qui permet de décrire la structure et la géométrie d'un système ramifié ainsi que sa dynamique par des règles de réécriture simples.
Dans ce formalisme, la plante est modélisée comme une collection d'éléments, appelés modules, qui représentent les différents organes de la plante (pousse, inflorescence, fruit,…). L'ensemble des modules forme une chaîne de caractère (Figure 10). Des paramètres tels que l'âge ou la taille des organes peuvent être associés à ces modules. On parle alors de L-systems paramétriques. Un ensemble de règles, dites de production, permettent de simuler l'évolution de ces modules au cours du temps. Lorsque les règles de réécriture d'un module dépendent des modules précédents, on parle de L-systems sensibles au contexte. Les règles de production peuvent être écrites dans différents langages de programmation (C++ : L+C, Karwowski et Prusinkiewicz, 2003 ; Java : GroImp, Hemmerling et al., 2008 ; Python : Boudon et al., 2012).

La représentation tridimensionnelle de ces chaînes de caractères est possible grâce à une interprétation par la **tortue** (Szilard et Quinton, 1979 ; Prusinkiewicz, 1986). Celle-ci est représentée par une position et une orientation définie par trois vecteurs H (Heading), L (Left) et H (Up) dans un repère cartésien (Figure 10). Un nombre prédéfini de symboles sont interprétés par la tortue (par exemple F pour un segment ou O pour une sphère) permettant de de tracer le squelette de la structure de la plante (Prusinkiewicz, 1986). Un exemple simple est représenté en Figure 10.

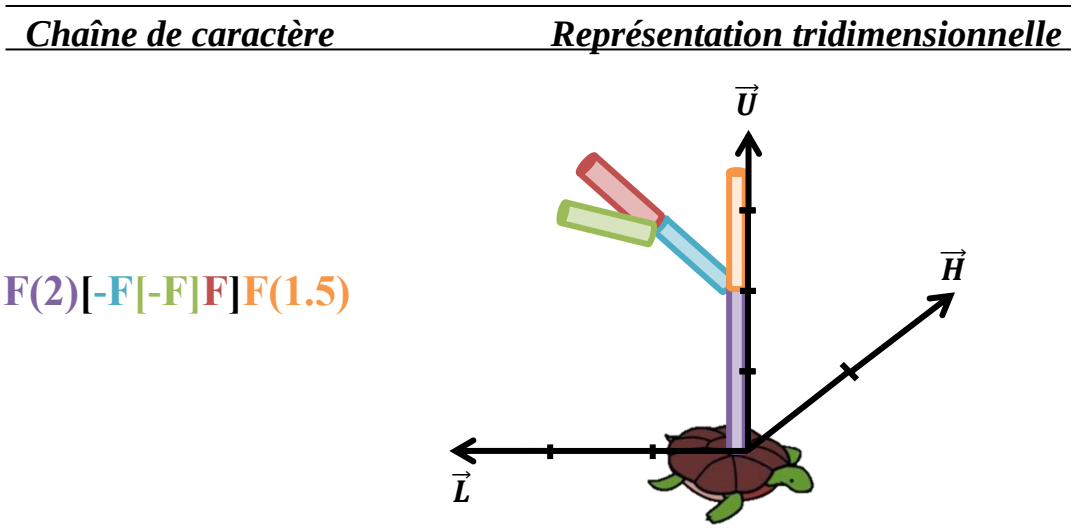


Figure 10: représentation 3D d'une structure à partir d'une chaîne de caractères à l'aide de la tortue F représente un segment, [] permet de rentrer et sortir d'une pile pour représenter une ramification, les valeurs entre parenthèses correspondent à la longueur du segment. La valeur des angles par défaut est 45°.

Le premier modèle combinant un modèle mécaniste avec une description détaillée de la canopée de l'arbre est un modèle de pin appelé LIGNUM (Sievänen et al., 2000). Les modèles structure-fonction (FSPM) se sont ensuite développés sur tout type de plantes, telles que les cultures annuelles (blé: Fournier et al., 2003; orge: Buck-Sorlin et al., 2008), les plantes ornementales (rosier: Buck-Sorlin et al., 2011) ou les arbres fruitiers, comme le pommier avec le modèle MappleT (Costes et al., 2008; Da Silva et al., 2012), le pêcher avec L-PEACH (Allen et al., 2005; Lopez et al., 2008) ou QualiTree (Lescourret et al., 2011a;

Mirás-Avalos et al., 2011). Les modèles sur arbres fruitiers tropicaux sont cependant très peu développés.

B. Présentation du fonctionnement de quelques FSPMs intégrant la taille

Plusieurs modèles ont intégré l'effet de la taille sur la croissance et le développement des arbres. La modélisation de la taille dépend des connaissances acquises sur les effets de la taille et des paramètres d'entrée des modèles. Nous avons vu que la taille pouvait avoir un effet sur la disponibilité en carbone (qui peut être modélisée par des relations sources/puits ou un équilibre entre la surface aérienne et le système racinaire) ou sur les concentrations hormonales (notamment du fait de la perte de la dominance apicale lors de la taille). Les effets de la taille peuvent également être simulés de façon stochastique. Comme FSPMs qui ont intégré la taille, nous pouvons citer :

1) Le modèle **SIMWAL** pour SIMulated WALnut (Figure 11A) qui est un modèle structure-fonction simulant la croissance d'un jeune noyer en fonction des conditions climatiques et de la taille (Balandier et al., 2000). Ce modèle est basé sur les relations entre les sources et les puits et simule la répartition de la biomasse entre les différents organes. La taille a un effet sur i) le débourrement des bourgeons latents. La probabilité de débourrer des bourgeons latents dépend de facteurs comme leur distance au point de coupe, la date de la taille, les caractéristiques des UCs (âge,…), le nombre de bourgeons déjà en développement au moment de la taille et la quantité de feuillage ou d'organes retirée et ii) sur la croissance des pousses. La demande en carbone est augmentée artificiellement pour tenir compte du fait que les pousses qui débourrent après la taille ont de plus grands potentiels de croissance. Suite à la taille, la disponibilité en carbone impacte donc la croissance des axes mais pas la probabilité de débourrement.
2) **L-PEACH** qui est un modèle structure-fonction de pêcher intégrant l'architecture de l'arbre et des procédés écophysiologiques basés sur le carbone (Figure 11B). Les rameaux, décomposés en 4 types selon leur vigueur, diffèrent par leur longueur et le nombre de zones. Selon les zones, la probabilité du devenir des bourgeons, varie fortement. La taille impacte le modèle architectural qui est basé sur des modèles statistiques appelés modèles de semi-chaînes de Markov cachées. Suite à la taille, le devenir des bourgeons est réassigné (Smith et al., 2008; DeJong et al., 2012).

   Un modèle similaire à L-PEACH, **L-ALMOND**, a été réalisé sur l'amandier. Negrón et al. (2015) se sont particulièrement intéressés à l'effet de la sévérité de taille, c'est-à-dire à la profondeur à laquelle les rameaux étaient taillés, sur la croissance végétative qui suit. Ils ont montré que la structure des rameaux taillés était modifiée, qu'elle dépendait de la structure initiale et de potentielles compétitions entre les bourgeons et que la complexité des nouveaux rameaux augmentait avec la sévérité de taille (Figure 11C).
3) **Qualitree** (Figure 11D) qui est un modèle qui s'intéresse tout particulièrement à la qualité des fruits (taille, sucres, acidité). C'est pourquoi, en plus des procédés écophysiologiques basés sur le carbone, les transferts d'eau sont considérés en

intégrant le potentiel hydrique comme entrée du modèle (Lescourret et al., 2011a; Mirás-Avalos et al., 2011). La taille de l'arbre est intégrée dans le modèle de façon implicite. En effet, elle entraîne un déséquilibre entre la partie aérienne et le système racinaire qui tend à être restauré en stimulant la croissance végétative. Ce modèle prend en compte l'intensité de taille, et la date de la taille.

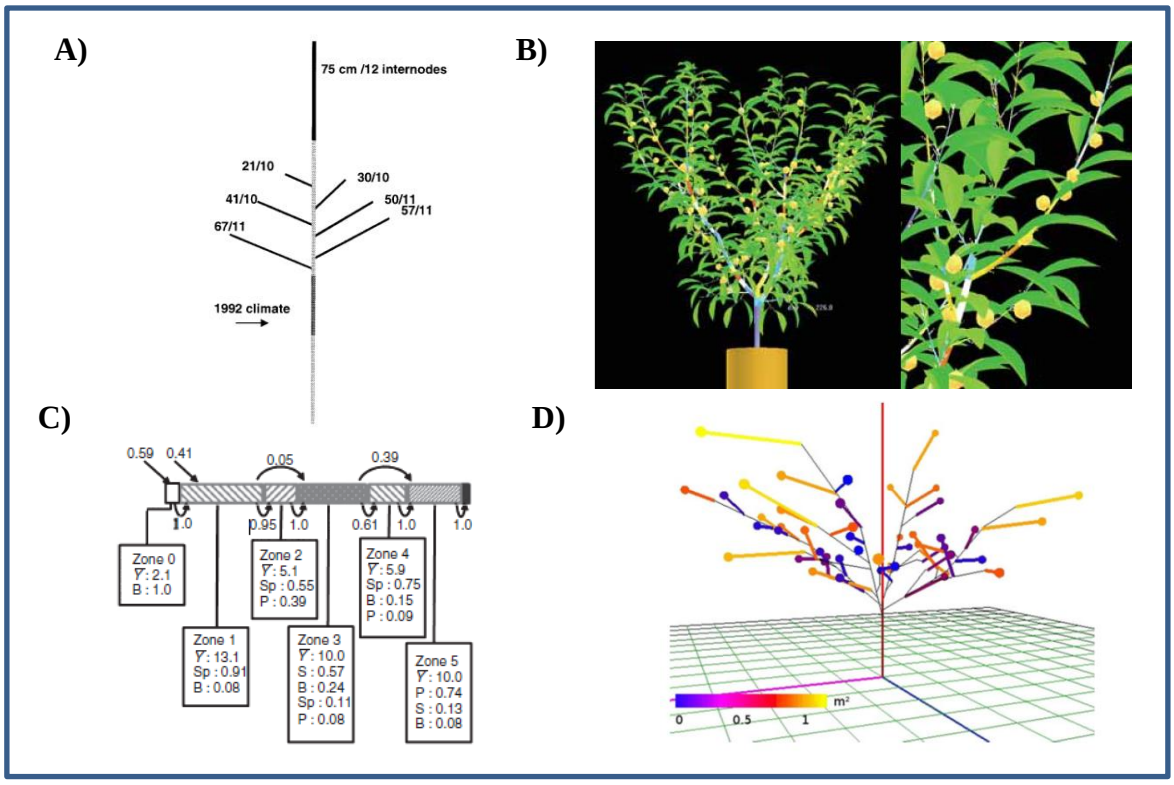


Figure 11: Sorties graphiques des modèles A) SIMWAL donnant la longueur des unités de croissance et le nombre d'entrenœuds B) L-PEACH après 4 années de croissance comprenant une taille annuelle et un éclaircissage à chaque saison des fruits C) modèle de semi-chaînes de Markov cachées donnant la longueur des différentes zones, la probabilité du devenir des bourgeons et la probabilité de transition de la zone d'un rameau d'amandier suite à une taille sévère et D)première ébauche de QualiTree indiquant la surface foliaire des rameaux en fonction des couleurs

C. Etat de l'art du modèle manguier

1) Contexte

Du fait des différents problèmes agronomiques rencontrés chez le manguier (cf p.17-I. Les problèmes agronomiques du manguier) et de l'importance de cette culture à la Réunion et dans le monde, le Cirad travaille depuis de nombreuses années sur ce modèle d'étude afin d'acquérir des connaissances solides et ainsi proposer des systèmes de conduite innovants, permettant d'obtenir une meilleure qualité du fruit, des rendements plus élevés et réguliers tout en limitant l'impact environnemental.

Du fait des nombreuses connaissances acquises sur cet arbre, et afin de synthétiser et de d'intégrer les connaissances de manière cohérente, le développement d'un modèle structure-fonction du manguier a démarré en 2010. L'unité HortSys du Cirad et l'équipe Virtual Plants, équipe jointe entre le Cirad, l'INRA et l'INRIA, travaillent conjointement sur ce projet. Dans un premier temps, le modèle a eu pour but de synthétiser les connaissances acquises et de

déterminer les facteurs qui influencent le plus le fonctionnement de l'arbre. A terme, le modèle a pour but de réaliser des prototypages assistés par modèle afin de tester informatiquement différents itinéraires techniques. Les prototypes les plus pertinents pourront alors être testés expérimentalement au champ.

Le développement et la croissance du manguier sont très difficiles à prédire car son fonctionnement est erratique. Malgré des conditions environnementales (sol, température, pratiques culturales,…) identiques, des asynchronismes subsistent par exemple, au sein et entre les arbres. Du fait de la compréhension partielle des rythmes endogènes du manguier, le modèle architectural développé est un modèle stochastique, basé sur des lois de probabilité.

Il y a une grande diversité génétique chez le manguier, du fait du grand nombre de zones tropicales et subtropicales où il a été introduit (Nordey, 2014). Or, le comportement du manguier dépend beaucoup de sa variété. Pour l'instant le modèle a été calibré sur la variété Cogshall pour laquelle beaucoup de données étaient disponibles. A terme différentes variétés seront considérées.

2) *Présentation du modèle*

Le modèle est divisé en trois sous-modèles (Figure 16) :

- le **modèle de développement de l'architecture**. Il permet de caractériser la temporalité d'apparition de nouveaux éléments (UC, inflorescence ou fruit) sur l'arbre. Le modèle simule tout d'abord la croissance végétative, décomposée en trois processus élémentaires :

i) le débourrement ou non de l'UC (est-ce que l'UC donne au moins une UC fille ?),
ii) si l'UC débourre, le nombre d'UCs filles qu'elle porte,
iii) la date de débourrement de ses UCs filles (identique pour chaque UC sœur)

Dans le cas où l'UC n'a pas débourré, l'UC est en position terminale et la floraison est simulée selon les trois mêmes processus élémentaires: l'occurrence de floraison, le nombre d'inflorescences par UC et la date de floraison. L'occurrence de fructification pour les UCs florifères et le nombre de fruits pour les UCs fructifères sont ensuite simulés.

Dambreville et al. (2013a) ont montré l'importance des facteurs architecturaux et temporels sur la croissance végétative et la reproduction. La position (apicale ou latérale) et la date de débourrement de l'UC ainsi que la position et la nature (végétative, florifère ou fructifère) de l'UC ancêtre ont été considérées afin de simuler la croissance végétative, et la reproduction. Dans le cas où l'UC terminale est confondue avec l'UC ancêtre (entre deux cycles), la position, la date de débourrement et la nature de l'UC terminale est considérée. Des GLMs (modèles linéaires généralisés) ont été construits et estimés sur des données de développement d'architecture de manguier afin de déterminer les différentes lois de probabilité du modèle.

- le **modèle de développement et de croissance** des UCs et des inflorescences

<u>La morphologie des unités de croissance et des inflorescences</u> :

L'unité de croissance : La morphologie de l'UC est déterminée à partir de la longueur de l'axe, du nombre de feuilles et de la longueur individuelle des feuilles. Ces trois paramètres dépendent de la position de l'UC. Le nombre de feuilles et la longueur individuelle des feuilles sont déduits de la longueur de l'axe.

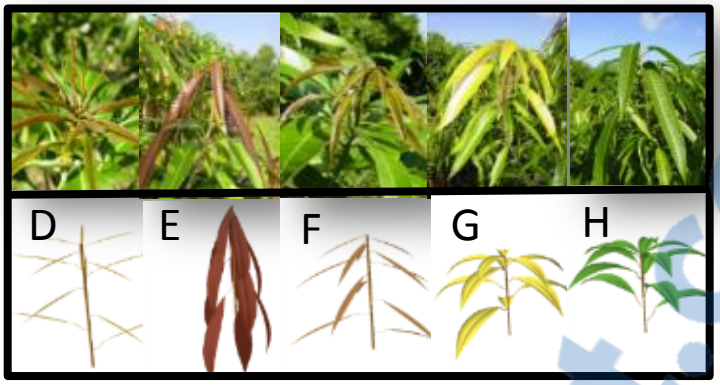


Figure 12: Différents stades phénologiques (D à H) d'une unité de croissance réelle et simulée (©F. Boudon)

L'inflorescence: Elle est caractérisée par la longueur principale de l'axe, tirée dans une loi Gaussienne, et la longueur des axes secondaires qui est corrélée à la longueur de l'axe principal.

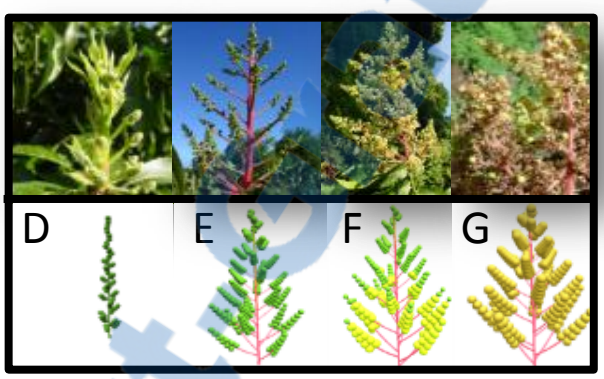


Figure 13: Différents stades phénologiques (D à G) d'une inflorescence réelle et simulée (©F. Boudon)

La croissance et le développement des UCs et des inflorescences du manguier sont très fortement impactés par la température (Dambreville et al., 2013b). C'est pourquoi le modèle est basé sur le temps-thermique (en degré-jours). Le temps-thermique correspond à une somme de degrés au-dessus d'une température de base accumulés chaque jour par l'entité (UC ou inflorescence). Le changement d'un stade phénologique à un autre correspondant au développement de l'entité (Figure 12, Figure 13), dépend de la somme de degré-jours accumulés par l'entité. La simulation des différents stades phénologiques est importante afin de coupler à terme le modèle avec un modèle de ravageurs. La cécidomyie des fleurs notamment s'attaque aux premiers stades phénologiques des inflorescences, qui correspondent à des stades sensibles. Les larves pénètrent dans les inflorescences, ce qui entraîne leur destruction par dessèchement. A partir de la pleine floraison, les attaques sont sans conséquence sur la production (Amouroux et al., 2009). Le but serait de déterminer les pratiques culturales optimales pour que les stades sensibles (B et E) des inflorescences ne coïncident pas avec le cycle du ravageur.
La croissance de l'entité, définie comme l'augmentation de volume et de poids de l'organe, est modélisée par une sigmoïde, dépendant du temps thermique (Dambreville et al., 2013b).

- le **modèle de croissance et d'élaboration de la qualité du fruit**. C'est un modèle basé sur une approche écophysiologique, qui simule des bilans hydrique et carboné.

Le bilan carboné est inspiré du modèle de Lescourret et al. (1998) sur pêcher et est adapté aux branches fruitières du manguier par Léchaudel et al. (2005). La matière sèche du fruit (sucre , acides et minéraux) est simulée en étudiant les relations sources-puits à l'échelle de la branche fruitière. Les assimilats issus de la photosynthèse des feuilles et les réserves disponibles dans les feuilles et les tiges forment un pool de carbone qui sera utilisé prioritairement pour la respiration d'entretien afin d'assurer l'entretien des structures végétales (renouvellement des protéines, maintien des gradients ioniques…) puis pour la respiration de croissance. Le surplus sera stocké dans les tiges et les feuilles (Figure 14).
Le bilan hydrique est à l'échelle du fruit. Il permet de déterminer la croissance en matière fraîche du fruit (Léchaudel et al., 2007). Les variations de la masse d'eau sont déterminées par la différence entre les entrées (= eau apportée par le phloème) et les sorties (= transpiration) d'eau.
Les paramètres d'entrée du modèle sont : i) le rapport feuilles/fruits, ii) la date de pleine floraison et iii) l'environnement lumineux. Le rapport feuilles/fruits et la date de pleine floraison sont déterminés par les modèles de développement architectural et de développement des UCs. Pour l'instant, l'environnement lumineux est choisi aléatoirement. Un modèle de simulation de l'interception de la lumière par la plante est en train d'être couplé au modèle de croissance et de développement du manguier afin de déterminer la quantité réelle de lumière reçue par les branches fruitières.
Le modèle permet ainsi de déterminer la dynamique de masses sèche et fraîche des fruits, la distribution des différents traits de qualité des fruits (sucres, acides,…), la distribution du poids individuel des fruits ainsi que la date de récolte.

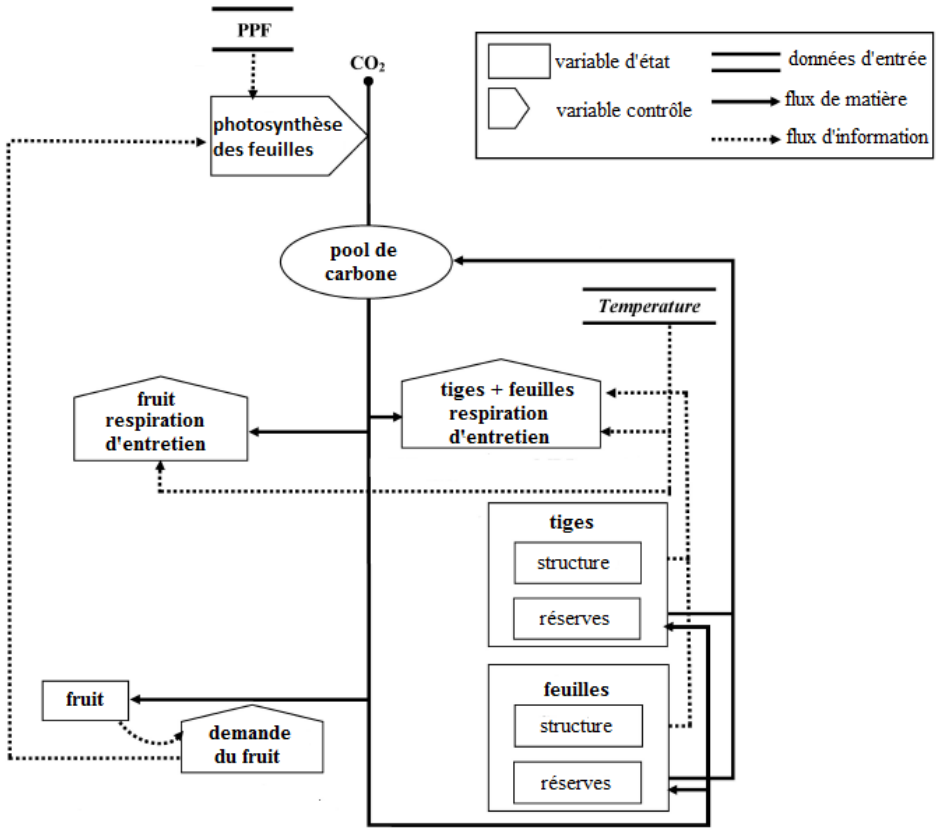


Figure 14: représentation schématique du modèle du bilan carboné (Léchaudel et al., 2005)

Les différents sous-modèles ont des caractéristiques différentes (Tableau 1). Le modèle de développement de l'architecture et le modèle de développement et de croissance des UCs et des inflorescences sont des modèles stochastiques, basés sur des lois de probabilité dépendant de facteurs architecturaux et temporels. Ils ont été réalisés grâce au module L-Py (Boudon et al., 2012) de la plateforme OpenAlea (Pradal et al., 2008) utilisant les formalismes des L-systems et le langage de programmation Python. Le modèle de croissance et d'élaboration de la qualité du fruit est un modèle écophysiologique simulant des bilans hydrique et carboné, écrits avec le logiciel R.

Le couplage de ces différents sous-modèles nécessite :

1) une communication entre L-Py et R, qui est permise grâce au module RPy2 (https://rpy2.readthedocs.io/en/version_2.8.x/introduction.html).

2) la gestion des différentes échelles spatio-temporelles des modèles (de l'organe à l'arbre entier et de l'heure au mois) grâce à des graphes multi-échelles, appelés MTG (Godin et Caraglio, 1998). Ils permettent de décrire les différents éléments de la plante à plusieurs niveaux imbriqués reliés entre eux par des relations topologiques (exemple - échelle 1 : nombre de branches sur l'arbre, échelle 2 : nombre d'UCs par branches, échelle 3 : nombre de feuilles et d'entrenœuds par UC,…)

3) un modèle de fructification, afin de coupler le modèle architectural avec le modèle fruit et localiser les UCs florifères qui donneront des fruits

Le modèle débute la première année de production. L'architecture initiale de l'arbre a été déterminée à l'aide d'un MTG à partir de manguiers existants. A partir des unités de croissance terminales, caractérisées par des traits d'intérêts structurels et temporels, la croissance végétative et la reproduction sont simulées (Figure 16). Les sorties d'un sous-modèle sont utilisées comme entrées d'un autre sous-modèle. Le modèle global se déroule sur plusieurs cycles de production, l'année n-1 influençant l'année n.

Tableau 1: caractéristiques principales des sous-modèles

modèle	**développement et phénologie**	**développement et croissance**	**croissance et élaboration de la qualité du fruit**
échelle	organe en débourrement	organe en développement	branche fruitière/fruit
pas de temps	mois	temps thermique	jour/heure
type de modèle	stochastique	stochastique	écophysiologique
logiciel utilisé pour sa conception	L-Py	L-Py	R

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Figure 15 : modèle global : simulation de la croissance et du développement du manguier de la croissance végétative à la récolte. ©F Boudon

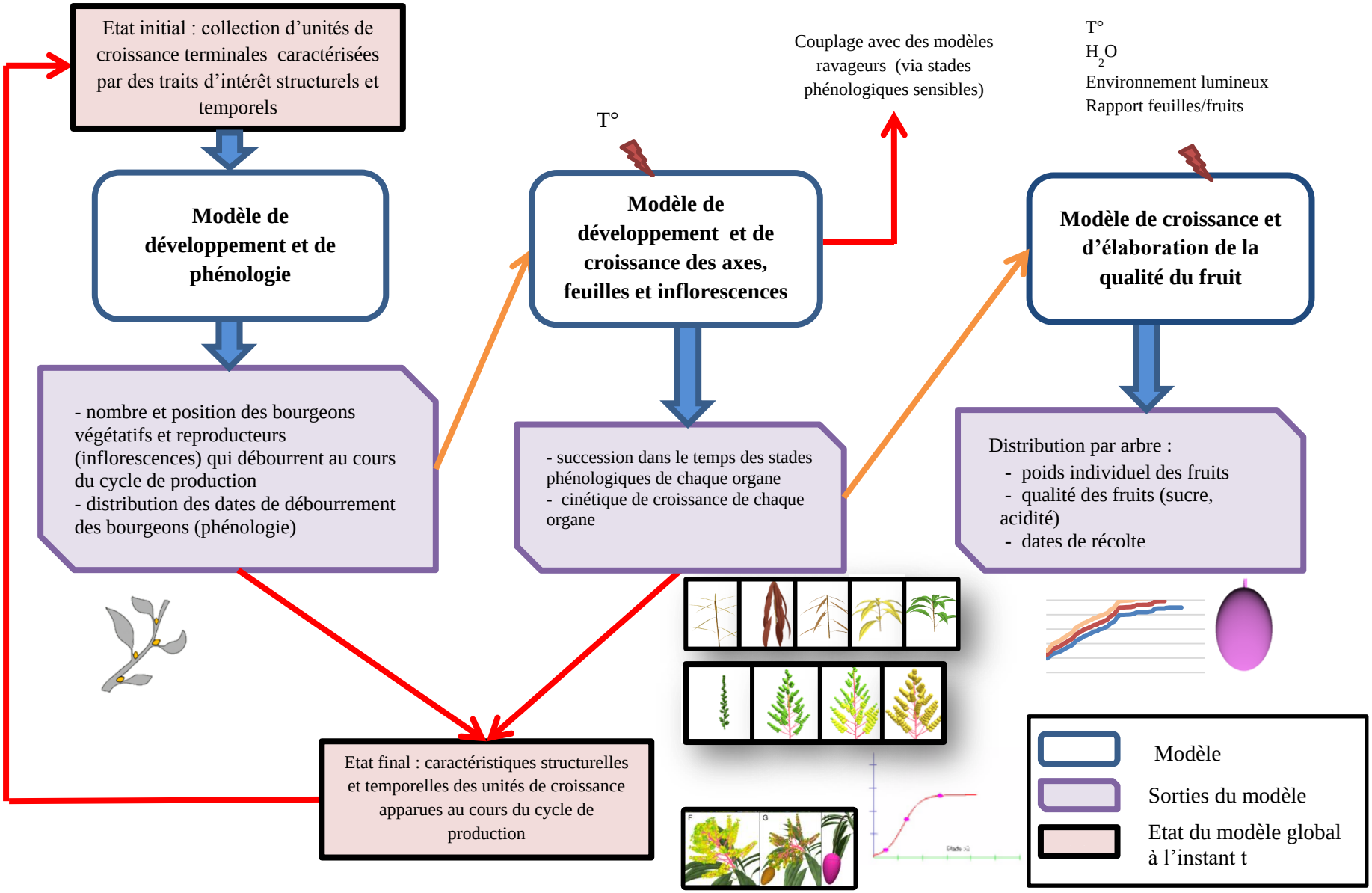


Figure 16:présentation du modèle de croissance et de développement du manguier

IV. Problématique, hypothèses et objectifs spécifiques de la thèse

Les effets de la taille sur le rendement sont variables et les bénéfices sont parfois de courte durée (Menzel et Le Lagadec, 2017). Chez le manguier, des études ont montré que la taille augmente les rendements (Yeshitela et al., 2005), diminue les rendements (Asrey et al., 2013; Uddin et al., 2014) ou n'a pas d'effet sur les rendements (Oosthuyse, 1997b; Reddy et Kurian, 2011). Pourtant, avec le développement des vergers à moyenne et haute densité, la taille devient une partie intégrante de la conduite des arbres. Une meilleure compréhension de la réaction des manguiers à la taille est donc indispensable afin d'optimiser le potentiel des arbres.

Le manguier présente de fortes interactions entre la croissance végétative et la reproduction. Plusieurs études ont notamment montré l'importance des facteurs architecturaux sur la reproduction (Normand et al., 2009a; Dambreville et al., 2013a). La taille affecte certaines caractéristiques architecturales sur les nouveaux axes (position, âge, morphologie,…) par rapport à celles d'axes non taillés, ce qui pourrait avoir un effet sur la floraison et la fructification de ces axes. Il est donc important d'étudier les effets de la taille sur la croissance végétative pour mieux comprendre ses effets sur le rendement.

La taille stimule la croissance végétative. Localement, la perte de la dominance apicale suite à la taille favorise le débourrement d'axes latéraux. Cependant, nous pouvons nous demander si la croissance végétative n'est pas aussi stimulée à distance des points de coupe, comme cela a été observé chez le pommier (Fumey et al., 2011).

La perte de surface foliaire suite à la taille peut être compensée par différents mécanismes: augmenter l'occurrence de débourrement, l'intensité de débourrement (ou le nombre d'axes qui se développent sur un axe) ou augmenter la surface foliaire par axe. la dynamique des nouveaux axes peut également être affectée.

Les axes qui se développent au niveau des points de coupe proviennent de bourgeons latents dont l'âge et la localisation dans la canopée diffèrent de ceux issus de la croissance séquentielle. Nous pouvons donc nous demander si la reproduction de ces deux types d'axes est similaire.

Enfin, l'effet de la taille sur le manguier doit être intégré dans le modèle structure-fonction existant. Dans ce modèle, la croissance végétative et la reproduction dépendent des caractéristiques architecturales des UCs. Elles sont décomposées en plusieurs processus élémentaires : i) le débourrement ou non de bourgeons de l'UC mère, ii) le nombre d'UCs filles (d'inflorescences) qui se développent par UC mère, et iii) la date de débourrement des UCs filles (des inflorescences). L'intégration de la taille dans le modèle doit donc se faire selon les mêmes processus.

Le cultivar Cogshall a été choisi comme sujet d'étude car il est largement cultivé à La Réunion, il présente de nombreux avantages agronomiques, et est de type floridien, le plus cultivé dans le monde. De plus, le modèle manguier qui a été développé est paramétré pour ce cultivar.

Sur la base des problématiques et hypothèses exposées, les objectifs spécifiques de ma thèse sont :

- Réponse structurelle et temporelle du manguier à la taille, en termes de croissance végétative. Cette réponse sera étudiée à l'échelle de l'UC, au niveau du point de taille (effet local) et au niveau d'UCs non taillées (effet distant).

- Effets de la taille sur la reproduction, qui seront caractérisés d'un point de vue structurel et temporel à l'échelle de l'UC et à l'échelle de l'arbre.

- Intégration de la réponse végétative du manguier à la taille dans le FSPM manguier.

Partie II. Matériels et méthodes

A. Dispositif expérimental

1) Matériel végétal

Les expérimentations ont été menées en 2016 et 2017 sur la station du Cirad de Bassin Plat à Saint-Pierre de La Réunion (21°19'S, 55°29'E, altitude : 125 m). La parcelle expérimentale, appelée MA05, est composée de 153 arbres du cultivar Cogshall greffés sur le porte-greffe 'Maison Rouge'. Celui-ci possède des racines pivotantes assurant un bon ancrage de l'arbre et une meilleure résistance à la sécheresse et aux vents cycloniques (Photo 11). Les arbres ont été plantés en 2004 avec un espacement de 6m entre les rangs et de 5m sur les rangs, ce qui correspond à une densité de plantation typique à la Réunion. Leur première production a eu lieu en 2007.

Photo 11: parcelle expérimentale (MA05) de la station du Cirad de Bassin Plat, à Saint-Pierre

Les arbres ne sont pas fertilisés, du fait de la bonne qualité et de la profondeur du sol, et afin de ne pas perturber la croissance végétative durant l'expérimentation. L'évolution de la pluviométrie et la température au cours des expérimentations est présentée en Figure 20. Les arbres sont irrigués par goutte à goutte de septembre à février. La diminution des pluies et des températures en avril-mai favorise l'arrêt de la croissance végétative et permet le repos végétatif des UCs nécessaire à la floraison. La dernière taille des arbres a eu lieu en 2014 afin d'éviter un potentiel effet à long terme de celle-ci. Les rendements qui ont précédé la première année d'expérimentation, pendant le cycle de production 2015-2016, étaient très faibles (2.2±3.8 fruits/arbre) alors qu'ils étaient plus élevés durant le cycle de production 2016-2017 (69.6±84.8 fruits/arbre), avant la seconde année d'expérimentation.

2) Facteurs considérés

La taille a été caractérisée par deux facteurs, l'intensité et la sévérité de taille. La sévérité de taille a été définie à l'échelle de l'axe comme la profondeur de taille le long de l'axe. Du fait de la croissance rythmique des manguiers et parce que les bourgeons latéraux aux points de coupe d'un même niveau de sévérité ont le même âge, l'unité de mesure utilisée a été le nombre d'étages d'UCs retirés à partie de l'UC terminale plutôt que la longueur métrique d'axe retirée comme réalisé dans différentes études (Asrey et al., 2013; Uddin et al., 2014;

Reddy et Kurian, 2015). Trois modalités de sévérité de taille ont été appliquées (Figure 17) : n1, qui correspond à un étage de croissance retirée, n2 (2 étages de croissance retirés) et n3 (3 étages de croissance retirés).

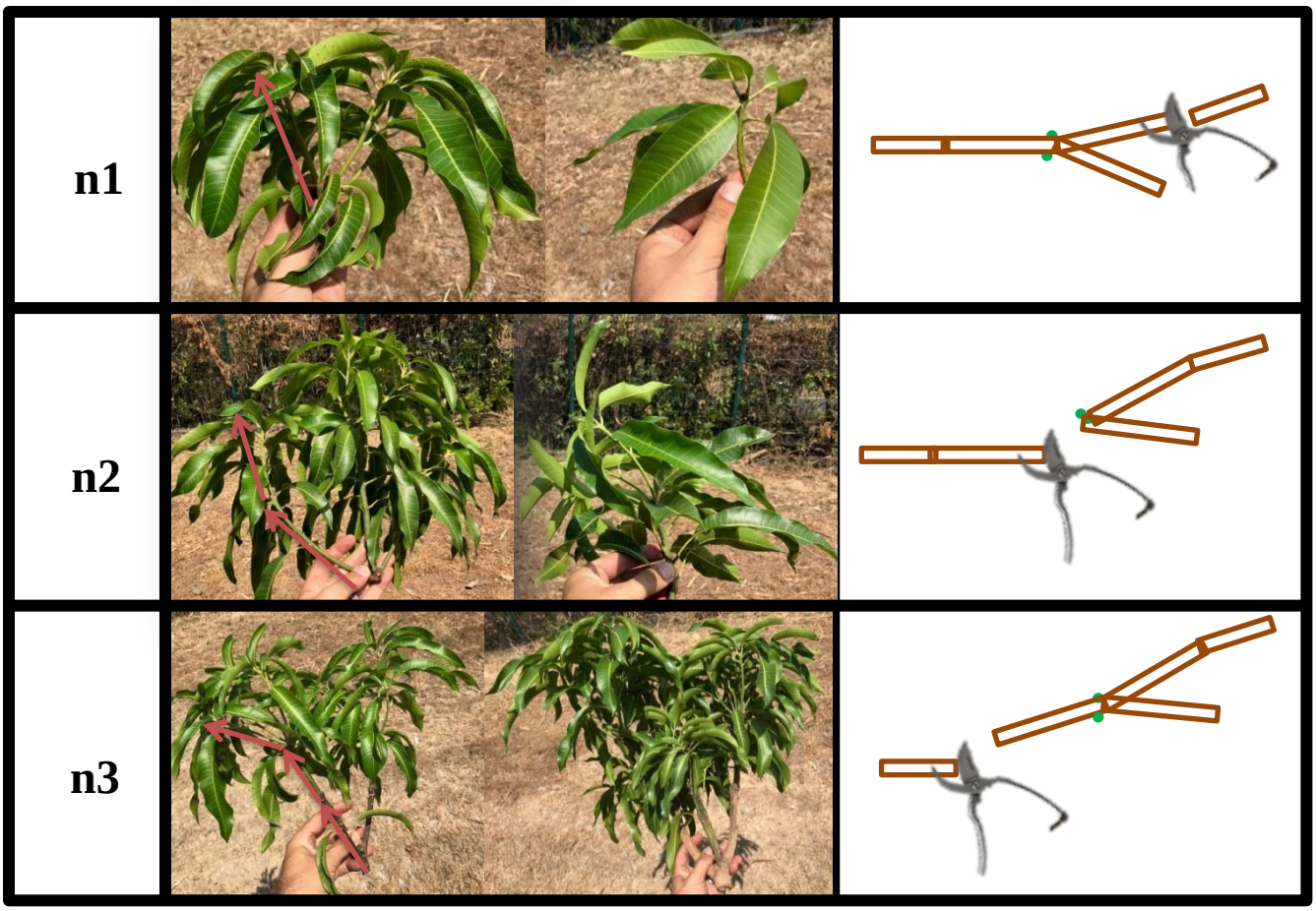


Figure 17: Rameaux retirés pour chaque sévérité de taille n1, n2 et n3

Les axes à tailler ont été choisis en sélectionnant aléatoirement des UCs terminales puis en descendant le long de l'axe jusqu'à l'étage de croissance souhaité. Lorsque l'UC à tailler avait une seule fille en position apicale, la taille a été réalisée à la jonction entre les deux UCs, au niveau de la cicatrice. Lorsque l'UC à tailler avait une ou plusieurs UCs filles, la taille a été réalisée au niveau de l'UC la plus basse (Figure 18).

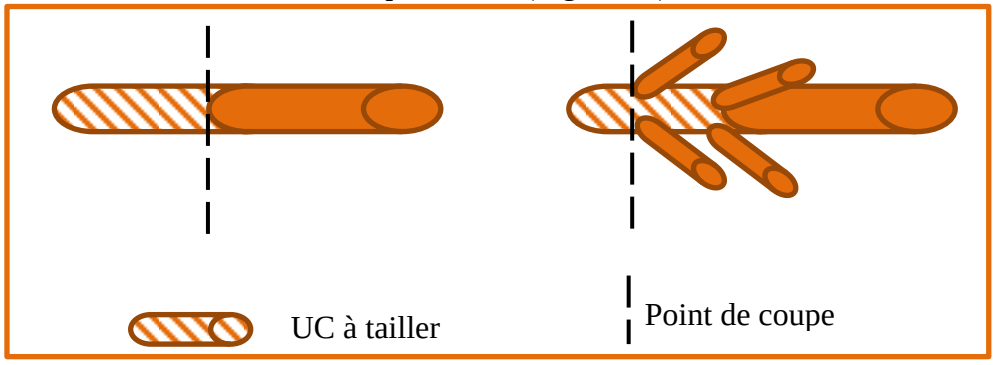


Figure 18: Différents cas de taille réalisés

L'intensité de taille a été définie à l'échelle de l'arbre, comme la quantité de biomasse retirée (feuilles et bois) par volume de canopée. Quatre modalités d'intensité de taille ont été appliquées (Photo 13):

- les arbres témoins non taillés, appelés C,
- les arbres faiblement taillés appelés LP,
- les arbres modérément appelés MP
- les arbres intensément taillés, appelés HP.

3) Protocole de mise en place

Avant la taille, le volume (V, m^3) du cube dans lequel est inscrite la canopée de chaque arbre (Figure 19) a été calculé par l'équation :

$$V = (H_A - H_J) . L_R . L_I \text{ [eq. 1]}$$

où H_A : hauteur de l'arbre (m), H_J : la hauteur de la base de la canopée (m), L_R : la largeur sur le rang (m) et L_I : la largeur sur l'inter-rang (m).

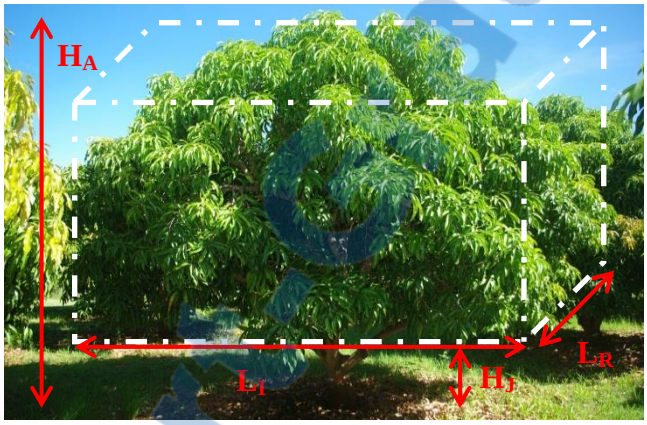


Figure 19:Elements pour le calcul du volume de la canopée d'un arbre

Dans un premier temps, 60 axes ont été retirés pour les arbres LP, 120 axes pour les arbres MP et 180 axes pour les arbres HP. Dans chaque arbre, le même nombre d'axes a été taillé par modalité n1, n2 et n3 de sévérité de taille. Par exemple, 20 axes taillés par modalité de sévérité de taille pour l'intensité LP, et 60 axes pour l'intensité HP. Les axes taillés ont été répartis de façon homogène dans la canopée.

Tableau 2: Nombre de coupes minimal et maximal réalisé par modalité de sévérité de taille en fonction de l'intensité de taille de l'arbre (LP : faiblement taillé, MP : modérément taillé, HP : intensément taille)

intensité de taille	LP	MP	HP
nombre de coupes	20-34	40-48	70-96

La biomasse retirée sur chaque arbre a été récupérée et pesée. Pour prendre en compte la différence de volume entre les arbres, des axes supplémentaires ont été taillés sur certains arbres afin d'atteindre 0.14±0.02 kg de biomasse fraîche retirée par m^3 de canopée pour les arbres LP, 0.30±0.06 kg de biomasse retirée par m^3 de canopée pour les arbres MP et 0.51±0.05 kg de biomasse retirée par m^3 de canopée pour les arbres HP. Du fait de résultats

similaires obtenus en 2016 sur la croissance végétative et la floraison entre les arbres LP et MP, la modalité MP n'a pas été répétée lors de l'expérimentation de 2017.

Chaque modalité d'intensité de taille a été répétée sur 4 arbres, soit un total de 16 arbres en 2016 et de 12 arbres en 2017, répartis de façon aléatoire dans le verger. Des arbres différents ont été taillés chaque année afin d'éviter un potentiel effet de la taille de l'année précédente. La taille a été réalisée à la fin de la récolte, le 14 janvier 2016 et le 1er février 2017.

B. Collecte des données

Après la taille, la croissance végétative, la floraison et la fructification ont été suivies à l'échelle de l'UC sur chaque arbre. Lors de la croissance végétative, deux types ont été suivis : les UCs taillées, afin d'étudier les effets locaux de la taille, et les UCs non taillées, afin d'étudier les effets distants. Les UCs qui se sont développées après la taille sur ces UCs taillées et non taillées ont ensuite été suivies pendant la floraison et la fructification. La floraison et la fructification ont également été estimées à l'échelle de l'arbre.

Suivi de la croissance végétative

Pour chaque arbre, la croissance végétative a été suivie sur 30 UCs taillées échantillonnées au moment de la taille, 10 par modalité de sévérité de taille (exceptés sur les arbres non taillés) afin de déterminer les effets locaux de la taille. Le diamètre de chaque UC a été mesuré au point de coupe et la biomasse retirée a été pesée. La surface foliaire (SF, dm²) retirée localement en taillant a été estimée à partir de la section de l'UC au point de coupe (x, mm²), considérée comme un disque et calculée à partir du diamètre, à l'aide d'une relation allométrique paramétrée pour le cultivar Cogshall (Normand et Lauri, 2012) :

$SF = e^{1.093\ln x - 2.146}$ [eq.2]

Pour chaque arbre, la croissance végétative a également été suivie sur 30 UCs non taillées échantillonnées au moment de la taille, afin de déterminer les effets distants de la taille. Etant donné que la position de l'UC affecte sa morphologie et sa croissance végétative (Normand et al., 2009a ; Dambreville et al., 2013a), ces 30 UCs ont été réparties en 15 UCs apicales et 15 UCs latérales par arbre. Leur diamètre à la base a été mesuré.

Afin de déterminer si la présence d'UCs taillées à proximité affecte la croissance végétative des UCs non taillées, le nombre d'UCs taillées au voisinage de chaque UC non taillée a été relevé en 2017, ainsi que la distance entre l'UCs taillées la plus proche et l'UC non taillée. Cette distance a été mesurée en nombre d'UCs le long des axes joignant les deux UCs. Une UC taillée est considérée comme proche d'une UC non taillée si la distance entre elles est inférieure ou égale à 12 UCs. Ce seuil de 12 UCs a été choisi afin d'avoir un nombre suffisant d'UCs non taillées sur les arbres T1 et T3 avec au moins une UC taillée à proximité, et de représenter une gamme suffisamment large de nombre d'UCs taillées à proximité (Annexe 2). Ce seuil a également été choisi afin que la distance ne soit pas trop importante, pour suggérer un possible effet des UCs taillées sur la croissance végétative des UCs non taillées (Annexe 3).

Sur les UCs taillées et non taillées, la date de débourrement de chaque UC fille a été relevée par un passage hebdomadaire dans le verger pendant la période de croissance

végétative, de la date de taille jusqu'au mois de juin. La date de débourrement correspond à la date à laquelle le bourgeon s'ouvre, avec l'axe de l'UC fille pas encore apparent et un début d'écartement des feuilles (stades phénologique végétatif C ; Dambreville et al., 2015 ; Photo 12). Ce stade est facilement reconnaissable et a l'avantage de durer un seul jour, ce qui permet de déterminer de façon précise la date de débourrement. Le nombre d'UCs filles par UC taillée et non taillée a été calculé à partir de ces données. La longueur de l'axe, le nombre de feuilles, la longueur (L, cm) et la largeur maximale (l_{max},cm) de la feuille médiane ont été relevés pour chaque UC fille à la fin de la croissance végétative. La surface de chaque feuille médiane (sf, dm²) a été estimée selon la relation suivante (Dambreville et al., 2013b) :

Photo 12: stade C du développement d'une unité de croissance

$sf = 0.0074\ L\ l_{max}$ [eq.3]

La surface foliaire de chaque UC fille a été estimée comme étant le produit du nombre de feuilles et de la surface de la feuille médiane. La surface foliaire totale produite par une UC taillée ou non taillée correspond à la somme des surfaces foliaires de chaque UC fille.

Suivi de la floraison et la fructification

A l'échelle de l'UC, la floraison et la fructification ont été suivies

- sur les UCs filles qui se sont développées après la taille à partir des UCs taillées et non taillées identifiées au moment de la taille,
- sur ces UCs taillées et non taillées qui n'ont pas donné d'UCs filles et qui sont en position terminale et susceptibles de fleurir.

En parallèle, 60 UCs terminales, réparties de façon homogène dans la canopée, ont été échantillonnées sur chaque arbre à la fin de la période de croissance végétative et avant le début de la floraison afin d'estimer la floraison et la fructification moyennes à l'échelle de l'arbre. Ces données permettent également de déterminer la proportion d'UCs terminales issues des UCs taillées sur l'arbre et de la relier à l'intensité de taille.

Chaque semaine, un passage dans le verger a été réalisé pendant la période de floraison qui s'étend de juillet à octobre, afin de relever la date de floraison des UCs suivies. La date de floraison correspond à l'ouverture du bourgeon, lorsque les écailles basales des bourgeons commencent à tomber et que les bractées de l'inflorescence sont bien visibles (Stade phénologique reproducteur C ; Dambreville et al., 2015 ; Photo 13). Ce stade a été choisi car il ne dure qu'un seul jour. La marge d'erreur dans la détermination de cette date de floraison est donc faible par rapport à celle de la date de pleine floraison, stade qui dure 10 à 15 jours sur une inflorescence. Le nombre d'inflorescences a été calculé à partir de ces relevés.

Photo 13: stade C du développement d'une inflorescence (ouverture du bourgeon). Photo : F. Normand

La présence et le nombre de fruits portés par les UCs suivies ont été relevés juste avant le début de la récolte. Chaque fruit a été identifié afin de connaitre ensuite sa date de récolte et son poids individuel.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

De décembre à mars, tous les fruits de chaque arbre suivi ont été récoltés au stade « point jaune », qui est le stade de récolte optimal pour la commercialisation de la variété Cogshall et qui se reconnaît par l'apparition de la couleur jaune au niveau de l'apex du fruit (Léchaudel et Joas, 2006; Vincenot et Normand, 2009).

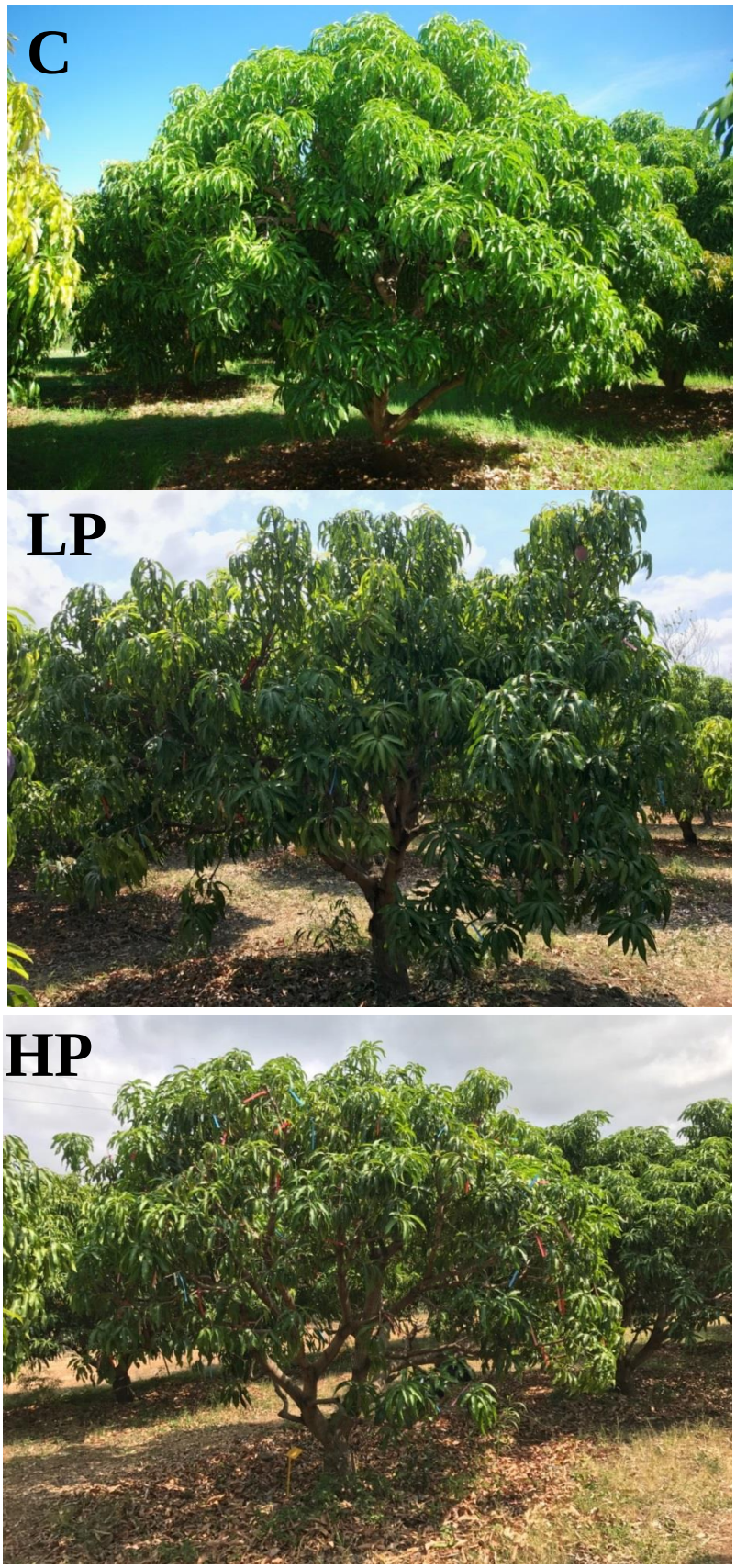


Photo 14 : Exemples de différents arbres suite à la taille. C: arbre non taillé, LP: arbre faiblement taillé, HP : arbre intensément taillé. Photos : F. Boudon et S. Persello

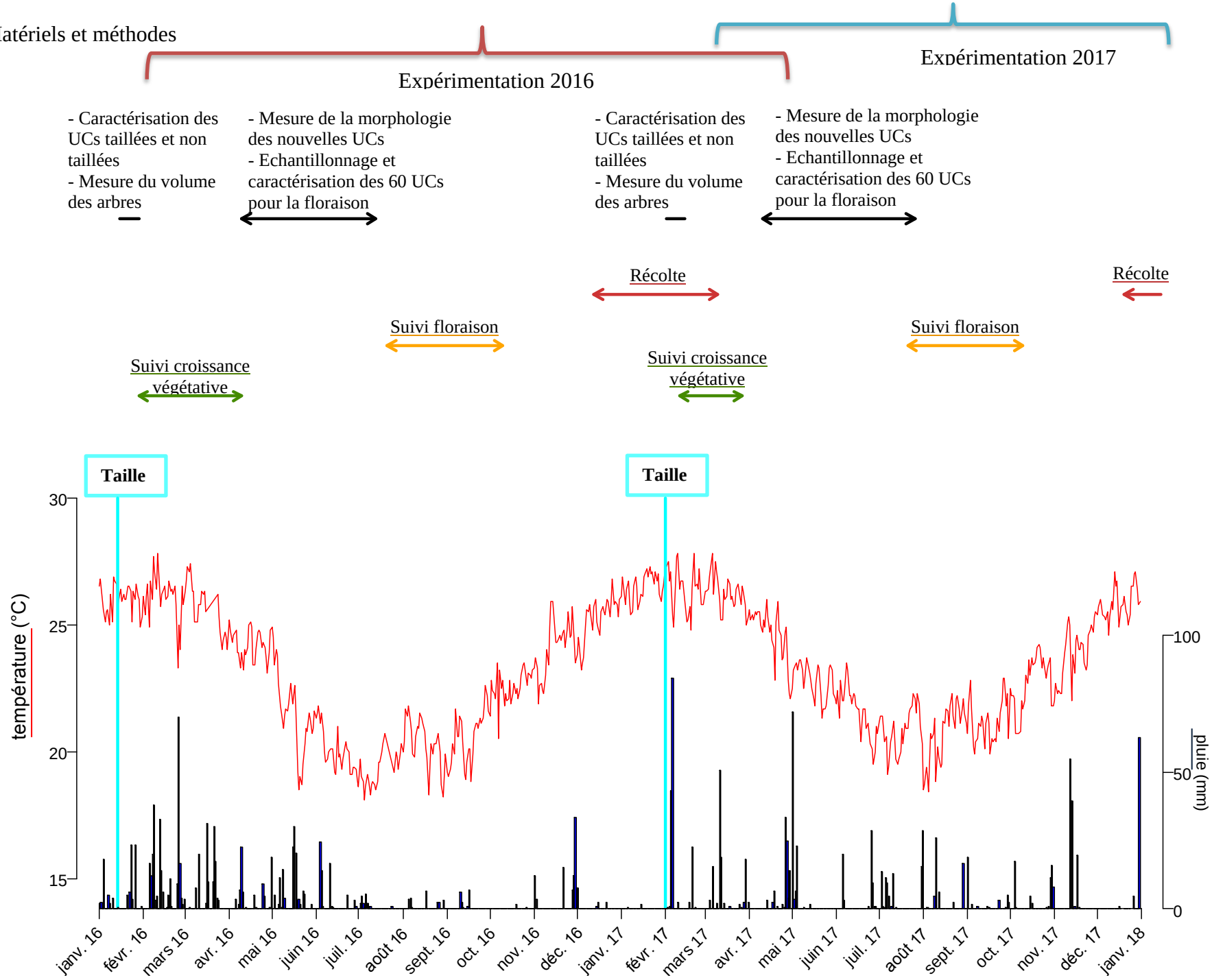


Figure 20 : présentation des différentes étapes des expérimentations et évolution de la température moyenne et de la pluviométrie journalières

Partie III. Résultats

I. Effets de la taille sur la croissance végétative

Ce chapitre correspond à la première version proposée à European Journal of Agronomy. L'article a depuis été accepté après révisions mineures. La référence de l'article sous sa forme définitive est :
Persello, S., Grechi, I., Boudon, F., Normand, F. (2019). **Nature Abhors a Vacuum: Deciphering the Vegetative Reaction of the Mango Tree to Pruning**. Eur. J. Agron. 104, 85-96.

Le chapitre présente les effets de la taille sur la croissance végétative des manguiers. L'étude a été réalisée deux années consécutives sur des arbres non taillés, faiblement taillés et intensément taillés. Une étude préliminaire a été présentée lors du XII International Mango Symposium qui a eu lieu en Chine en 2017. Elle présente uniquement les résultats de la première année d'étude. Seuls les effets de l'intensité et de la sévérité de taille sur la croissance végétative ont été étudiés sur des arbres non taillés, faiblement taillés et intensément taillés mais également modérément taillés. Nous n'avons pas intégré l'étude de cette dernière modalité dans ce chapitre car elle n'a été réalisée que la première année. Les travaux présentés lors du symposium ont donné lieu à un article disponible en Annexe 4. Dans cet article, les arbres non taillés, faiblement taillés, modérément taillés et intensément taillés sont respectivement appelés T0, T1, T2 et T3.

Nature Abhors a Vacuum: Deciphering the Vegetative Reaction of the Mango Tree to Pruning

Séverine Persello[1,3], Isabelle Grechi[1,3], Frédéric Boudon[2,3], Frédéric Normand[1,3*]

[1] *CIRAD, UPR HortSys, F-97455 Saint-Pierre, La Réunion, France;*
[2] *CIRAD, M2P2, UMR AGAP, F-34095 Montpellier, France;*
[3] *Univ. Montpellier, Montpellier, France*

*** Corresponding author:** frederic.normand@cirad.fr
Cirad Persyst, UPR HortSys, BP 180, 97455 Saint-Pierre cedex, Ile de la Réunion, France

Keywords: growth unit, leaf area, *Mangifera indica*, pruning intensity, pruning severity, shoot:root balance, vegetative growth

Abstract:
Pruning is an important horticultural practice that generally promotes vegetative growth. However, the precise characterization of vegetative growth after pruning and of the factors affecting it are little known. We hypothesized that the main drivers of this response to pruning were the recovery of the balance between above- and below-ground biomass at the tree scale, and the recovery of the leaf area removed on pruned axes at the local scale. On the basis of these hypotheses, it is expected that the larger the biomass removed is, the greater and earlier vegetative growth will be. The objective of this study was to test these hypotheses on a tropical evergreen species, the mango tree. Pruning was characterized by two factors: pruning intensity, defined at the tree scale as the amount of fresh biomass removed per unit volume of canopy, and pruning severity, defined at the axis scale as the depth of pruning along the axis. Vegetative growth after pruning was broken down into structural and temporal variables, and the effects of pruning were evaluated on the basis of these variables at a local scale on pruned axes and at a distant scale on unpruned axes. The responses of the mango tree to pruning in terms of structure (burst rate, vegetative growth intensity, leaf area produced) and dynamics were local on the pruned axes and distant on unpruned axes. They were affected by factors at the tree scale (pruning intensity, previous fruit load) and at the axis scale (pruning severity, axis diameter, proximity to pruned axes). The expected structural and temporal consequences of the hypotheses are confirmed. The effects of the factors studied on the mango tree response at the axis and at the tree scales are discussed, and physiological mechanisms underlying responses to pruning are proposed.

1. Introduction

Pruning is an important horticultural practice whose purpose is to control the size of fruit trees, to improve the distribution of light within the canopy and the orchard, and to make cultivation practices and harvest easier (Oosthuyse, 1994). Depending on the studies, yield can be higher (Avilán et al. 2003; Bhagawati et al., 2015; Reddy and Kurian 2011), similar (Albarracín et al., 2017; Oosthuyse, 1994) or lower (Oosthuyse, 1997) on pruned trees than on unpruned trees. The three cases can be reported for a single species such as the mango tree (Menzel and Le Lagadec, 2017). Even though pruning has often been studied, the reasons for these contrasted effects of pruning on yield are not well understood. This could be because the studies carried out were from an agronomic perspective (effect of pruning on yield), rather than from the perspective of understanding this effect.

From a structural point of view, the effects of pruning on yield are probably indirect. Pruning leads to numerous modifications that could be a benefit (improvement of light interception) or a disadvantage (reduction of the number of potential flowering sites, loss of leaf area, loss of wood containing carbohydrate reserves) for yield. Numerous studies have shown that pruning stimulates vegetative growth (Fumey et al., 2011; Oosthuyse, 1994). These observations are consistent with the hypothesis of a balance between above- and below-ground biomass (Jonkers, 1962; Niklas, 2005). Pruning leads to a loss of above-ground biomass, and trees tend to recover this balance by producing new axes. This vegetative growth can then affect the ensuing flowering and fruiting since it has been shown in several species that morphological, structural and temporal characteristics of vegetative growth can affect subsequent flowering and fruiting (Capelli et al., 2016; Dambreville et al., 2013a; Gaaliche et al., 2011; Lauri and Trottier, 2004; Normand et al., 2009). Vegetative growth in response to pruning thus appears to be a key issue to better understand the variable effects of pruning on yield.

According to the above, the structural (how much and where?) and temporal (when?) characteristics of vegetative growth must be considered. These two characteristics are closely linked in the hypothesized response to pruning. If we assume that the main driver of vegetative growth after pruning is the recovery of the tree balance between below- and above-ground biomass, and that the period for vegetative growth is limited, for example, by favorable environmental conditions, then major pruning probably leads to vegetative growth at numerous buds and with rapid bud burst after pruning in order to have more time for vegetative growth. We also assume that the removal of biomass at the branch scale creates a local imbalance and that the local reaction at the pruning point follows the same rules as at the tree scale. On the basis of these hypotheses at the tree and at the local scales, we can expect that the greater the biomass removed is, the more considerable and earlier the local vegetative growth will be, and that vegetative growth will be greater and earlier on unpruned axes when pruning is considerable. The spatial (local *vs.* distant reaction) and temporal dimensions are important points for deciphering how a tree canopy reacts to pruning.

The objective of our study was to test these hypotheses on the mango tree (*Mangifera indica*). This fruit crop is very popular in tropical and subtropical areas where it is of economic and nutritional importance (Mukherjee and Litz, 2009). It rates fifth in terms of worldwide fruit production (Gerbaud, 2015). Contrary to deciduous fruit trees like the apple

tree or the peach tree for which the main pruning occurs in winter and concerns wood only, the mango tree is an evergreen tree and pruning therefore leads to removal of both wood and leaves. Another major difference with temperate fruit trees is that mango tree pruning occurs after harvest, during the hot and rainy season, with environmental conditions that allow a rapid regrowth after pruning. From a practical point of view, we applied contrasted degrees of pruning at the tree scale and at the pruned axis scale and characterized vegetative growth on the pruned axes (local effect) and on unpruned axes (distant effect) according to the structural and temporal dimensions.

2. Materials and methods

2.1 Plant material

The study was carried out in 2016 and 2017 in an experimental orchard located at the French Agricultural Research Center for International Development (Cirad) station in Saint-Pierre, Reunion Island (21°19'S, 55°29'E, 125 m a.s.l). Trees were planted in 2004 with a distance of 6 m between rows and 5 m between trees within a row. The orchard was composed of 153 trees of the Floridian cultivar 'Cogshall', grafted onto the rootstock 'Maison Rouge'. Cultivation practices were those recommended by extension services. Trees were not fertilized because of the good and deep soil in the orchard and to avoid affecting vegetative growth during the experiment. The last pruning in the orchard was in 2014, meaning that the observed trees had not been pruned for at least two years before the experiment in order to avoid a potential long-term effect of previous pruning. Average yield was very low during the 2015-2016 growing cycle (2.2 ± 3.8 fruits/tree), whereas it was higher during the 2016-2017 growing cycle (69.6 ± 84.8 fruits/tree).

Under the subtropical climate of Reunion Island, vegetative growth of mango trees occurs mainly after harvest during the hot and rainy season from January to May. Vegetative growth is characterized by flushes, defined as short episodes of growth during which growth units (GUs) develop. A GU is defined as a portion of an axis developed during an uninterrupted period of growth (Hallé and Martin, 1968). We used kinship terminology to describe the topological and temporal relationships between adjacent GUs: a mother GU can bear one or several daughter GUs, which can themselves become mother GUs and produce daughter GUs. A GU can be in an apical or lateral position with respect to its mother GU. An apical GU stems from the apical bud of the mother GU and a lateral GU stems from an axillary bud of the mother GU.

Pruning was characterized by two factors, pruning intensity and pruning severity. Pruning severity was defined at the axis scale as the depth of pruning along the axis. Because of the mango rhythmic growth, we considered the number of GUs as a measurement unit, rather than the length of the removed part of the axis (Jonkers et al., 1982; Negrón et al., 2015). Three modalities were considered: pruning under the last (n1), second to last (n2) or third (n3) GU from the distal end of an axis. For convenience, GUs pruned according to these modalities of pruning severity are referred to as n1 GUs, n2 GUs and n3 GUs, respectively. Pruning intensity was defined at the tree scale as the amount of fresh biomass (leaves and wood) removed per unit volume of tree canopy. Three modalities of pruning intensity were considered: unpruned control (C), lightly pruned (LP) and intensely pruned (HP), referred to as C trees, LP trees and HP trees, respectively. Before pruning, the canopy volume of each

Rapport-Gratuit.com

tree was calculated as the product of canopy height and canopy width in the row and between rows (rectangular cuboid). Fresh biomass was removed by initially pruning 60 axes for LP trees and 180 axes for HP trees. Removed biomass was collected and weighed. Then, to take differences in canopy volume among the trees into account, additional axes were possibly pruned on each tree so that pruning intensity was adjusted to 0.14 ± 0.02 kg of biomass removed per m^3 of canopy for LP trees, and 0.51 ± 0.05 kg of biomass removed per m^3 of canopy for HP trees. For both initial and adjusting pruning, pruned axes were fairly distributed per modality of pruning severity and within the tree canopy. Each modality of pruning intensity was repeated on four trees, i.e., a total of 12 trees, randomly sampled in the orchard. The experimental design was the same in 2016 and 2017 but different trees were pruned each year. Pruning was done at the end of the harvest, on January 14, 2016, and on February 1 and 2, 2017.

2.2 Data collection

Vegetative growth after pruning was monitored on each tree on pruned (except on C trees) and unpruned GUs in order to assess the local and the distant effects of pruning, respectively. Thirty pruned GUs, 10 per modality of pruning severity, evenly distributed within the tree canopy, were sampled on the day of pruning on each LP and HP tree, and their diameter was measured at the pruning point. The leaf area (*LA*, dm²) removed locally by pruning was estimated from the cross-sectional area of the pruned GUs at the pruning point (x, mm²), considered as a circular section, according to the allometric relationship:

$LA = e^{1.093lnx-2.146}$ [Eq. 1]

Parameter values for the 'Cogshall' cultivar in Equation 1 are from Normand and Lauri (2012).

Thirty unpruned terminal GUs were sampled on each C, LP and HP tree on the day of pruning. Since GU position affects GU morphology and vegetative growth (Dambreville et al., 2013a; Normand et al., 2009), these unpruned terminal GUs were divided into 15 apical and 15 lateral GUs. Their basal diameter was measured. To assess if the presence of close pruned GUs affected vegetative growth of unpruned GUs, the number of pruned GUs close to each unpruned GU was recorded in 2017, as well as their individual distance to the unpruned GU. The distance was measured in number of GUs along the axes between pruned and unpruned GUs. A pruned GU was considered close to an unpruned GU if the distance between them was less than or equal to 12 GUs. This threshold of 12 GUs was chosen in order to have a sufficient number of unpruned GUs in LP and HP trees with at least one close pruned GU and representing a wide range of distance between them. This threshold was also chosen to be not excessively high to suggest a potential direct or indirect effect of pruned GUs on unpruned GUs.

On pruned and unpruned GUs, burst date of each daughter GU was recorded every week during the period of vegetative growth, from the date of pruning up to June. Burst date was the date corresponding to the phenological stage C, i.e. bud opening, when leaves begin to spread out and GU axis is not yet apparent (Dambreville et al., 2015). This stage is easily identifiable and lasts one day, allowing a precise determination of the burst date. The number of daughter GUs per pruned or unpruned GU was calculated from these data. Number of leaves as well as the length (*L*) and maximum width (l_{max}) of the median leaf were recorded

for each daughter GU at the end of the period of vegetative growth. The area of each median leaf (*la, dm²*) was estimated from its length and maximum width (cm) using the following relationship (Dambreville et al., 2013b):

$la = 0.0074\ L\ l_{max}$ [Eq. 2]

The leaf area of a daughter GU was estimated as the product of its number of leaves and the area of its median leaf. The total leaf area produced by a pruned or an unpruned GU was the sum of the leaf area of its daughter GUs. The total leaf area of a GU that did not burst after the date of pruning was zero.

2.3 Data analysis

Statistical analyses were carried out at the GU scale. At this scale, vegetative growth was studied through three response variables: (i) the occurrence of vegetative growth (burst rate), a binary variable corresponding to whether or not the GU produces at least one daughter GU; (ii) the intensity of vegetative growth, a discrete variable corresponding to the number of daughter GUs per bursting GU; and (iii) the total leaf area produced by a GU, a continuous variable. This third variable depends on the two previous response variables and on the morphology of the daughter GUs. For pruned GUs, a binary response variable corresponding to whether or not the total leaf area produced by the GU compensated for the leaf area removed by pruning (i.e., total leaf area produced ≥ leaf area removed) was computed.

The factors considered to explain variability in these response variables were those controlled in the experiment (pruning intensity, pruning severity and GU position for unpruned GUs), as well as complementary factors corresponding to measured variables such as GU diameter or distance between pruned and unpruned GUs. Despite the high correlation between pruning severity and GU diameter at the pruning point (see Results), the effects of both factors were considered because of their different meaning from a biological point of view. Since pruning severity corresponds to pruning depth, it appears to be mainly related to the age of the buds close to the pruning point and probably related to the light environment of these buds. Diameter at the pruning point is mainly related to the amount of removed biomass and leaf area (Normand and Lauri, 2012) and to the local capacity for carbohydrate storage. For unpruned GUs, basal diameter was considered as a factor because a larger basal diameter indicates a larger leaf area for photosynthesis and a larger stem volume for carbohydrate storage (Normand and Lauri, 2012), suggesting a higher availability of carbohydrates for vegetative growth.

Statistical analyses were carried out in successive steps in order to test the effects of the factors studied on each response variable. In the first step, the effects of pruning intensity, pruning severity and their interaction were tested on each response variable for pruned GUs, and the effects of pruning intensity, GU position and their interaction were tested on each response variable for unpruned GUs for each year. The year effect was then tested for pruned and unpruned GUs on each response variable on LP and HP trees. In the second step, the effects of complementary factors were tested in three ways. First, the effects of GU diameter at the pruning point for pruned GUs and of the basal diameter for unpruned GUs were tested on each response variable for each year. If a significant relationship was observed between the response variable and the GU diameter, the effects of pruning intensity and of pruning severity on the relationship were tested for pruned GUs. For unpruned GUs, only the effect of

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

pruning intensity was tested on the relationship. Second, for unpruned GUs in 2017, the effects of the distance (in number of GUs) between the unpruned GU and the closest pruned GU, on the one hand, and of the number of pruned GUs close to the unpruned GU (at a distance ≤ 12 GUs), on the other, were tested on each response variable. If a significant relationship was found between the response variable and one of the two factors, the effect of pruning intensity was tested on the relationship. In the third step, the response variables were compared for each year between pruned and unpruned GUs on LP trees and on HP trees.

The dynamics of vegetative growth, a discrete variable corresponding to the duration, expressed in days, between the date of pruning and the date of burst of the first daughter GU, were characterized and analyzed separately. Only the burst date of the first daughter GU to appear was considered because all the daughter GUs of a sampled GU burst in a short period of less than 10 days, and because it gave the same weight to each pruned and unpruned GU in the dynamics fitting, independently of their number of daughter GUs. Vegetative growth after pruning occurred in one or two flushes, which were modeled as a weighed sum of two Gaussian distributions:

$d(t) = p\, N(\mu_1, \sigma_1)(t) + (1-p)\, N(\mu_2, \sigma_2)\,(t)$ [Eq. 3]

where $d(t)$ is the density value at time t, $N(\mu, \sigma)$ is the Gaussian distribution with mean μ and standard deviation σ, and $p \in]0, 1]$ is the relative weight of the first flush. Parameters μ_1, σ_1, μ_2, σ_2 and p were estimated from the data with a nonlinear method that maximizes log-likelihood. The effects of pruning intensity, pruning severity and type of GU (pruned *vs.* unpruned) on the dynamics of vegetative growth were determined by fitting Equation 3 for each modality of these factors. The duration of vegetative growth was estimated as the difference between quantiles 0.05 and 0.95 of the recorded data, i.e., 5% of the tails were removed on each side of the distribution. Similarly, the beginning of vegetative growth, or earliness, was calculated as the 0.05 quantile of the recorded data. Since pruning intensity affected vegetative growth dynamics, these variables were calculated each year for pruned and unpruned GUs within each pruning intensity, and for each pruning severity within each pruning intensity.

Statistical analyses were performed with R software, version 3.2.5 (R Development Core Team, 2016). Generalized Linear Models with appropriate distribution followed by Type-II analysis of deviance with a Wald chi-square test (ANOVA function of the ‘car’ package, Fox and Weisberg, 2011) were used to test the effects of the different factors on the response variables. When a significant effect of pruning intensity or pruning severity was found on a response variable, multiple comparisons were performed with the glht function of the ‘multcomp’ package (Hothorn et al., 2008). The nlm function was used to estimate the parameters of the mixture of Gaussian distributions to model dynamics of vegetative growth (Eq. 3). Because of the large sample size (> 100 GUs) and to highlight the main factors affecting the response variables, the significance level was set at P=0.01. For better legibility of the results, the P-value of the tests is given only if P > 0.01, and non-significant interactions are not presented.

3. Results

No vegetative growth occurred on unpruned control trees (C) after the date of pruning of the LP and HP trees in 2016. Consequently, C trees were not included in the analyses in 2016 and pruning intensity had two modalities in 2016 (LP and HP trees) and three modalities in 2017 (C, LP and HP trees).

3.1 Effect of pruning on GU diameter and proximity between unpruned and pruned GUs

3.1.1 Diameter of pruned GUs according to pruning severity

Each year, the average diameter of pruned GUs significantly increased with pruning severity (Table 1). Average diameters of n1, n2 and n3 GUs were significantly different from each other for both years, but they were similar from one year to another for the same modality of pruning severity.

Table 1: Diameter (mean ± standard deviation, mm) of pruned growth units at the pruning point according to pruning severity and year. Means in the same row followed by different letters are significantly different (Tukey test at the overall P=0.01 level).

Year	Pruning severity		
	n1	**n2**	**n3**
2016	7.0 ± 1.7 c	9.6 ± 2.6 b	13.5 ± 3.6 a
2017	6.9 ± 1.6 c	9.5 ± 2.5 b	13.1 ± 3.4 a

3.1.2 Proximity between unpruned and pruned GUs according to pruning intensity

The percentage of unpruned GUs with at least one close pruned GU was significantly higher on HP trees (88%) than on LP trees (53%). For these unpruned GUs, the number of close pruned GUs significantly increased with pruning intensity (LP trees: 1.3 ± 0.6 GUs; HP trees: 2.6 ± 1.5 GUs). However, the average distance, expressed in number of GUs, between these unpruned GUs and their closest pruned GU was not significantly different on LP trees and on HP trees (LP trees: 7.6 ± 2.5 GUs; HP trees: 6.9 ± 2.1 GUs; P=0.32).

3.2 Effect of pruning on vegetative growth occurrence: GU burst rate

3.2.1 Pruned GUs

Each year, the burst rate of pruned GUs was significantly higher on HP trees (2016: 0.95; 2017: 0.80) than on LP trees (2016: 0.58; 2017: 0.56) and significantly increased with pruning severity (Figure 1). Each year, n3 GUs had a significantly higher burst rate (2016: 0.88; 2017: 0.81) than n1 GUs (2016: 0.68; 2017: 0.51), whereas n2 GUs had intermediate values (2016: 0.74; 2017: 0.71). On HP trees, the burst rate of pruned GUs was significantly higher in 2016 than in 2017 but there was no significant difference between years on LP trees (P=0.79).

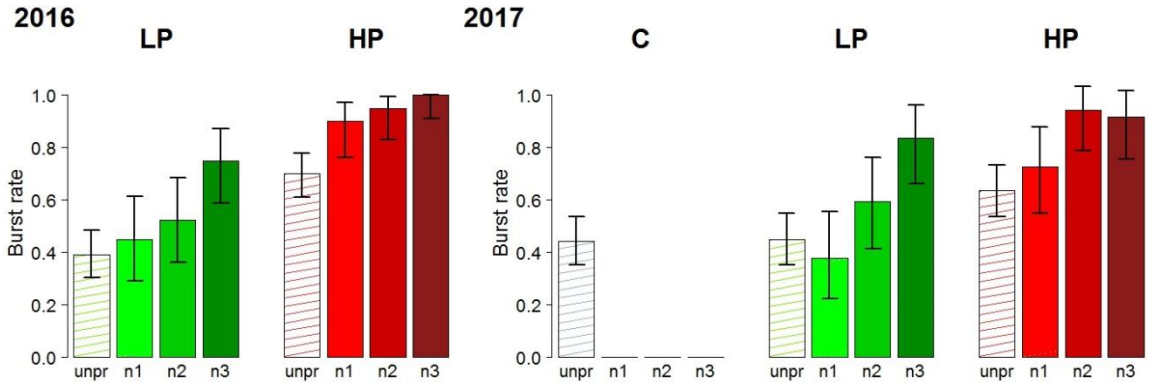


Figure 1: Burst rate (mean ± 95% confidence interval) of unpruned growth units (unpr) and pruned growth units according to pruning severity (n1, n2 and n3) for unpruned control trees (C), lightly pruned trees (LP) and intensely pruned trees (HP) in 2016 and 2017. The unpruned control trees did not produce vegetative growth after the pruning date of LP and HP trees in 2016 (no C tree modality).

Each year, the diameter at the pruning point had a significant and positive effect on the burst rate of pruned GUs. Pruning intensity significantly affected the relationship between burst rate and GU diameter. For the same diameter, the burst rate of pruned GUs on HP trees was higher than the one on LP trees. Pruning severity did not significantly affect the relationship between burst rate and GU diameter in 2016 (P=0.74) and in 2017 (P=0.67), indicating a relationship independent of pruning severity.

3.2.2 Unpruned GUs

In 2016, the burst rate of unpruned GUs was significantly higher on HP trees than on LP trees (LP trees: 0.39; HP trees: 0.70; Figure 1). In 2017, the effect of pruning intensity on burst rate was hardly significant (C trees: 0.44; LP trees: 0.42; HP trees: 0.59; P=0.014). As in 2016, the burst rate of unpruned GUs was significantly higher on HP trees than on LP trees, and the burst rate on C trees had intermediate values. The position of unpruned GUs did not affect their burst rate in 2016 (P=0.52) and in 2017 (P=0.83). The burst rate of unpruned GUs was similar between the two years on LP (P=0.69) trees and on HP (P=0.08) trees.

In 2016, the burst rate was not related to the basal diameter of unpruned GUs (P=0.46). In 2017, GU basal diameter had a significant and positive effect on burst rate. Pruning intensity affected this relationship (Figure S1 in the Supplementary Data). The relationship was rather linear for LP and HP trees. For the same diameter, unpruned GUs on HP trees had a higher burst rate than unpruned GUs on LP trees. This relationship was logistic for C trees. Unpruned GUs on C trees had a lower burst rate than unpruned GUs on LP and HP trees for small diameters (< 5.6 mm for LP trees and < 7.0 mm for HP trees) and a similar burst rate for diameters larger than these thresholds (Fig. S1).

The proximity of pruned GUs had a significant effect on unpruned GU burst rate. The closer an unpruned GU was to a pruned GU, the higher its burst rate was (Figure 2A). Pruning intensity did not affect the relationship between burst rate and distance between pruned and unpruned GUs (P=0.05). For unpruned GUs that were distant from a pruned GU (distance > 12 GUs), burst rate (LP trees: 0.29; HP trees: 0.39; Figure 2A) was similar (P=0.48) to the

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

one of unpruned C trees (Figure 1). The number of pruned GUs close to an unpruned GU had a significant and positive linear effect on the burst rate of unpruned GUs (Figure 2B). Pruning intensity did not affect this relationship (P=0.04).

3.2.3 Pruned *vs.* unpruned GUs

Each year, the burst rate was significantly higher on pruned GUs than on unpruned GUs on HP trees (Figure 1). On LP trees, the burst rate was significantly higher on pruned GUs than on unpruned GUs in 2016, but not in 2017 (P=0.28; Figure 1).

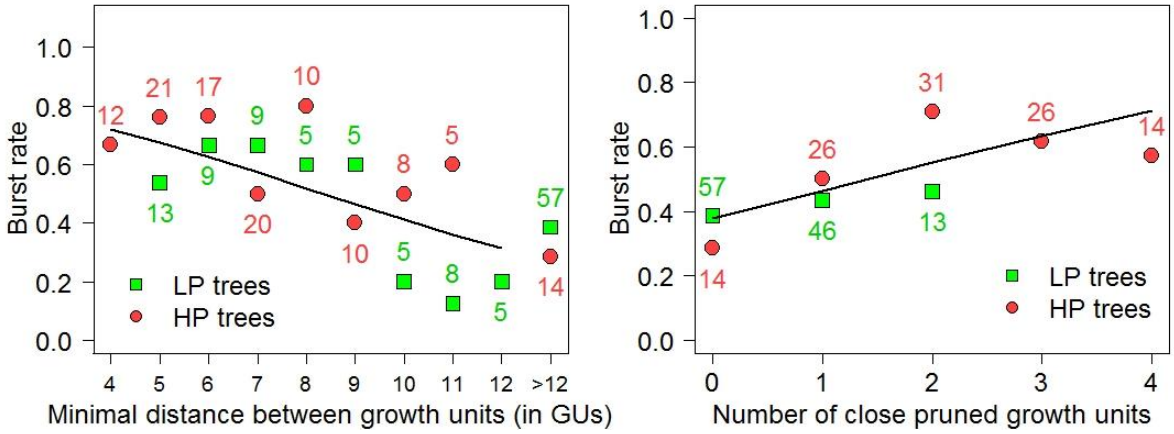


Figure 2: Average burst rate of unpruned growth units (GUs) according to pruning intensity and to the minimal distance (in number of GUs) between the unpruned GU and the closest pruned GU (A), and according to pruning intensity and to the number of pruned GUs close to the unpruned GU (distance ≤ 12 GUs; B). The lines represent the linear regression of burst rate on the distance and on the number of close pruned GUs, independently of the pruning intensity (P > 0.01). Unpruned GUs with the closest pruned GUs at a distance greater than 12 GUs were not taken into account in the linear regression between burst rate and minimal distance between GUs since this class did not correspond to a particular distance value. Points represent the average burst rate observed per class of distance or number of close pruned GUs. Numbers above or below the points correspond to sample size. Only sample sizes larger than 4 GUs are represented.

3.3 Effect of pruning on the number of daughter GUs per bursting GU: vegetative growth intensity

3.3.1 Pruned GUs

Each year, pruning intensity had no effect on the vegetative growth intensity of pruned GUs (2016: LP trees: 3.4 ± 2.2 GUs, HP trees: 3.4 ± 2.1 GUs, P=0.96; 2017: LP trees: 3.4 ± 2.4 GUs, HP trees: 3.4 ± 2.2 GUs, P=0.94; Figure 3). In contrast, pruning severity had a significant effect on vegetative growth intensity, where n3 GUs (2016: 4.2 ± 2.6 GUs; 2017: 3.9 ± 2.6 GUs) had significantly more daughter GUs than n1 GUs in 2016 and 2017 (2016: 3.2 ± 1.8 GUs; 2017: 2.6 ± 1.8 GUs) and than n2 GUs in 2016 only (2016: 2.7 ± 1.4 GUs;

2017: 3.4 ± 2.1 GUs). Vegetative growth intensity was generally similar between the two years on LP trees (P=0.96) and on HP trees (P=0.84; Figure 3).

Each year, the diameter of pruned GUs had a significant and exponential effect on vegetative growth intensity. Pruning intensity did not affect this relationship (2016: P=0.16; 2017: P=0.37). Pruning severity affected this relationship in 2016 but not in 2017 (P=0.26). In 2016, for the same diameter, n2 GUs had a significantly lower vegetative growth intensity than n1 GUs, and n3 GUs had intermediate values.

3.3.2 Unpruned GUs

Each year, pruning intensity had no significant effect on the vegetative growth intensity of unpruned GUs (2016: LP trees: 1.5 ± 1.0 GUs, HP trees: 1.3 ± 0.8 GUs, P=0.14; 2017: C trees: 1.7 ± 1.3 GUs, LP trees: 1.3 ± 0.8 GUs, HP trees: 1.5 ± 1.0 GUs; P=0.05; Figure 3). In contrast, the position of unpruned GUs affected the vegetative growth intensity each year: apical unpruned GUs produced significantly more daughter GUs (2016: 1.6 ± 1.1 GU; 2017: 1.7 ± 1.3 GUs) than lateral unpruned GUs (2016: 1.2 ± 0.5 GUs; 2017: 1.3 ± 0.6 GUs). Vegetative growth intensity was generally similar between the two years on LP trees (2016: P=0.25) and on HP trees (2016: P=0.12; Figure 3).

Each year, the basal diameter of unpruned GUs had a significant and exponential effect on vegetative growth intensity. Even though pruning intensity had no effect on vegetative growth intensity of unpruned GUs in 2016 and in 2017, it affected the relationship between vegetative growth intensity and the basal diameter of unpruned GUs in 2017, but not in 2016 (P=0.16). For the same diameter, unpruned GUs of C trees had significantly lower vegetative growth intensity than those of LP and HP trees.

The presence of pruned GUs close to unpruned GUs did not affect the vegetative growth intensity of the latter (minimum distance between the unpruned GU and the closest pruned GU: P=0.23; number of close pruned GUs: P=0.50).

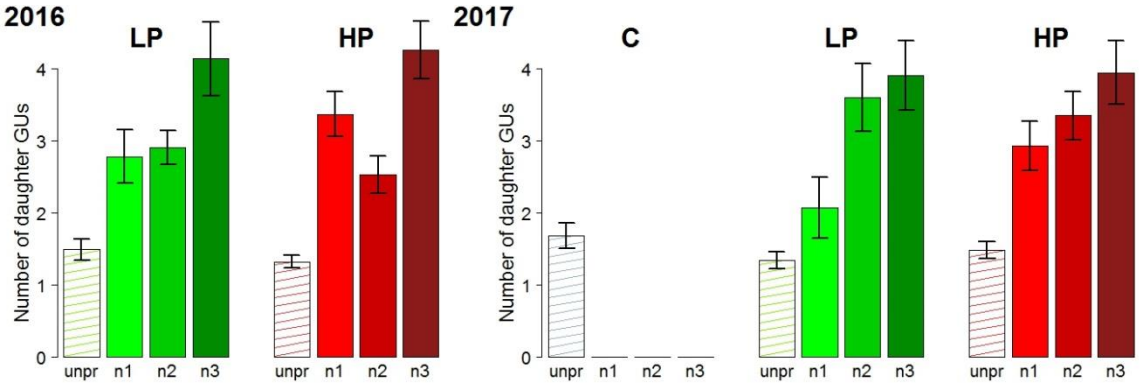


Figure 3: Number (mean ± standard error) of daughter growth units (GUs) of unpruned GUs (unpr) and pruned GUs according to pruning severity (n1, n2 and n3) for unpruned control trees (C), lightly pruned trees (LP) and intensely pruned trees (HP) in 2016 and 2017. The unpruned control trees did not produce vegetative growth after the pruning date of LP and HP trees in 2016 (no C tree modality).

3.3.3 Pruned *vs.* unpruned GUs

Each year, the vegetative growth intensity was significantly higher on pruned GUs than on unpruned GUs on both LP and HP trees (Figure 3).

3.4 Effect of pruning on the total leaf area produced per pruned and unpruned GU

3.4.1 Pruned GUs

Each year, the total leaf area produced per pruned GU increased with pruning intensity and pruning severity (Figure 4). Pruned GUs produced more leaf area on HP trees (2016: 11.0 ± 9.0 dm², 2017: 5.3 ± 5.1 dm²) than on LP trees (2016: 5.4 ± 7.1 dm²; 2017: 3.6 ± 5.8 dm²). In 2016, n3 GUs produced significantly more leaf area than n1 and n2 GUs. In 2017, the difference between n3 and n2 GUs was only hardly significant (P=0.014). Pruned GUs on LP trees produced more leaf area in 2016 than in 2017, but the difference was not significant (P=0.02). The difference was highly significant on HP trees (Figure 4).

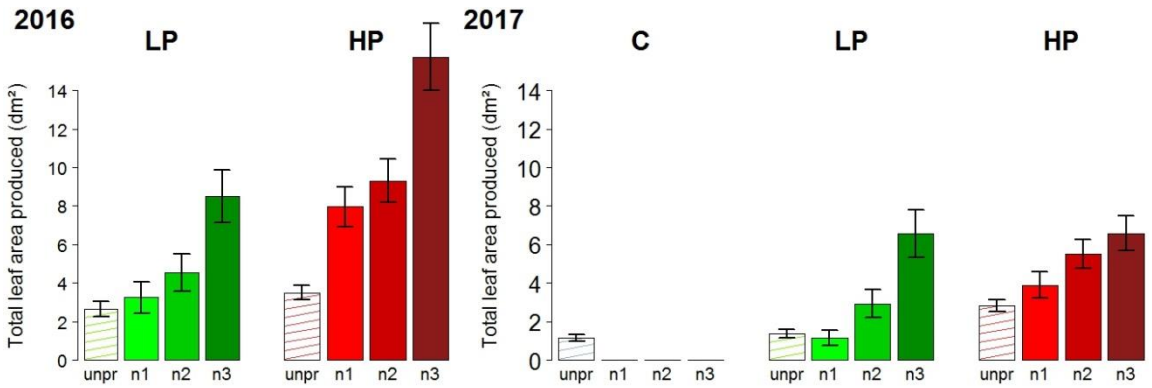


Figure 4: Total leaf area (mean ± standard error, dm²) produced per unpruned growth unit (unpr) and pruned growth unit according to pruning severity (n1, n2 and n3) for unpruned control trees (C), lightly pruned trees (LP) and intensely pruned trees (HP) in 2016 and 2017. The unpruned control trees did not produce vegetative growth after the pruning date of LP and HP trees in 2016 (no C tree modality).

Each year, the diameter of pruned GUs had a significant and positive linear effect on the leaf area produced. Pruning intensity had a significant effect on this relationship. However, this effect was hardly significant in 2017 (P=0.013). Each year, for the same diameter, pruned GUs produced more leaf area on HP trees than on LP trees. Pruning severity had no effect on this relationship (2016: P=0.06; 2017: P=0.44).

In 2016, pruning intensity and pruning severity had a highly significant effect on the capacity of the pruned GUs to recover the leaf area removed by pruning (Figure 5). The more intensely the tree was pruned, the higher the probability was for the pruned GUs to recover the leaf area removed. In contrast, the probability to recover the leaf area removed was significantly higher for the less severely pruned n1 GUs compared to the most severely pruned n2 and n3 GUs. In 2017, pruning intensity (P=0.06) and pruning severity (P=0.02) did not affect the capacity of the pruned GUs to recover the leaf area removed by pruning, despite pronounced differences, in particular, on HP trees (Figure 5).

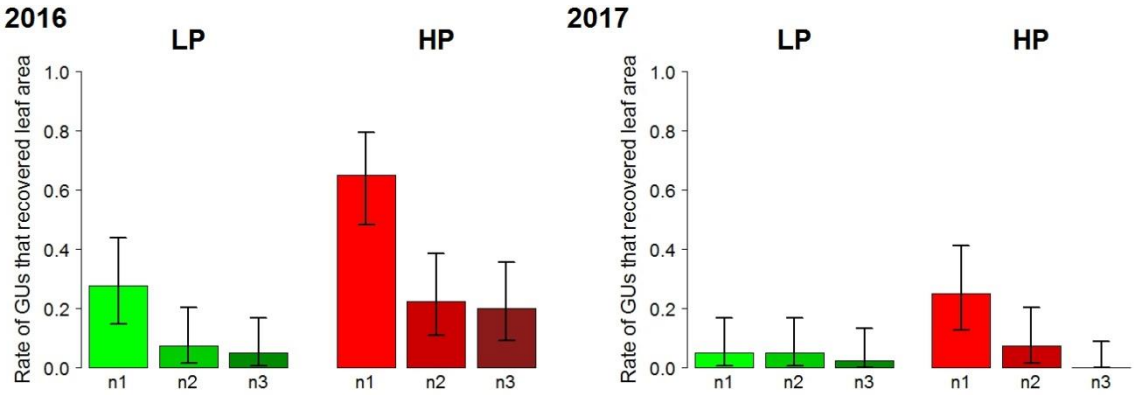


Figure 5: Rate (mean ± 95% confidence interval) of pruned growth units (GUs) that recovered the leaf area removed by pruning according to pruning severity (n1, n2 and n3) for lightly pruned trees (LP) and intensely pruned trees (HP) in 2016 and 2017.

3.4.2 Unpruned GUs

Pruning intensity did not affect the total leaf area produced per unpruned GU in 2016 (LP trees: 2.7 ± 4.26 dm²; HP trees: 3.5 ± 3.9 dm²; P=0.10). This effect was significant in 2017, with an average total leaf area produced by unpruned GUs higher on HP trees (2.8 ± 3.3 dm²) than on LP (1.4 ± 2.3 dm²) and C (1.2 ± 2.0 dm²) trees (Figure 4). Each year, the total leaf area produced was not affected by the position, apical or lateral, of unpruned GUs (2016: P=0.06; 2017: P=0.74). Unpruned GUs produced significantly larger total leaf area in 2016 than in 2017 on LP trees, and similar leaf area in 2016 and 2017 on HP trees (P=0.15; Figure 4).

Each year, the diameter of unpruned GUs had a significant and positive effect on the leaf area produced, and pruning intensity significantly affected this relationship. For the same diameter, unpruned GUs produced larger leaf area on HP trees than on C trees (in 2017) and LP trees.

The presence of pruned GUs close to an unpruned GU had a significant effect on the leaf area produced by the latter. The closer an unpruned GU was to a pruned GU, the larger the total leaf area produced was (Figure 6A). This relationship was significantly affected by pruning intensity. For the same minimal distance between pruned and unpruned GUs, the leaf area produced was higher for unpruned GUs on HP trees than on LP trees. The number of pruned GUs close to an unpruned GU had a significant and positive linear effect on the leaf area produced by the latter (Figure 6B). Pruning intensity did not affect this relationship (P=0.02).

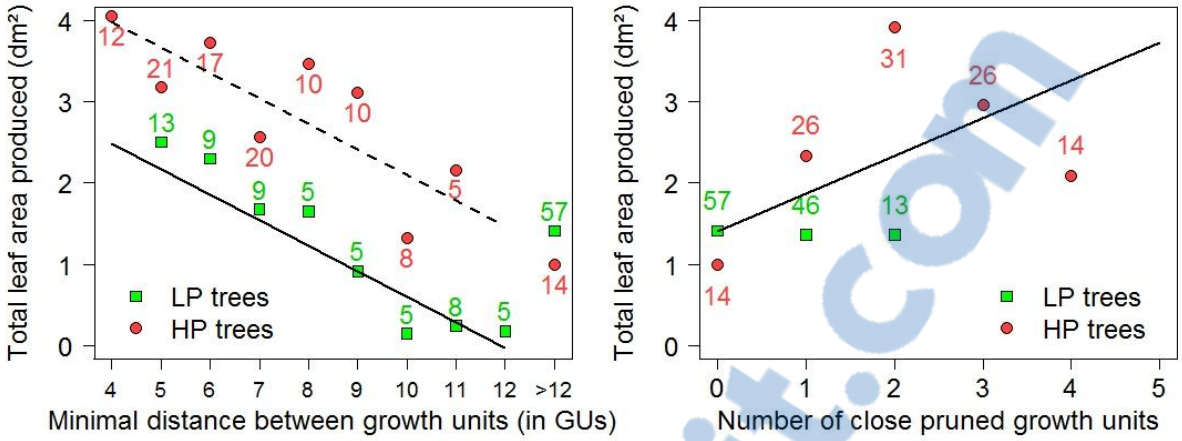


Figure 6: Average total leaf area produced by unpruned growth units (GUs) according to pruning intensity and to the minimal distance (in number of GUs) between the unpruned GU and the closest pruned GU (A) and according to pruning intensity and to the number of pruned GUs close to the unpruned GU (distance ≤ 12 GUs) (B). Lines represent the linear regressions between total leaf area produced and minimal distance for LP trees (solid line) and HP trees (dotted line) (A), and between total leaf area produced and the number of close pruned GUs, independently of pruning intensity (P > 0.01; B). Unpruned GUs with the closest pruned GUs at a distance greater than 12 GUs were not taken into account in the linear regression between leaf area produced and minimal distance between GUs since this class did not correspond to a particular distance value. Points represent the average total leaf area produced per class of distance or number of close pruned GUs. Numbers above or below the points correspond to sample size. Only sample sizes larger than 4 GUs are represented.

3.4.3 Pruned *vs.* unpruned GUs

Each year, pruned GUs generally produced significantly larger total leaf area than unpruned GUs on LP trees and HP trees (Figure 4).

3.5 Effect of pruning on the duration between the date of pruning and the date of burst of the first daughter GU to appear: vegetative growth dynamics

3.5.1 Pruned GUs

In 2016, vegetative growth of pruned GUs occurred in two flushes on LP and HP trees (Figure 7). On LP trees, 58% of pruned GUs burst during the first flush, 23.9 ± 6.8 d after pruning. The second flush occurred 49.1 ± 3.1 d after pruning. On HP trees, the two flushes were closer than on LP trees. The first flush represented 81% of the GUs and occurred 31.7 ± 5.4 d after pruning. The second flush was weak and occurred 41.3 ± 1.0 d after pruning. In 2017, vegetative growth of pruned GUs occurred in two flushes on LP trees and in one flush on HP trees (Figure 7). The first flush on LP trees, representing 57% of the GUs, occurred 17.8 ± 2.4 d after pruning, slightly earlier than in 2016. The second flush occurred 28.1 ± 2.8 d after pruning, about three weeks earlier than in 2016. The single flush on HP trees occurred at 16.5 ± 2.6 d, about two weeks earlier than the first one in 2016 and at the same time as the first

Rapport-Gratuit.com

flush on the LP trees. The two flushes observed on LP trees were partly related to pruning severity (Table 2). In 2016, daughter GUs of n3 GUs generally appeared during the first flush, whereas daughter GUs of n1 GUs exclusively appeared during the second flush. Daughter GUs of n2 GUs appeared equally during the two flushes. In 2017, the same trend was observed with less pronounced differences between modalities of pruning severity (Table 2). Daughter GUs of n2 and n3 GUs generally appeared during the first flush, whereas daughter GUs of n1 GUs generally appeared during the second flush.

Table 2: Parameter values of the mixture of Gaussian models fitted on the distributions of the observed durations between pruning and burst of the first daughter growth unit (GU) of pruned GUs according to pruning severity and year for lightly pruned trees (p: weight of the first distribution; μ_1 and μ_2: means of the first and second Gaussian distributions; σ_1 and σ_2: standard deviations of the first and second Gaussian distributions; see Equation 3).

Year	**Pruning severity**	**p**	**μ_1**	**σ_1**	**μ_2**	**σ_2**
2016	n1	0	-	-	48.5	1.4
	n2	0.48	22.8	4.7	48.4	4.1
	n3	0.83	23.0	6.1	48.1	3.1
2017	n1	0.28	14.7	1.5	28.2	3.9
	n2	0.69	19.4	2.9	28.3	0.7
	n3	0.64	17.8	2.1	28.3	2.0

Vegetative growth was longer in 2016 than in 2017. Each year, vegetative growth duration of pruned GUs was shorter on HP trees (2016: 19.4 d on HP trees vs. 39.6 d on LP trees; 2017: 7.0 d on HP trees *vs.* 17.4 d on LP trees). Vegetative growth duration was short for n1 GUs, intermediate for n2 GUs and long for n3 GUs in 2016 on LP and HP trees (data not shown). Differences in vegetative growth duration among modalities of pruning severity were small in 2017 and no trend was observed.

The beginning of vegetative growth of pruned GUs was earlier on LP trees (13.0 d after pruning) than on HP trees (22.7 d after pruning) in 2016. It occurred simultaneously on LP (14.3 d after pruning) and HP (13.0 d after pruning) trees in 2017. Vegetative growth began early in 2016 on n3 GUs, intermediate on n2 GUs and late on n1 GUs on both LP and HP trees (data not shown). In 2017, pruning severity did not affect the beginning of vegetative growth on LP and HP trees.

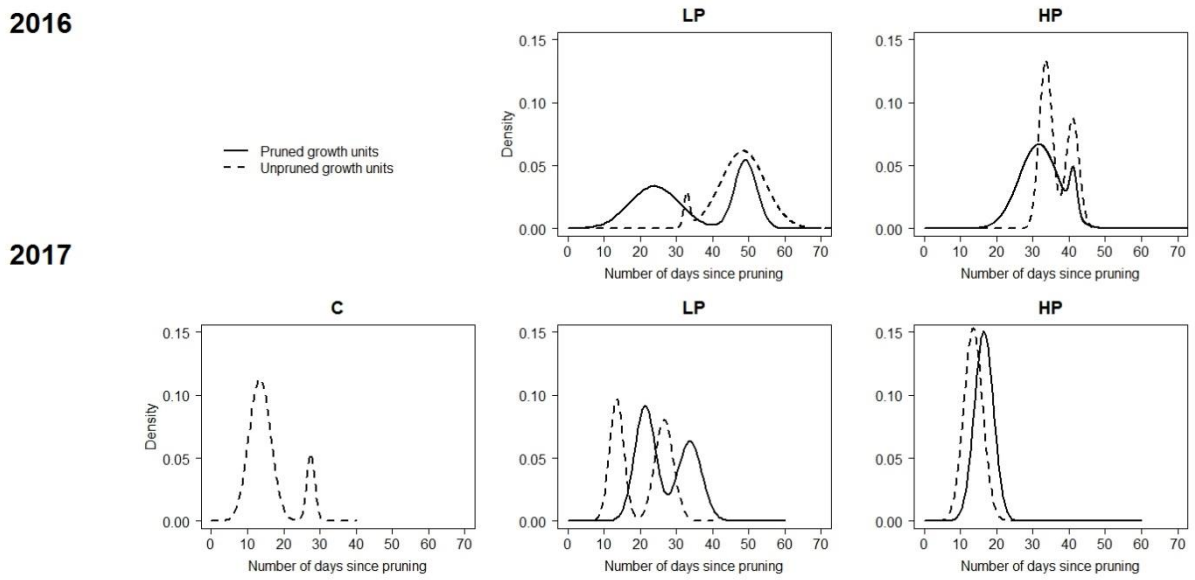


Figure 7: Modeled vegetative growth dynamics of pruned and unpruned growth units (GUs) according to pruning intensity (C: unpruned control trees; LP: lightly pruned trees; HP: intensely pruned trees) in 2016 and 2017. Curves represent the distributions of the duration between the date of pruning and the date of burst of the first daughter GU, fitted with a mixture of Gaussian models. Actual data and modeled dynamics are presented in the Supplementary Data (Figure S2).

3.5.2 Unpruned GUs

The effect of pruning intensity on vegetative growth dynamics of unpruned GUs differed between the two years (Figure 7). In 2016, the vegetative growth of unpruned GUs occurred in two flushes on both LP and HP trees. On LP trees, the first flush was weak (5% of the GUs) and occurred 32.9 ± 0.8 d after tree pruning. The second flush, representing most of the GUs, occurred 48.4 ± 6.1 d after pruning. The first flush on HP trees occurred at the same time as on the LP trees (33.7 ± 1.8 d after tree pruning), but represented 60% of the GUs. The second flush was earlier and shorter (41.0 ± 1.8 d after tree pruning) than on LP trees. In 2017, vegetative growth of unpruned GUs occurred in one flush on HP trees (13.6 ± 2.6 d after tree pruning), and in two flushes on LP and C trees. Vegetative growth occurred mostly during the first flush on C trees (85% of the GUs), whereas it was more balanced between the two flushes on LP trees (48% of the GUs burst during the first flush). The two flushes on LP trees occurred 13.5 ± 2.0 d and 26.6 ± 2.6 d after tree pruning, at the same time as the two flushes on C trees, occurring at 13.4 ± 3.0 d and 27.5 ± 1.1 d after LP and HP tree pruning. The single flush on HP trees occurred at the same time as the first flush on C and LP trees.

For each year, vegetative growth duration of unpruned GUs was shorter on HP trees than on LP and C trees (2016: 12.0 d on HP trees *vs.* 17.1 d on LP trees; 2017: 8.0 d on HP trees *vs*. 18.0 d on LP trees and 18.0 d on C trees).

The beginning of vegetative growth of unpruned GUs was not affected by pruning intensity (2016: 34.9 d after pruning on LP trees and 31.0 d after pruning on HP trees; 2017: 10.0 d after pruning on C trees and HP trees, and 12.0 d after pruning on LP trees).

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

3.5.3 Pruned *vs.* unpruned GUs

Vegetative growth duration of pruned GUs was longer in 2016 and similar in 2017 than that of unpruned GUs in both LP and HP trees. The beginning of vegetative growth was earlier on pruned GUs than on unpruned GUs on LP and HP trees in 2016. Vegetative growth of pruned and unpruned GUs began almost simultaneously in 2017.

4. Discussion

The objective of the study was to decipher the vegetative response of the mango tree, cv. Cogshall, to pruning in order to better understand its strategy to recover leaf area removed by pruning. We hypothesized that the main drivers of this response were the recovery of the balance between above- and below-ground biomass at the tree scale, and the recovery of the leaf area removed on pruned GUs at the local scale. Vegetative growth after pruning was broken down into structural and temporal variables and the effects of pruning were evaluated on the basis of these variables at a local scale on pruned GUs and at a distant scale on unpruned GUs. The results were remarkably stable for the two years of the study. They are synthesized in Table 3.

4.1 Mango tree response to pruning intensity

Pruning intensity was defined and applied at the tree scale and reflected the imbalance imposed between above- and below-ground biomass. The results showed that pruning intensity affected vegetative growth at the structural and temporal levels and at the local and distant scales (Table 3). They globally confirmed the expected effects according to our assumptions: increasing pruning intensity led to greater and earlier vegetative growth. The leaf area produced increased with pruning intensity. This could be partly explained by a positive effect of pruning intensity on bud burst, but not by an effect on vegetative growth intensity. The same effects were observed on pruned and unpruned GUs (except for the leaf area produced in 2016 on unpruned GUs), indicating that the responses were similar at the local and at the distant scales. The local response on pruned GUs was, however, greater than the distant response on unpruned GUs (comparisons between pruned and unpruned GUs in Table 3).

Burst rate, vegetative growth intensity and leaf area produced were positively related to the diameter at the pruning point for pruned GUs and, in general, to the basal diameter of unpruned GUs. Similar results were found on fruiting, with a positive effect of basal diameter of unpruned GUs on their fruiting rates on unpruned trees (Normand et al., 2009). Pruning intensity affected these relationships (except the relationship between vegetative growth intensity and pruned GU diameter), indicating that the response at the GU scale, depending on the diameter, was affected by the global biomass imbalance at the tree scale, so that pruned and unpruned GUs of more intensely pruned trees produced more vegetative growth and leaf area for a given diameter. In particular, the shape of the relationship between burst rate and basal diameter of unpruned GUs in 2017 differed between C trees and pruned trees (LP and HP), conferring higher burst rates on GUs with a small diameter on pruned trees compared to C trees (Figure S1). Another interesting point was despite the fact that pruning intensity did not affect vegetative growth intensity, it affected the relationship between vegetative growth

intensity and basal diameter of unpruned GUs in 2017. This relationship was similar for pruned trees (LP and HP) and differed from that of C trees.

Pruning intensity affected the relationship between the leaf area produced by unpruned GUs and the distance to the closest pruned GU (Figure 6A) and not the other proximity relationships between pruned and unpruned GUs (Figures 2 and 6B). Since the average distance between an unpruned GU and the closest pruned GU was independent of pruning intensity, this suggested that pruning intensity had a specific effect on the leaf area produced by unpruned GUs, independently of the distance to the closest pruned GU. This effect was probably on the leaf area of each daughter GU since their number was independent of the distance to the closest pruned GU, and pruning intensity did not affect the relationship between burst rate and the distance to the closest pruned GU (Figure 2A). In this way, in several species, new axes were longer on pruned trees than on unpruned trees, suggesting a positive effect of pruning on the leaf area produced at the axis scale (Fumey et al., 2011; Jonkers, 1982; Yeshitela et al., 2005).

At the temporal level, pruning intensity synchronized vegetative growth and tended to make it early (Figure 7). In 2017, vegetative growth occurred in one flush on HP trees and two flushes on LP and C trees, the first flush appearing at the same time as the one on HP trees. In 2016, it occurred in two flushes on LP and HP trees. Despite an earlier beginning of vegetative growth on LP trees, vegetative growth was globally shorter and earlier on HP trees than on LP trees as a result of closer and more synchronized flushes, with the first flush representing a higher proportion of GUs and an earlier second flush. More intense pruning consequently appeared as a powerful trigger of early vegetative growth on the whole tree, on pruned and unpruned GUs. This is consistent with the predictions related to our assumptions. These results confirm previous observations of earlier and more synchronous vegetative growth of pruned mango trees compared to unpruned trees (Davenport, 2006; Oosthuyse, 1994; Uddin et al., 2014). However, we showed that the response depends on the intensity of pruning. Vegetative growth dynamics were similar between C trees and LP trees in 2017, indicating that light pruning did not affect the dynamics, compared to unpruned trees. In contrast, intense pruning (HP trees) modified vegetative growth dynamics compared to C trees, in particular, in terms of duration and synchronization.

4.2 Mango tree response to pruning severity

Pruning severity was defined and applied at the GU scale and reflected the local imbalance related to the removed biomass and leaf area. Pruning severity was correlated to diameter at the pruning point, and the mean diameter per modality of pruning severity was stable across the years (Table 1). Since pruning severity was the depth of the pruning point, expressed in number of GUs from the tip of the axis, this stability was related to the allometry of the mango tree branch (Normand et al., 2008).

Pruning severity affected vegetative growth at the structural and temporal levels, and confirmed the expected effects of our assumptions at the local scale. The leaf area produced by pruned GUs increased with pruning severity as the result of the positive effect of pruning severity on burst rate and vegetative growth intensity (Table 3). Despite this increase, only a low rate of severely pruned axes (n3 GUs) recovered the leaf area removed by pruning compared to n1 GUs and n2 GUs (Figure 5). The leaf area removed on n3 GUs corresponded

to the leaf area of a minimum of three GUs, but for most of the n3 GUs, it was much more because of branching. The same scheme was valid to a lesser extent for n2 GUs, and to a much lesser extent for n1 GUs. Even if vegetative growth was earlier on n3 GUs (see below), daughter GUs did not themselves produce new GUs before vegetative rest. Considering the average burst rates (Figure 1) and the number of daughter GUs (Figure 3), it appeared unlikely that the removed leaf area of n3 GUs, which had been produced during three consecutive flushes, be recovered by the leaf area produced in only one flush after pruning. This was more probable for n1 GUs whose removed leaf area had been produced during one flush. This was supported by the fact that n3 GUs that recovered leaf area removed by pruning were mainly those with the lower leaf area removed (data not shown).

Pruning severity did not affect the relationships between response variables and diameter at the pruning point (except in 2016 for vegetative growth intensity), indicating that the response variables were in fact dependent on the diameter but not on the depth of pruning. Consequently, the local response was probably independent of the age of the lateral buds below the pruning point, at most, up to three GUs from the axis tip.

At the temporal level, pruning severity modified vegetative growth dynamics, and this effect depended on pruning intensity and year. On LP trees, modeled dynamics showed that most of the daughter GUs of the n3 GUs appeared earlier than those of the less severely pruned axes (Table 2). The hypothesis that a more severe pruning of axes leads to earlier burst to have more time to compensate for the loss of leaf area was also confirmed in 2016 with vegetative growth duration and earliness calculated on the basis of actual data on LP trees, as well as on HP trees despite a more synchronous vegetative growth (Table 3). Pruning severity did not affect vegetative growth duration and earliness in 2017 on either LP or HP trees, indicating a year effect. This year effect was probably related to the fact that vegetative growth was a specific response to pruning in 2016, whereas it was a combination of response to pruning and post-harvest vegetative growth in 2017 (see below).

4.3 Endogenous factors also affect vegetative response to pruning

Our results highlighted the fact that vegetative growth after pruning was also probably affected by two other factors: fruit load and proximity of pruned GUs. The higher fruit load on the trees before pruning during the second year had two consequences. First, the weaker vegetative growth generally observed in 2017, in particular, on HP trees (lower burst rate and leaf area produced on pruned GUs, lower rate of leaf area recovery at the pruned GU scale), was probably related to previous fruit load, with pruning occurring about 1-2 weeks after the end of harvest. This was consistent with the negative effect of reproductive efforts on the subsequent vegetative growth observed at the axis scale (Capelli et al., 2016; Dambreville et al., 2013a; Issarakraisila et al., 1991) and at the scaffold branch and whole tree scales (Issarakraisila et al., 1997; Normand et al., 2016; Scholefield et al., 1986) in the mango tree as well as in other species (peach tree, Berman and DeJong, 2003; olive tree, Connor and Fereres, 2005; apricot tree, Costes et al., 2000; apple tree, Lauri and Térouanne, 1999; and avocado tree, Lovatt, 2010). Second, the very low fruit load during the 2015-2016 growing cycle led to a generalized flush on the trees in November 2015, after the end of flowering. This probably explained the lack of vegetative growth on C trees the first year. Consequently, vegetative growth on LP and HP trees was the vegetative response to pruning in 2016. On the

other hand, regular fruit load on trees during the second year prevented vegetative growth before the harvest and before pruning. Vegetative growth in 2017 on C trees could therefore be considered as usual post-harvest vegetative growth on unpruned trees, and the differences observed between pruned trees (LP and HP trees) and C trees were the response to pruning.

Leaf area produced and burst rate of unpruned GUs were negatively affected by the distance to the closest pruned GU and positively affected by the number of close pruned GUs, suggesting a 'remote effect' of pruned GUs on unpruned GUs within a short distance (< 12 GUs). The distance to the closest pruned GU was not dependent on pruning intensity, whereas the number of close pruned GUs was, and the percentage of unpruned GUs close to at least one pruned GU increased with pruning intensity. Consequently, the positive effect of pruning intensity on burst rate and leaf area produced by unpruned GUs was probably related to the more frequent 'remote effect' in the canopy of intensely pruned trees. Vegetative growth intensity was not affected by this effect, indicating that close pruned GUs stimulated bud burst at the unpruned GU scale and not at the bud scale.

4.4 Hypotheses on the underlying mechanisms

Although it was not the objective of the study, three mechanisms underlying the responses to pruning could be hypothesized from the results: trophic (nitrogen, carbohydrates), hormonal and light-related mechanisms. The burst rate of pruned and unpruned GUs and leaf area produced were affected by factors at the tree scale (pruning intensity) and factors at the GU scale (pruning severity, diameter). On the other hand, vegetative growth intensity of pruned and unpruned GUs was affected by factors at the GU scale only. This suggested that different mechanisms were involved in the occurrence of burst and in the number of buds that burst on a GU. The hypothesized mechanisms are probably not exclusive and several of them may be involved in a particular response.

Pruning leads to the removal of leaf area on the pruned GUs, disrupting the hydraulic functioning of the whole canopy and more locally around pruned GUs. Xylem sap fluxes are then directed towards the remaining transpiring leaves of unpruned and possibly pruned GUs, providing these GUs with larger quantities of nutrients, in particular, nitrogen, a trigger of bud burst (Davenport, 2006; Lobit et al., 2001; Médiène et al., 2002; Normand and Habib, 2001). This might explain the positive effects of pruning intensity and of the proximity of pruned GUs on the burst rate of unpruned GUs, or the positive effects of pruning intensity on the relationships between response variables and GU diameter. On the other hand, GU diameter of pruned and unpruned GUs was positively related to burst rate, vegetative growth intensity and leaf area produced and therefore appeared to be an important local factor. As explained in the Materials and Methods section, this suggested that carbohydrates might be involved in these responses. The negative effect of fruit load on vegetative growth observed in our 2017 results and in other studies (see above) supports this hypothesis.

The hypothesized hormonal mechanism is mostly local, related to the pruned GUs. Apical dominance is the repression of lateral bud outgrowth by the apical bud (Champagnat, 1965; Cline and Sadeski, 2002; Wilson, 2000) through a basipetal flux of auxin produced by the latter (Booker et al., 2003; Dun et al., 2006; Liang et al., 2010; Thimann and Skoog, 1933). Pruning suppresses this flux in the remaining pruned GUs, allowing lateral bud outgrowth and contributing to the local increase in bud burst and vegetative growth intensity.

Light plays a positive role on bud burst. This effect can be direct, with light acting as a signal perceived by photochromic sensory receptors such as phytochromes (Casal et al., 1990; Evers et al., 2006), or indirect through an increase of photosynthesis and local availability of carbohydrates (Girault et al., 2008, 2010; Henry et al., 2011; Rabot et al., 2012; Schaffer and Gaye, 1989; Sharma et al., 2006). As a result, axes in the shade are less prone to bud burst than axes in full light. Pruning removes more or less large and numerous branches and thereby modifies the light environment of the remaining structures and buds. The hypothesized light-related mechanism is based on this observation, but is not clear and would need specific light measurements. On the one hand, if an axis with a large diameter is pruned, the remaining GU would probably be located deep inside the canopy, in the shade. The consequence would be a low burst rate, which does not fit with our results. On the other hand, this large diameter corresponds to the removal of a large structure, thus creating a light well and improving the light environment of the remaining GU and its ability to burst. Similarly, this light-related mechanism may contribute to the explanation of the positive effect of the number of close pruned GUs on the burst rate of unpruned GUs.

5. Conclusion and perspectives

This original study provides a better understanding of the vegetative responses of the mango tree, cv. Cogshall, to pruning in terms of structure (burst rate, vegetative growth intensity, leaf area produced) and dynamics. These responses are local on the pruned GUs and distant on the unpruned GUs. They are affected by factors at the tree scale (pruning intensity, previous fruit load) and at the GU scale (pruning severity, GU diameter, proximity to pruned GUs). To increase this complexity, the effects of pruning intensity and severity can be direct on the response variables or indirect on the relationships between response variables and GU diameter. The results confirmed the expected structural and temporal consequences of our assumptions, suggesting that the main drivers of the vegetative response to pruning were the recovery of the balance between above- and below-ground biomass at the tree scale, and the recovery of the leaf area removed on pruned GUs at the local scale. It would be interesting to assess if the leaf area removed by pruning was recovered by triggered vegetative growth at the whole canopy scale. This assessment was not possible with our data that represented just a sample of the canopy. The simulation of vegetative growth based on our results but on a digitized tree, could provide part of the answer.

At least five perspectives can be highlighted from the results. First, three mechanisms underlying the responses to pruning were hypothesized and need to be explored with specific studies. Second, the objective of this study was to decipher the vegetative responses of one mango cultivar to pruning over two years in order to evaluate their consistency across years. Based on these results, it would be interesting to analyze the responses of other cultivars and to identify common and cultivar-specific responses. Third, the response to pruning in terms of reproduction (flowering and fruiting) should also be studied. This can be considered directly through the effects of pruning intensity and severity on reproduction, and indirectly through the effects of the characteristics of vegetative growth induced by pruning on reproduction. Fourth, vegetative responses to pruning may be integrated into a functional-structural mango tree model (Boudon et al., 2017) in order to account for this cultivation practice and its effects

on tree development and yield. Finally, these results may be useful to improve the pruning techniques of the mango tree.

Funding

This work was carried out as part of the Cirad DPP COSAQ agronomical research program (period: 2015-2018) funded by a grant from European Union (ERDF) and the Conseil Régional de La Réunion, and as part of the ECOVERGER project. This action is led by the Ministry for Agriculture and Food and the Ministry for an Ecological and Solidary Transition, with the financial support of the French Biodiversity Agency on “Resistance and Pesticides” research call, with the fees for diffuse pollution coming from the Ecophyto plan.

Acknowledgements

The authors would like to thank Muriel Sinatamby, Olivier Ferrere, Doralice Jessu, Gilles Maillot and Bruno Maillot for their assistance during fieldwork.

References

Albarracín, V., Hall, A.J., Searles, P.S., and Rousseaux, M.C. (2017). Responses of vegetative growth and fruit yield to winter and summer mechanical pruning in olive trees. *Sci. Hortic.* 225, 185–194. doi: 10.1016/j.scienta.2017.07.005

Avilán, L., Martínez, G., Marín, R.C., Rodríquez, M., Ruíz, J., and Escalante, H. (2003). Square and pyramidial pruning effects on mango production. *Agron. Trop.* 53, 239–257.

Berman, M.E., and DeJong, T.M. (2003). Seasonal patterns of vegetative growth and competition with reproductive sinks in peach (*Prunus persica*). *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 78, 303–309. doi: 10.1080/14620316.2003.11511622

Bhagawati, R., Bhagawati, K., Kumar Choudhary, V., Rajkhowa, D.J., and Sharma, R. (2015). Effect of pruning intensities on the performance of fruit plants under mid-hill condition of Eastern Himalayas: case study on Guava. *Int. Lett. of Nat. Sci.* 46, 46–51. doi: 10.18052/www.scipress.com/ILNS.46.46

Booker, J., Chatfield, S., and Leyser, O. (2003). Auxin acts in xylem-associated or medullary cells to mediate apical dominance. *Plant Cell* 15, 495–507. doi: 10.1105/tpc.007542

Boudon F., Jestin A., Fernique P., Lauri P- É., Dambreville A., Guédon Y., and Normand F. (2017). The role of structural and temporal factors in the architectural development of the mango tree: evidences from simulation. *Acta Hortic,* 1160, 83-90.

Capelli, M., Lauri, P.-É., and Normand, F. (2016). Deciphering the costs of reproduction in Mango – vegetative growth matters. *Front. Plant Sci*. 7:1531. doi: 10.3389/fpls.2016.01531

Casal, J.J., Sanchez, R.A., and Gibson, D. (1990). The significance of changes in the red/far-red ratio, associated with either neighbour plants or twilight, for tillering in *Lolium multiflorum* Lam. *New Phytol.* 116, 565–572. doi: 10.1111/j.1469-8137.1990.tb00540.x

Champagnat, P. (1965). Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons: dominance apicale et phénomènes analogues. *Enc. Plant Physiol.* 15, 1106-1164.

Cline, M.G., and Sadeski, K. (2002). Is auxin the repressor signal of branch growth in apical control? *Am. J. Bot.* 89, 1764–1771. doi: 10.3732/ajb.89.11.1764

Connor, D.J., and Fereres, E. (2005). The physiology of adaptation and yield expression in olive. *Hortic. Rev.* 31, 155–229.

Costes ,E., Fournier, F., and Salles, J.C. (2000). Changes in primary and secondary growth as influenced by crop load in 'Fantasme' apricot trees. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 75, 510–519. https://doi.org/10.1080/14620316.2000.11511277

Dambreville, A., Lauri, P.-É., Trottier, C., Guédon, Y., and Normand, F. (2013a). Deciphering structural and temporal interplays during the architectural development of mango trees. *J. Exp. Bot.* 64, 2467–2480. doi: 10.1093/jxb/ert105

Dambreville, A., Normand, F., and Lauri, P.-É. (2013b). Plant growth co-ordination in natura: a unique temperature-controlled law among vegetative and reproductive organs in mango. *Funct. Plant Biol.* 40, 280-291. doi: 10.1071/FP12243

Dambreville, A., Lauri, P.-É., Normand, F., and Guédon, Y. (2015). Analysing growth and development of plants jointly using developmental growth stages. *Ann. Bot.* 115, 93–105. doi: 10.1093/aob/mcu227

Davenport, T.L. (2006). Pruning strategies to maximize tropical mango production from the time of planting to restoration of old orchards. *HortScience* 41, 544–548.

Dun, E.A., Ferguson, B.J., and Beveridge, C.A. (2006). Apical dominance and shoot branching. Divergent opinions or divergent mechanisms? *Plant Physiol.* 142, 812–819. doi: 10.1104/pp.106.086868

Evers, J.B., Vos, J., Andrieu, B., and Struik, P.C. (2006). Cessation of tillering in spring wheat in relation to light interception and red : far-red ratio. *Ann Bot.* 97, 649–658. doi: 10.1093/aob/mcl020

Fox, J., and Weisberg, S. (2011). A R companion to applied regression. Sage Publication.

Fumey, D., Lauri, P.- É., Guedon, Y., Godin, C., and Costes, E. (2011). How young trees cope with removal of whole or parts of shoots: An analysis of local and distant responses to

pruning in 1-year-old apple (Malus xdomestica; Rosaceae) trees. *Am. J. Bot.* 98, 1737–1751. doi: 10.3732/ajb.1000231

Gaaliche, B., Lauri, P-É., Trad, M., Costes, E., and Mars, M. (2011). Interactions between vegetative and generative growth and between crop generations in fig tree (*Ficus carica* L.). *Sci. Hortic.* 131, 22–28.

Gerbaud, P. (2015). Dossier mangue. *FruiTrop* 230, 26–70.

Girault, T., Bergougnoux, V., Combes, D., Viemont, J.-D., and Leduc, N. (2008). Light controls shoot meristem organogenic activity and leaf primordia growth during bud burst in *Rosa* sp. *Plant, Cell Environ.* 31, 1534–1544. doi: 10.1111/j.1365-3040.2008.01856.x

Girault, T., Abidi, F., Sigogne, M., Pelleschi-Travier, S., Boumaza, R., Sakr, S., and Leduc, N. (2010). Sugars are under light control during bud burst in *Rosa* sp.: Photocontrol of sugars during bud burst. *Plant, Cell Environ.* 33, 1339-1350. doi: 10.1111/j.1365-3040.2010.02152.x

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

Henry, C., Rabot, A., Laloi, M., Mortreau, E., Sigogne, M., Leduc, N., Lemoine, R., Sakr, S., Vian, A., and Pelleschi-Travier, S. (2011). Regulation of RhSUC2, a sucrose transporter, is correlated with the light control of bud burst in *Rosa* sp.: Sucrose transporter role in bud burst. *Plant, Cell Environ.* 34, 1776–1789. doi: 10.1111/j.1365-3040.2011.02374.x

Hothorn, T., Bretz, F., and Westfall, P. (2008). Simultaneous inference in general parametric models. *Biom. J.* 50, 346–363. doi: 10.1002/bimj.200810425

Issarakraisila, M., Considine, J.A., and Turner, D.W. (1991). Pattern of vegetative and reproductive growth of mango trees in a warm temperate region of Western Australia. *Acta Hortic.* 291, 188-197.

Issarakraisila, M., Considine, J.A., and Turner, D.W. (1997). Vegetative and reproductive growth aspects of mango growing in a mediterranean climate in western Australia. *Acta Hortic.* 455, 56-63.

Jonkers, H. (1962). Pruning young apple trees and bending of branches. *Proc. XVIth Int. Hortic. Congr.* 3, 441–443.

Jonkers, H. (1982). Testing Koopmann's rules of apple tree pruning. *Sci. Hortic*. 16, 209–215. doi: 10.1016/0304-4238(82)90069-3

Lauri, P.-É., and Térouanne, É. (1999). Effects of inflorescence removal on the fruit set of the remaining inflorescences and development of the laterals on one year old apple (*Malus*

Rapport-Gratuit.com

domestica Borkh) branches. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 74, 110–117. doi: 10.1080/14620316.1999.11511082

Lauri, P-É., and Trottier, C. (2004). Patterns of size and fate relationships of contiguous organs in the apple (*Malus domestica*) crown. *New Phytol.* 163, 533–546. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01136.x

Liang, J., Zhao, L., Challis, R., and Leyser, O. (2010). Strigolactone regulation of shoot branching in chrysanthemum (Dendranthema grandiflorum). *J. Exp. Bot.* 61, 3069–3078. doi: 10.1093/jxb/erq133

Lobit, P., Soing, P., Génard, M., and Habib, R. (2001). Effects of timing of nitrogen fertilization on shoot development in peach (*Prunus persica*) trees. *Tree Physiol.* 21, 35–42.

Lovatt, C.J. (2010). Alternate bearing of 'Hass' avocado. *Calif. Avocado Soc. Yearb*. 93, 125-140.

Médiène, S., Jordan, M.O., Pagès, L., Lebot, J., and Adamowicz, S. (2002). The influence of severe shoot pruning on growth, carbon and nitrogen status in young peach trees (*Prunus persica*). *Tree Physiol.* 22, 1289–1296.

Menzel, C.M., and Le Lagadec, M.D. (2017). Can the productivity of mango orchards be increased by using high-density plantings? *Sci. Hortic.* 219, 222–263. doi: 10.1016/j.scienta.2016.11.041

Mukherjee, S.K., and Litz, R.E. (2009). "Introduction : botany and importance," in The Mango, Botany, Production and Uses, 2nd Edn, ed. R.E. Litz (Seattle,WA: CAB International),1–18.

Negrón, C., Contador, L., Lampinen, B.D., Metcalf, S.G., Guédon, Y., Costes, E., and DeJong, T.M. (2015). How different pruning severities alter shoot structure: a modelling approach in young 'Nonpareil' almond trees. *Funct. Plant Biol.* 42, 325-335. https://doi.org/10.1071/FP14025

Niklas, K.J. (2005). Modelling below- and above-ground biomass for non-woody and woody plants. *Ann. Bot.* 95, 315–321. doi: 10.1093/aob/mci028

Normand, F., and Habib, R. (2001). Nitrogen fertilisation induces floriferous flush in strawberry guava (*Psidium cattleianum*). *Agronomie* 21 (8), 735-742. doi: 10.1051/agro:2001102

Normand, F., Bissery, C., Damour, G., and Lauri, P.-É. (2008). Hydraulic and mechanical stem properties affect leaf-stem allometry in mango cultivars. *New Phytol.* 178, 590–602. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02380.x

Normand, F., Bello, A.K.P., Trottier, C., and Lauri, P.-É. (2009). Is axis position within tree architecture a determinant of axis morphology, branching, flowering and fruiting? An essay in mango. *Ann. Bot.* 103, 1325–1336. doi: 10.1093/aob/mcp079

Normand, F., and Lauri, P.-É. (2012). Assessing allometric models to predict vegetative growth of mango (*Mangifera indica*; Anacardiaceae) at the current-year branch scale. *Am. J. Bot.* 99, 425–437. doi: 10.3732/ajb.1100249

Normand, F., Capelli, M., and Lauri, P.-É. (2016). The costs of reproduction in plants: a novel approach to study irregular bearing of fruit crops. *Acta Hortic.* 1130, 207-213.

Oosthuyse, S. (1994). Pruning of Sensation mango trees to maintain their size and effect uniform and later flowering. *South Afri. Mango Grow. Assoc. Yearb.* 14, 1-6.

Oosthuyse, S. (1997). Flowering synchronization of Sensation mango trees by winter pruning. *Afri. Mango Grow. Assoc. Yearb* 17, 47-52.

R Development Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. https://www.r-project.org/

Rabot, A., Henry, C., Ben Baaziz, K., Mortreau, E., Azri, W., Lothier, J., Hamama, L., Boummaza, R., Leduc, N., Pelleschi-Travier, S., Le Gourrierec, J., and Sakr, S. (2012). Insight into the role of sugars in bud burst under light in the Rose. *Plant Cell Physiol.* 53, 1068–1082. doi: 10.1093/pcp/pcs051

Reddy, Y.T.N., and Kurian, R.M. (2011). Studies on rejuvenation of old, unproductive 'Alphonso' mango trees in orchards. *J. Hortic. Sci.* (India) 6, 145–147.

Schaffer, B., and Gaye, G.O. (1989). Effects of pruning on light interception, specific leaf density and leaf chlorophyll content of mango. *Sci. Hortic.* 41, 55–61. doi: 10.1016/0304-4238(89)90049-6

Scholefield, P.B., Oag, D.R., and Sedgley, M. (1986). The relationship between vegetative and reproductive development in the mango in northern Australia. *Aust. J. Agric. Res.* 37, 425-433.

Sharma, R.R., Singh, R., and Singh, D.B. (2006). Influence of pruning intensity on light penetration and leaf physiology in high-density orchards of mango trees. *Fruits* 61, 117–123. doi: 10.1051/fruits:2006010

Thimann, K.V., and Skoog F. (1933). Studies on the growth hormones of plants. III. The inhibition action of growth substance on bud development. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, USA 19, 714–716.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Uddin, M.S., Hossain, M.F., Islam, M.S., Hossain, M.M., and Uddin, M.S. (2014). Effect of post-harvest pruning on the control of tree size and yield of mango. *Bull. Inst. Trop. Agr.*, Kyushu Univ. 37, 41–46. doi: 10.11189/bita.37.41

Wilson, B.F. (2000). Apical control of branch growth and angle in woody plants. *Am. J. Bot.* 87, 601–607.

Yeshitela, T., Robbertse, P.J., and Stassen, P.J.C. (2005). Effects of pruning on flowering, yield and fruit quality in mango (*Mangifera indica*). *Aust. J. Exp. Agric.* 45, 1325-1330. doi: 10.1071/EA03185

Table 3: Effects of the factors studied at the scale of pruned and unpruned growth units (GUs) on the structural and temporal variables describing vegetative growth after pruning, and comparison of pruned and unpruned GUs. The sign + or – indicates a significantly positive or negative effect, respectively, of the factor on the response variable; ns indicates a non-significant effect. The sign = indicates that the factor did not affect the response variable (no statistical test). A positive effect indicates that the response variable increased with pruning intensity or pruning severity. For growth unit position, A > L indicates that the value of the response variable was higher on apical than on lateral GUs. For the factor "GU diameter", the upper part indicates a significantly positive (+) or negative (-) relationship with the response variable, and the lower part indicates whether or not this relationship was affected by pruning intensity and severity. For the comparison of pruned and unpruned GUs, a positive effect indicates that the value of the response variable was higher on pruned GUs than on unpruned GUs. Year-specific results are given when they differed among years. na: analysis not carried out because of limited or unbalanced data.

Response variables	Pruned growth units			Unpruned growth units					Pruned *vs.* unpruned GUs
	Pruning intensity	Pruning severity	GU diameter	Pruning intensity	GU diameter	GU position	Distance to the closest pruned GU	Number of close pruned GUs	
Burst rate	+	+	+ Intensity: + Severity: ns	+	ns (2016) + (2017) Intensity: +	ns	- Intensity: ns	+ Intensity: ns	+
Vegetative growth intensity	ns	+	+ Intensity: ns Severity: +/- (2016) ns (2017)	ns	+ Intensity: ns (2016) + (2017)	A > L	ns	ns	+
Total leaf area produced	+	+	+ Intensity: + Severity: ns	ns (2016) + (2017)	+ Intensity: +	ns	- Intensity: +	+ Intensity: ns	+
Vegetative growth dynamics:									
- nb flushes	= (2016) - (2017)	=	na	= (2016) - (2017)	na	na	na	na	=
- duration	-	- (2016) = (2017)	na	-	na	na	na	na	+ (2016) = (2017)
- earliness	- (2016) = (2017)	+ (2016) = (2017)	na	=	na	na	na	na	- (2016) = (2017)

Supplementary Data

Figure S1: Average burst rate of unpruned growth units (GUs) according to pruning intensity (C: unpruned control trees; LP: lightly pruned trees; HP: intensely pruned trees) and to basal diameter of the unpruned GUs in 2017. Lines represent the regressions of burst rate on the basal diameter of the unpruned GUs for each pruning intensity. Points represent the average burst rate observed per class of diameter of 0.5 mm. Numbers above or below the points correspond to sample size. Only sample sizes larger than 4 GUs are represented.

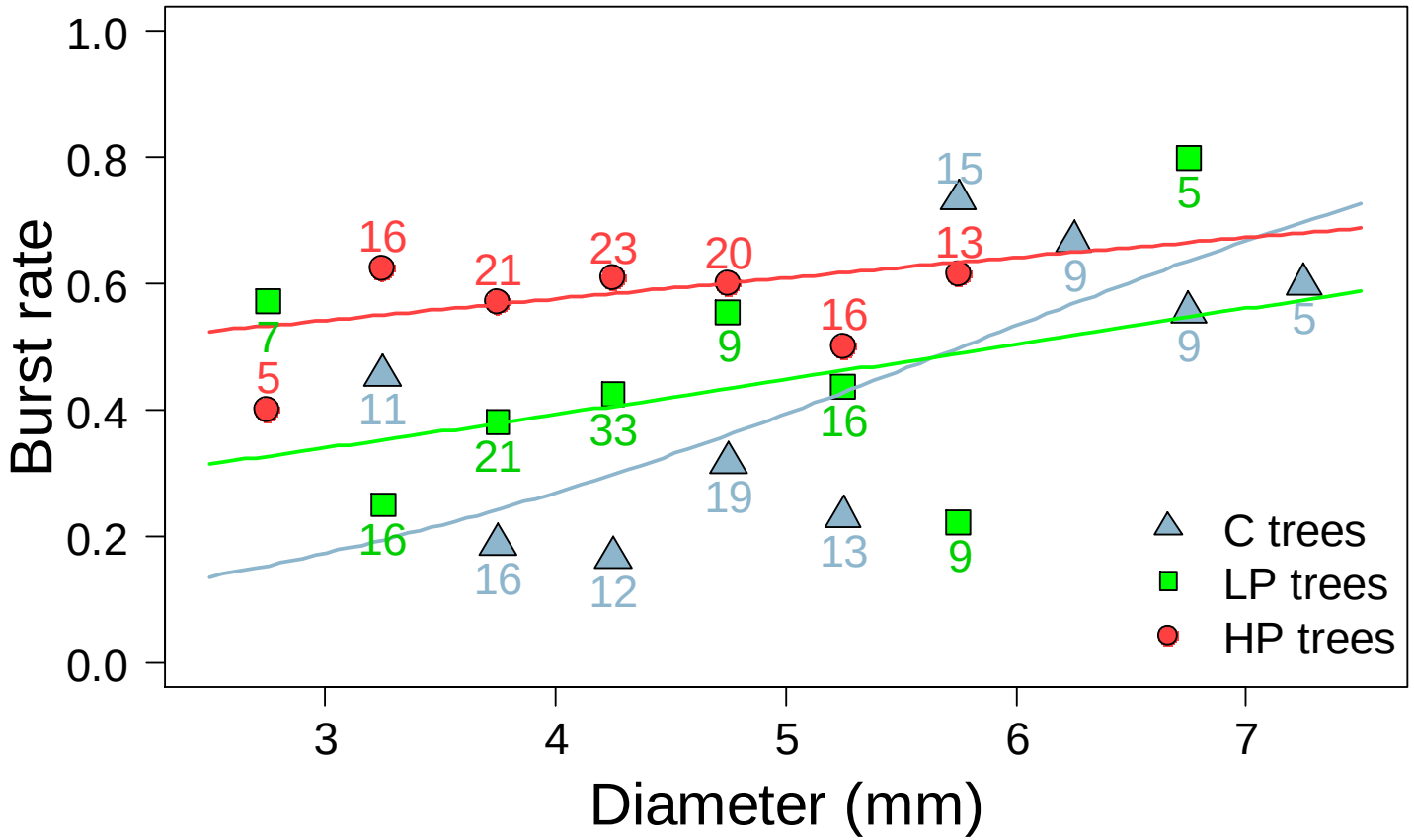
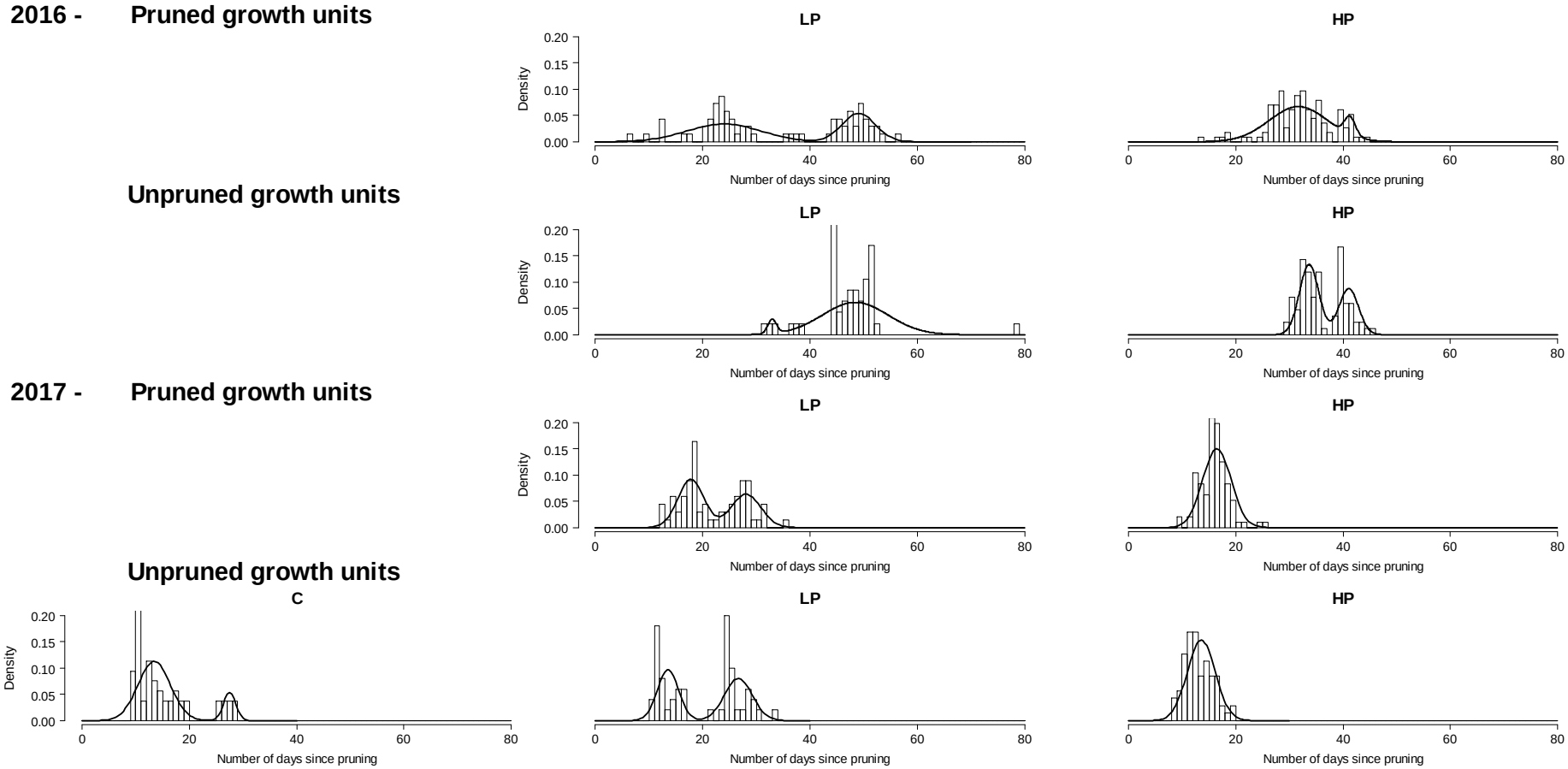


Figure S2: Actual data and modeled vegetative growth dynamics of pruned and unpruned growth units (GUs) according to pruning intensity (C: unpruned control trees; LP: lightly pruned trees; HP: intensely pruned trees) in 2016 and 2017. Curves represent the distributions of the duration between the date of pruning and the date of burst of the first daughter GU, fitted with a mixture of Gaussian models.



II. Effet de la taille sur la floraison, la fructification et le rendement

INTRODUCTION :

La taille est une pratique culturale importante pour la conduite des arbres fruitiers. Elle permet notamment de contrôler la hauteur des arbres, d'augmenter l'interception lumineuse sur l'ensemble de la canopée et de faciliter les opérations culturales et la récolte des fruits. Cependant, la réaction des arbres à la taille est difficile à prévoir. En effet, selon les espèces et les études, le rendement sur les arbres taillés peut être supérieur (Avilán et al., 2003; Reddy et Kurian, 2011; Bhagawati et al., 2015), similaire (Oosthuyse, 1994; Albarracín et al., 2017) ou inférieur (Oosthuyse, 1997a; McFadyen et al., 2011) à ceux d'arbres non taillés. Ces différentes réponses du rendement à la taille ont été observées au sein d'une même espèce telle que le manguier (Menzel et Le Lagadec, 2017).

Plusieurs processus participent à l'élaboration du rendement : i) le nombre d'axes dans la canopée pouvant potentiellement fleurir, ii) le taux et l'intensité de floraison de ces axes, iii) le taux et l'intensité de fructification des axes ayant fleuri et iv) le poids des fruits. La taille pourrait avoir un effet positif ou négatif sur chacun de ces processus. Premièrement, la taille supprime un certain nombre d'axes qui auraient pu porter des fruits mais elle stimule la croissance végétative (Marini, 2003; Davenport, 2009; Fumey et al., 2011; Elkhishen, 2015), régénérant de nouveaux axes. Ceci suggère que le nombre d'axes au moment de la floraison pourrait être inférieur, similaire ou supérieur au nombre d'axes présents avant la taille. Deuxièmement, la taille diminue la surface foliaire de l'arbre, affectant négativement la photosynthèse, mais elle augmente l'interception lumineuse des branches, notamment dans le centre et les parties basses de la canopée, augmentant l'activité photosynthétique des feuilles restantes (Schaffer et Gaye, 1989; Ferree et Schupp, 2003; Sharma et al., 2006). Or, la disponibilité en carbone et la production de photoassimilats affectent la floraison et la fructification (Goldschmidt et Golomb, 1982; Davenport et al., 2006; Capelli, 2017) et la croissance et le poids des fruits (Davie et Stassen, 1997; Chacko et al., 1982; Léchaudel et al., 2005). Troisièmement, la taille affecte les caractéristiques morphologiques, structurelles et temporelles des axes. Or, la croissance végétative impacte la floraison et la fructification qui suivent (Lauri et Trottier, 2004; Normand et al., 2009; Gaaliche et al., 2011; Dambreville et al., 2013; Capelli et al., 2016).

De nombreux arbres fruitiers tropicaux sont sujets aux asynchronismes reproducteurs (Bawa, 1983; Ims, 1990), c'est-à-dire à un étalement des différents stades phénologiques inter et intra-arbres (Dambreville et al., 2015). Ces asynchronismes peuvent être problématiques puisqu'ils conduisent à une protection phytosanitaire sur de plus longues périodes et causent une hétérogénéité des stades de maturité des fruits à la récolte. Une meilleure synchronisation est souvent recherchée par les producteurs pour faciliter la conduite des vergers. Or, les asynchronismes reproducteurs intra-arbres sont liés à la présence d'axes qui n'ont pas le même stade de maturité (Ramírez et al., 2010). Plusieurs études ont montré que la taille avait tendance à synchroniser la croissance végétative (Oosthuyse, 1994; Davenport, 2006; Persello

et al., 2019) La floraison et la récolte des fruits pourraient donc également être plus synchrones sur les arbres taillés.

Le manguier est une espèce d'importance économique et nutritionnelle en milieux tropical et subtropical. Pourtant, les effets de la taille sur sa reproduction ont peu été étudiés. Certaines études se sont intéressées aux effets de la taille sur le rendement (Asrey et al., 2013; Reddy et Kurian, 2015) ou sur la floraison à l'échelle de l'arbre (Gopu et al., 2014; Uddin et al., 2014; Elkhishen, 2015) mais peu d'études ont été réalisées à l'échelle de l'axe (Singh et al., 2010; Elkhishen, 2015), et les caractéristiques de ces axes n'ont pas été pris en compte. C'est pourquoi l'étude est centrée sur le manguier. L'objectif de notre étude est de comprendre plus finement les effets de la taille sur certains processus élémentaires qui participent à l'élaboration du rendement du manguier, à savoir ceux relatifs à la floraison et à la fructification. Pour cela, différents degrés de taille ont été appliqués à l'échelle de l'arbre et de l'axe, et la floraison et la fructification ont été caractérisées en termes d'occurrence, d'intensité (floraison) et de temporalité à l'échelle de l'axe (en distinguant différentes populations d'axes) et à l'échelle globale de l'arbre.

MATERIELS ET METHODES :

Matériel végétal

L'étude a été menée en 2016 et en 2017 sur la station expérimentation du Centre de coopération International en Recherche Agronomique pour le Développement (Cirad) à Saint-Pierre, à la Réunion (21°19'S, 55°29'E, 125 m a.s.l) sur les manguiers de la variété Cogshall. La croissance végétative a été caractérisée par des flushes correspondant à de courtes périodes de croissance pendant lesquelles se développent des unités de croissance (UC). Une unité de croissance est définie comme la portion d'un axe qui se développe pendant une période ininterrompue d'extension (Hallé et Martin, 1968). La description topologique et temporelle entre les UCs adjacentes fait appel à des termes de généalogie : une UC mère peut porter une ou plusieurs UCs filles, qui elles-mêmes deviennent des UCs mères qui produisent des UCs filles.

La taille a été caractérisée par deux facteurs : la sévérité de taille et l'intensité de taille. La sévérité de taille est définie à l'échelle de l'axe comme la profondeur de taille le long de l'axe. Trois modalités ont été considérées, en taillant un (n1), deux (n2) ou trois (n3) étages de croissance depuis l'apex. L'intensité de taille est définie à l'échelle de l'arbre comme la quantité de masse fraîche retirée par unité de volume de la canopée. Quatre modalités ont été considérées : les arbres non taillés C, faiblement taillés LP (0.14 ± 0.02kg/m3 kg de biomasse retirée par m^3 de canopée), modérément taillés MP (0.30 ± 0.06 kg de biomasse retirée par m^3 de canopée ; uniquement en 2016) et intensément taillés HP (0.51 ± 0.05 kg de biomasse retirée par m^3 de canopée).

Chaque modalité d'intensité de taille a été répétée sur 4 arbres, avec un total de 12 arbres, échantillonnés aléatoirement dans le verger. Les arbres ont été taillés le 14 janvier 2016 et 1er et 2 février 2017. Différents arbres ont été taillés chaque année.

Dans une précédente étude, les effets de la taille sur la croissance végétative ont été étudiés localement, sur des axes taillés, et à distance, sur des axes non taillés, en termes d'occurrence, d'intensité, de surface foliaire produite et de dynamique. Le protocole de taille et le suivi de la croissance végétative sont détaillés dans Persello et al., 2019. Du fait de

l'absence de floraison en 2017 probablement due à des conditions climatiques défavorables, seule l'étude de la reproduction de 2016 est présentée ici.

Collecte des données

La floraison et la fructification du manguier étant terminales (Hallé et al., 1978; Davenport, 2009), c'est-à-dire qu'elles se produisent sur des UCs à l'extrémité de l'arbre à la fin de la croissance végétative, seules les UCs en position terminale ont été étudiées.

Echantillon n°1. Sur chaque arbre, la floraison et la fructification ont été suivies sur toutes les UCs filles issues des 30 UCs taillées (10 UCs par niveau de sévérité - excepté pour les arbres non taillés) et des 30 UCs non taillées suivies pendant la croissance végétative. La floraison et la fructification des UCs taillées et non taillées qui n'ont pas donné de filles après la taille ont été également suivies. Ce premier échantillon d'UCs permet de déterminer les effets locaux et distants de la taille sur la reproduction à l'échelle de l'UC. Les effets locaux sont étudiés sur les UCs filles des UCs taillées (UCt-f) ainsi que sur les UCs taillées n'ayant pas débourré (UCt). Les effets distants sont étudiés sur les UCs filles des UCs non taillées (UCnt-f) ainsi que sur les UCs non taillées n'ayant pas débourré (UCnt). Les UCnt ont en plus été différenciées selon leur âge car il a été montré que l'âge de l'UC peut avoir un effet sur la floraison (Davenport, 2006; Dambreville et al., 2013). Elles ont été classées en deux groupes : les UCs anciennes (UCnt18) et les UCs jeunes (UCnt10). Les UCs anciennes (UCnt18) sont celles qui sont apparues avant le cycle de floraison précédent et qui ont plus de 18 mois au moment de la floraison. Elles se caractérisent au moment de l'échantillonnage par des feuilles vertes foncées et par des axes lignifiés de couleur marron. La plupart de ces UCs ont déjà fleuri au cycle de floraison précédent et n'ont plus de bourgeon terminal. Les UCs jeunes (UCnt10) sont celles qui se sont développées pendant la croissance végétative précédant la taille et qui ont moins de 10 mois au début de la floraison. Elles sont caractérisées par des feuilles souples de couleur verte claire et des axes verts non lignifiés. Les différentes populations d'UCs étudiées ont été récapitulées sur la Figure 1 et leur période de débourrement est représentée en Annexe 1.

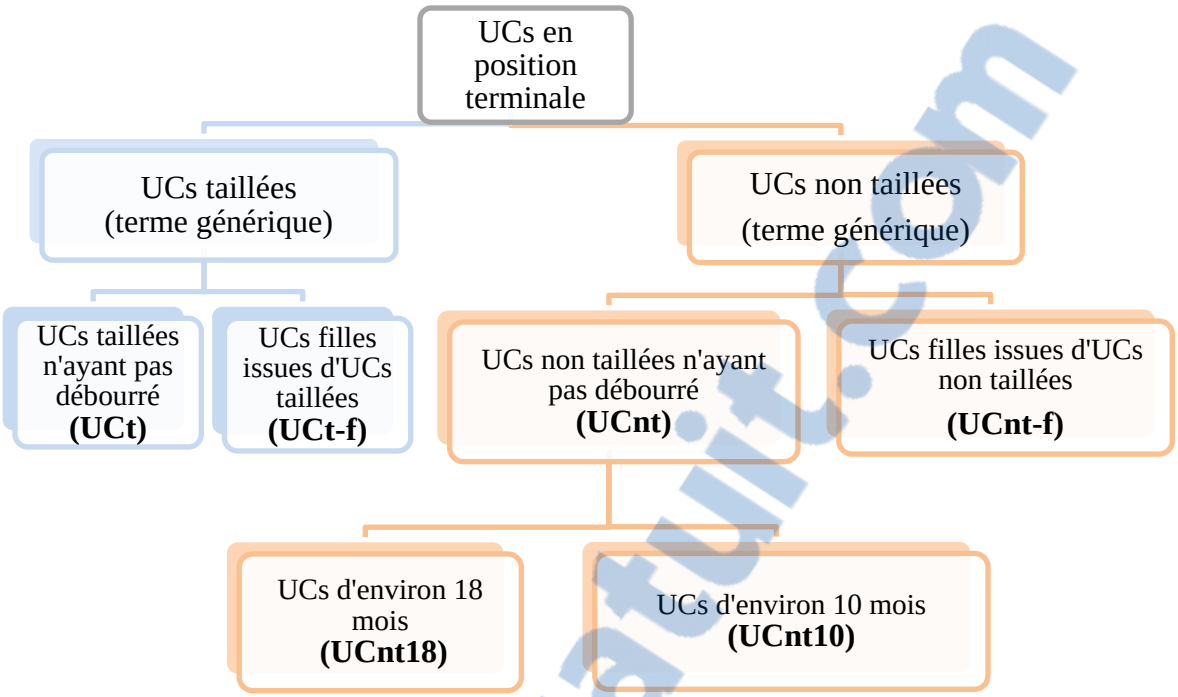


Figure 1 : Présentation des différentes populations d'unités de croissance (UCs) terminales étudiées

Echantillon n°2. L'échantillon n°1 n'est pas représentatif des proportions des différentes populations d'UCs terminales (i.e, UCnt, UCnt-f, UCt, UCt-f) dans l'arbre, car l'échantillonnage initial avait été réalisé afin d'avoir des effectifs équilibrés entre les UCs taillées et les UCs non taillées (Persello et al., 2019). Afin i) d'estimer la proportion de chaque type d'UCs dans l'arbre, ii) d'estimer la floraison et la fructification moyennes à l'échelle de l'arbre et iii) d'étudier la relation entre la floraison, la fructification et les rendements à l'échelle de l'arbre ; un second échantillon représentatif de la population d'UCs terminales dans l'arbre a donc été suivi. Ce second échantillon est constitué de 60 UCs terminales réparties de façon homogène tout autour de la canopée et échantillonnées aléatoirement. Elles ont été échantillonnées et étiquetées sur chaque arbre durant la période de repos végétatif précédent la floraison. Nous avons distingué les UCs taillées (UCt), les UCs non taillées (UCnt), les UC filles d'UC taillées (UCt-f) et les UC filles d'UCs non taillées (UCnt-f).

Pendant la période de floraison, qui s'étend de juillet à octobre, un suivi a été réalisé chaque semaine afin de relever la date de floraison des UCs échantillonnées. La date de floraison retenue correspond à la date d'apparition de l'inflorescence, soit le stade phénologique C (Dambreville et al., 2015). Ce stade a été choisi car il ne dure qu'un seul jour. L'erreur dans la détermination de la date de floraison est donc faible. Le nombre d'inflorescences par UC a été déterminé à partir de ces relevés.

De décembre à mars, la totalité des fruits ont été récoltés sur les arbres suivis. Les récoltes ont été faites deux à trois fois par semaine et les fruits ont été récoltés au stade « point jaune », qui est le stade de récolte optimal pour la commercialisation de la variété Cogshall. Il se reconnaît par l'apparition de la couleur jaune au niveau de l'apex du fruit (Léchaudel et Joas, 2006; Vincenot et Normand, 2009). Chaque fruit a été pesé individuellement et sa date de récolte a été relevée. Les fruits portés par les UCs suivies des deux échantillons ont été

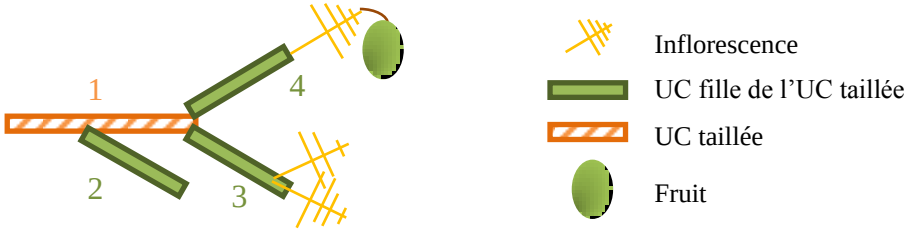
Rapport-Gratuit.com

spécifiquement identifiés. Ces relevés ont permis de déterminer le nombre de fruits par UC (et non par inflorescence).

Analyses des données :

Echantillon n°1. Les analyses statistiques ont été réalisées à l'échelle de l'UC terminale. La floraison a été étudiée en considérant deux variables réponses : i) l'occurrence de la floraison (ou taux de floraison) qui est une variable binomiale prenant deux valeurs, 0 si l'UC considérée n'a pas fleuri et 1 si l'UC a donné au moins une inflorescence, et ii) l'intensité de floraison, qui est une variable discrète correspondant au nombre d'inflorescences portées par l'UC (uniquement pour les UCs florifères). La fructification a été étudiée à l'échelle de l'UC florifère en considérant une seule variable réponse : l'occurrence de la fructification (ou taux de fructification) qui correspond à une variable binomiale prenant deux valeurs, 0 si l'UC florifère n'a pas donné de fruit et 1 si elle a donné au moins un fruit. L'intensité de fructification (i.e., le nombre de fruits produits par UC fructifère) n'a pas fait l'objet d'analyse du fait des faibles effectifs d'UCs fructifères. Les facteurs considérés pour expliquer la variabilité de ces variables réponses sont l'intensité de taille et la sévérité de taille pour les UCs taillées et l'intensité de taille et le type d'UC (UCnt-f, UCnt10, UCnt18) pour les UCs non taillées. Les effectifs d'UCs entre les différentes modalités de facteurs sont déséquilibrés (et parfois très faibles) car la croissance végétative des UCs taillées et non taillées varie avec l'intensité et la sévérité de taille (Persello et al., 2019). Ces effectifs ont été indiqués dans la partie résultats.

Premièrement pour les UC taillées, les effets de chacun des deux facteurs (intensité et sévérité de taille) et de leur interaction ont été testés sur chaque variable réponse pour les UC filles (UCt-f) et sur l'occurrence et l'intensité de la floraison seulement pour les UCs n'ayant pas débourrées (UCt). Les effectifs des UCt fructifères étaient insuffisants pour permettre une analyse de la fructification (seulement 2 UCt ont fructifié). En plus de l'analyse à l'échelle de l'UC terminale, la floraison et la fructification ont été étudiées à l'échelle de l'ensemble des UCs filles d'une UC taillée (Figure 2). Il s'agit de tester si l'augmentation du nombre d'UCs filles avec la sévérité de taille sur les UCs taillées ayant débourrées (Persello et al., 2019) conduit à une plus forte floraison et fructification des UCs taillées. L'effet de la sévérité de taille a donc été testé sur l'occurrence de la floraison et de la fructification et sur l'intensité de floraison des UCs taillées qui ont donné au moins une UC fille. L'occurrence de la floraison (fructification) est une variable binomiale prenant deux valeurs, 0 si aucune des UCs filles de l'UC taillée n'a fleuri (fructifié) et 1 si au moins une de ses UCs filles a fleuri (fructifié). L'intensité de floraison est une variable discrète qui correspond à la somme des inflorescences portées sur l'ensemble des UCs filles de l'UC taillée (uniquement pour les UCs florifères). Deuxièmement pour les UC non taillées, les effets de chacun des deux facteurs (intensité de taille et type d'UC) et de leur interaction ont été testés sur chaque variable réponse à l'échelle de l'UC terminale. L'effet de l'intensité de taille sur ces variables a également été testé séparément sur chaque type d'UCs pour mieux comprendre l'effet de la taille sur chaque population d'UCs présente sur les arbres. Troisièmement, l'occurrence et l'intensité de la floraison et l'occurrence de la fructification des UCs filles des UCs taillées (UCt-f) ont été comparées à celles des UCs non taillées (UCnt-f) pour chaque modalité d'intensité de taille.



UC	floraison occurrence	floraison intensité	occurrence de fructification
1	1	3	1
2	0	-	-
3	1	2	0
4	1	1	1

Figure 2 : Etude de la floraison et de la fructification à l'échelle de l'unité de croissance (UC) et à l'échelle de l'ensemble des UCs filles d'une UC taillée

La temporalité de la floraison a également été étudiée en considérant trois variables réponses supplémentaires : la dynamique, la durée et le début de la floraison. La dynamique de floraison est une variable discrète correspondant à la durée, en nombre de jours, entre la date de taille et la date de floraison de l'UC (= date d'apparition de la première inflorescence). La floraison se déroule en un, deux ou trois pics qui ont été modélisés par un mélange de lois normales :

$d(t) = p\, N(\mu_1, \sigma_1)(t) + q\, N(\mu_2, \sigma_2)(t) + (1\text{-}p\text{-}q)\, N(\mu_3, \sigma_3)(t)$ [Eq. 1]

où d(t) est la densité au temps t, $N(\mu, \sigma)$ est la loi normale de moyenne μ et d'écart-type σ, et p et q $\in$]0, 1], tels que p+q $\in$]0, 1], sont le poids relatif du premier et second pic respectivement. La durée et le début de la floraison sont des variables discrètes qui correspondent respectivement à la différence, en nombre de jours, entre les quantiles 0.05 et 0.95 et au quantile 0.05 des dates de floraison. Les facteurs considérés pour expliquer la variabilité de ces variables réponses sont l'intensité de taille et la sévérité de taille pour les UCs taillées et l'intensité de taille et le type d'UC (UCnt-f, UCnt10, UCnt18) pour les UCs non taillées. Les effets des facteurs sur ces variables ont été déterminés en ajustant l'équation 1 à chaque combinaison de modalités de facteurs pour les dynamiques de floraison et en calculant les valeurs des variables pour chaque modalité de chacun des facteurs pour la durée et le début de la floraison.

Premièrement pour les UCs taillées, les effectifs des UCt florifères étant insuffisants (seulement 22 UCt ont fleuri), les effets des deux facteurs (intensité et sévérité de taille) sur la dynamique, la durée et le début de la floraison ont été testés uniquement sur les UCt-f. Deuxièmement pour les UCs non taillées, les effectifs des UCnt10 et UCnt18 florifères étant faibles pour les modalités LP à HP, les UCnt10 et UCnt18 ont été regroupées pour ces modalités afin de tester les effets des deux facteurs (intensité et type d'UC) sur la dynamique de floraison. La durée et le début de la floraison sont calculés pour chaque intensité de taille en regroupant les UCnt-f, les UCnt10 et les UCnt18. Elles sont également calculées pour les UCnt-f uniquement, selon chaque intensité de taille. Elles ne sont cependant pas calculées pour les UCnt du fait du faible effectif sur les arbres HP. Troisièmement, la dynamique, la

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

durée et le début de la floraison des UCs filles des UCs taillées (UCt-f) ont été comparés à celles des UCs non taillées (UCnt-f) pour chaque modalité d'intensité de taille.

Echantillon n°2. La proportion de chaque type d'UCs dans l'arbre a été étudiée en considérant le pourcentage d'UCs issues d'UCs taillées (loi binomiale). La floraison et la fructification moyennes à l'échelle de l'arbre ont été étudiées en considérant trois variables réponses : l'occurrence de la floraison, l'intensité de floraison et l'occurrence de la fructification. Ces variables sont définies à l'échelle de l'UC comme celles de l'échantillon n°1. La récolte à l'échelle de l'arbre a été étudiée en considérant trois variables réponses : le nombre de fruits par arbre et le rendement (ou poids total des fruits récoltés) par arbre, qui suivent une loi normale, et le poids individuel des fruits. La distribution du poids des fruits ne suivant pas une loi normale, le test de Kruskal-Wallis a été utilisé pour comparer le poids individuel des fruits par intensité de taille. Le seuil de probabilité a été fixé à P=0.01/6 car les modalités d'intensité de taille sont comparées deux à deux et six comparaisons sont nécessaires. La temporalité de la récolte a également été étudiée en considérant la dynamique, la durée et le début de la récolte. Ces trois variables sont définies comme celles de l'échantillon n°1 mais en considérant la date de récolte du fruit. Les distributions des poids individuels des fruits et des dynamiques de récolte ont été modélisées par un mélange de lois normales (Equation 1).

L'effet de l'intensité de taille a été testé sur l'ensemble de ces variables réponses. Par ailleurs, les corrélations entre le rendement et le taux de floraison des UCs d'une part et le taux de fructification des UCs d'autre part ont également été testés indépendamment de l'intensité de taille.

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R, version 3.2.5 (R Development Core Team, 2016). Sur les échantillons 1 et 2, des modèles linéaires généralisés ont été réalisés, avec la distribution appropriée (binomiale, Poisson, normale), suivis d'une analyse de variance de type II en faisant un test de Wald afin de tester l'effet des différents facteurs sur les variables réponses. Quand un facteur a un effet significatif sur une variable réponse, des tests de comparaisons multiples ont été réalisés avec la fonction glht du package 'multcomp' (Hothorn et al., 2008). Pour l'étude du rendement et du nombre de fruits, ce sont des analyses de variance qui ont été réalisées. Afin de mettre en avant les principaux facteurs affectant les variables réponses, le seuil de significativité a été fixé à P=0.01. Les paramètres de l'Equation 1 modélisant les dynamiques de floraison et de récolte et les distributions des poids moyens de fruits ont été estimés à partir des données avec une méthode non linéaire de minimisation de la log-vraisemblance. Le nombre de pics de ces distributions a été déterminé en comparant des modèles emboités avec des nombres différents de pics par un test de rapport de vraisemblance (Pinheiro et Bates, 2000).

RESULTATS

A) Effets de la taille sur la floraison et la fructification à l'échelle des différentes populations d'UCs de l'arbre (échantillon n°1)

1. Effet de la taille sur le taux de floraison

1.1. UCs taillées qui n'ont pas débourré (UCt)

Les UCt sont représentées par un faible effectif. Cependant, il est intéressant de noter que le taux de floraison de ces UCs n'est pas négligeable et n'est pas affecté par l'intensité de taille (LP : 0.21, MP : 0.28, HP : 0.00 ; P=0.71), ni par la sévérité de taille (n1 : 0.33, n2 : 0.11, n3=0.12 ; P=0.03). Aucune UC n'a fleuri sur les UCt des arbres HP. Cependant, l'effectif est de seulement 10 UCs du fait du fort taux de débourrement des UCs taillées sur les arbres HP. L'interaction entre l'intensité et la sévérité n'est pas significative (P=1.00).

1.2. UCs filles d'UCs taillées (UCt-f)

Le taux de floraison des UCt-f augmente avec l'intensité de taille (LP: 0.18b, MP: 0.25b, HP : 0.41a ; P<0.001) et diminue avec la sévérité de taille (n1 :0.49a, n2 : 0.37a, n3 :0.17b, P<0.001). L'interaction entre l'intensité et la sévérité de taille est significative (P=0.010). Elle s'explique par le fait que le taux de floraison des UCt-f n1 et n3 augmente avec l'intensité de taille mais pas celui des UCt-f n2 (Figure 3).

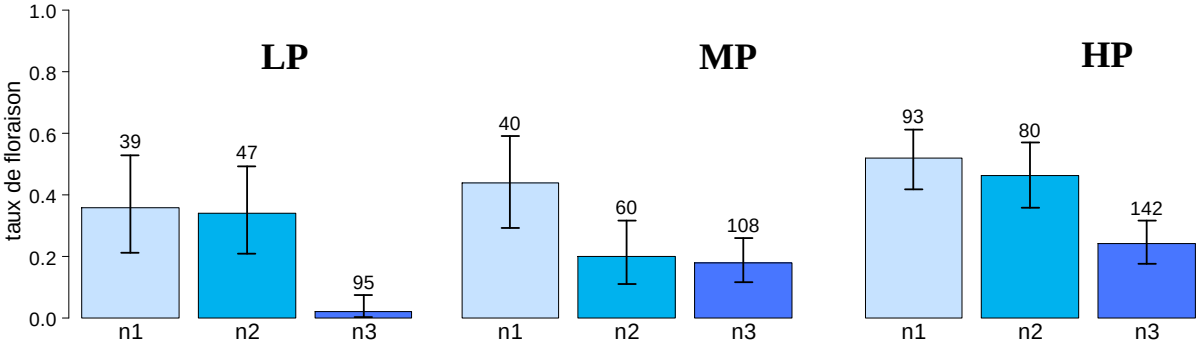


Figure 3: Taux de floraison (moyenne ± intervalle de confiance à 95%) des unités de croissance (UCs) filles des UCs taillées selon la sévérité de taille (n1, n2, n3) pour les arbres faiblement taillés (LP), moyennement taillés (MP) et fortement taillés (HP) en 2016. Les nombres au-dessus des barres correspondent aux effectifs d'UCs.

Bien que le nombre d'UCs filles augmente significativement avec la sévérité de taille (n1 : 2.4±1.2b UCs, n2 :2.3±1.2b UCs, n3 : 3.4±2.0a UCs, P<0.001), à l'échelle de l'ensemble des UCs filles d'une UC taillée le taux de floraison diminue avec la sévérité de taille, les UCs n1 ayant des taux de floraison significativement supérieurs aux UCs n3 (n1 : 0.60a, n2 : 0.41ab, n3 : 0.27b ; P<0.001).

1.3. UCs non taillées (UCnt-f, UCnt10, UCnt18)

Le taux de floraison des UCs non taillées est similaire entre les différentes modalités d'intensité de taille des arbres taillés. Par contre, le taux de floraison des UCs non taillées est significativement supérieur sur les arbres non taillés que sur les arbres intensément taillés (C : 0.79a, LP : 0.62ab, MP: 0.69ab, HP : 0.52b ; P<0.001). Les UCs les plus anciennes (UCnt18)

ont un taux de floraison significativement plus faible que les autres UCs (UCnt-f: 0.71a, UCnt10 : 0.72a, UCnt18: 0.42b ; P<0.001). L'interaction entre les deux facteurs n'est pas significative (P=0.075).

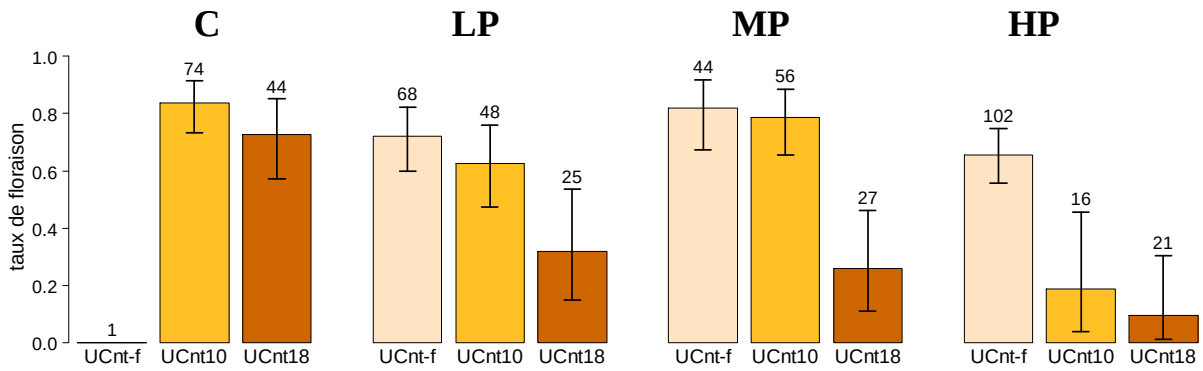


Figure 4 : Taux de floraison (moyenne ± intervalle de confiance à 95%) des unités de croissance (UCs) filles des UCs non taillées échantillonnées au moment de la taille (UCnt-f) et des UCs non taillées échantillonnées au moment de la taille, ayant débourré environ 18 mois (UCnt18) ou 10 mois (UCnt10) avant la floraison pour les arbres non taillés (C), faiblement taillés (LP), moyennement taillés (MP) et fortement taillés (HP) en 2016. Les nombres au-dessus des diagrammes en barre correspondent aux effectifs d'UCs.

L'intensité de taille n'a pas d'effet significatif sur le taux de floraison des UCnt-f (LP: 0.72, MP; 0.82, HP : 0.66 ; P=0.15). Les arbres non taillés n'ont pas été inclus dans l'analyse car l'effectif est seulement de 1 UC ; Figure 4). Par contre le taux de floraison des UCs qui n'ont pas débourré est impacté par l'intensité de taille : le taux de floraison des UCnt10 est significativement supérieur sur les arbres non taillés et modérément taillés que sur les arbres intensément taillés (C : 0.84a, LP : 0.63ab, MP : 0.79a, HP : 0.19b ; P<0.001) et le taux de floraison des UCnt18 est significativement supérieur sur les arbres non taillés que sur les arbres taillés (C : 0.73a, LP : 0.32b, MP : 0.26b, HP : 0.10b; P<0.001 ; Figure 4).

1.4. UCs filles d'UCs taillées (UCt-f) vs. UCs filles d'UCs non taillées (UCnt-f)

Les UCnt-f ont un taux de floraison significativement supérieur aux UCt-f sur les arbres faiblement taillés (UCnt-f: 0.72, UCt-f : 0.18 ; P<0.001), modérément taillés (UCnt-f: 0.82, UCt-f : 0.25 ; P<0.001) et intensément taillés (UCnt-f : 0.66, UCt-f : 0.41 ; P<0.001).

2. Effet de la taille sur le nombre d'inflorescences par UC florifère

2.1. UCs taillées qui n'ont pas débourré (UCt)

L'intensité de taille (LP: 2.4±1.9 inflorescences, MP: 1.9±0.8 inflorescences ; P=0.32) et la sévérité de taille (n1 : 2.3±1.7 inflorescences, n2 : 1.8±0.5 inflorescences, n3 : 2.0±1.4 inflorescences; P=0.70) n'ont a pas d'effet significatif sur le nombre d'inflorescences par UC florifère. L'interaction entre les deux facteurs n'est pas significative (P=0.51). Cependant, les effectifs pour tester ces effets étaient très faibles (entre 2 et 16 UCs).

2.2. UCs filles d'UCs taillées (UCt-f)

Parmi les 214 UCt-f qui ont fleuries, 213 ont eu une seule inflorescence et une seule a eu 2 inflorescences. Ceci explique que l'intensité de taille (P=1) et la sévérité de taille (P=1) n'ont pas d'effet sur le nombre d'inflorescences par UC florifère (Figure 5).

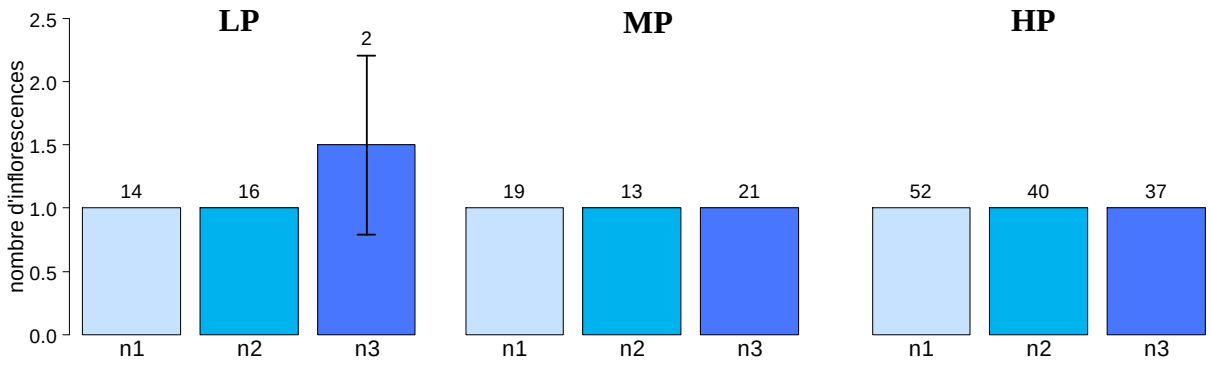


Figure 5 : Nombre moyen d'inflorescences (moyenne ± écart-type) des unités de croissance (UCs) filles d'UCs taillées selon la sévérité de taille (n1,n2,n3) pour les arbres faiblement taillés (LP), moyennement taillés (MP) et intensément taillés (HP). L'absence de barre signifie que l'écart-type est nul. Les nombres au-dessus des diagrammes en barre correspondent aux effectifs d'UCs.

A l'échelle de l'ensemble des UCs filles d'une UC taillée, le nombre d'inflorescences portées par UC taillée florifère est similaire pour chaque modalité de sévérité de taille (n1 : 2.0±1.2, n2 : 2.0±1.1, n3 : 2.2±1.2; P=0.76).

2.3. UCs non taillées (UCnt-f, UCnt10, UCnt18)

L'intensité de taille a un effet significatif sur le nombre d'inflorescences portées par les UCs florifères. Elles ont significativement plus d'inflorescences sur les arbres non taillés que sur les arbres taillés (C : 1.6±1.2a, LP : 1.1±0.5b, MP : 1.1±0.2b, HP : 1.1±0.4b ; P<0.001). Le type d'UCs a également un effet significatif sur le nombre d'inflorescences portées par les UCs florifères (UCnt-f: 1.0±0.2c, UCnt10 : 1.2±0.7b, UCnt18 : 2.1±1.2a ; P<0.001 ; Figure). L'interaction entre ces deux facteurs n'est pas significative (P=0.99).

L'intensité de taille n'a cependant pas d'effet significatif sur le nombre d'inflorescences des UCnt-f (P=1), des UCnt10 (P=0.08) et des UCnt18 (P=0.24). Le nombre moyen d'inflorescences reste proche de 1 pour les UCnt10 et les UCnt-f, quelle que soit l'intensité de taille. On remarque toutefois une diminution du nombre moyen d'inflorescences avec l'intensité de taille sur les UCnt18 (Figure 6).

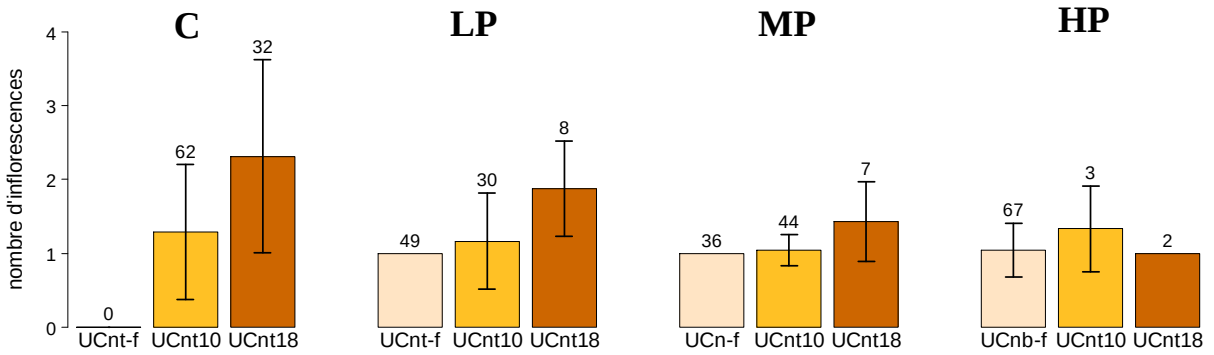


Figure 6 : Nombre d'inflorescences (moyenne ± écart-type) des unités de croissance (UCs) filles florifères des UCs non taillées échantillonnées au moment de la taille (UCnt-f) et des UCs non taillées échantillonnées au moment de la taille, ayant débourré environ 18 mois (UCnt18) ou 10 mois (UCnt10) avant la floraison, pour les arbres non taillés (C), faiblement taillés (LP), moyennement taillés (MP) et fortement taillés (HP). L'absence de barres signifie que l'écart-type est nul. Les nombres au-dessus des diagrammes en barre correspondent aux effectifs d'UCs.

II. Effet de la taille sur la floraison, la fructification et le rendement

2.4. UCs filles d'UCs taillées (UCt-f) vs. UCs filles d'UCs non taillées (UCnt-f)
Le nombre d'inflorescences est similaire entre les UCt-f et les UCnt-f sur les arbres faiblement taillés (UCt-f : 1.0±0.2, UCnt-f : 1.0±0.0, P=1), modérément taillés (UCt-f : 1.0±0.0, UCnt-f : 1.0±0.0, P=0.99) et intensément taillés (UCt-f : 1.0±0.0, UCnt-f : 1.0±0.4, P=0.99).

3. Effet de la taille sur la dynamique de floraison

Les effectifs des UCt florifères étaient insuffisants (seulement 22 UCt ont fleuri) pour permettre une analyse de leur dynamique de floraison.

3.1. UCs filles d'UCs taillées (UCt-f)
Pour les UCt-f, on observe deux pics de floraison (Figure 7) pour chaque intensité de taille. D'après les ajustements, les pics ont lieu autour de 210 jours après la taille pour le premier pic (LP : 204.9±5.9j, MP : 213.9±7.4j, HP : 215.9±8.2j) et de 250 jours après la taille pour le second pic (LP : 250.8±6.7j, MP : 249.9±3.5, HP : 253.7±4.0j). Les UCt-f des arbres faiblement et intensément taillés ont majoritairement fleuri lors du premier pic de floraison, avec un poids respectif de 0.67 et 0.61 pour le premier pic, alors que les UCt-f des arbres modérément taillés ont majoritairement fleuri lors du second pic de floraison (poids relatif de 0.39 pour le premier pic).

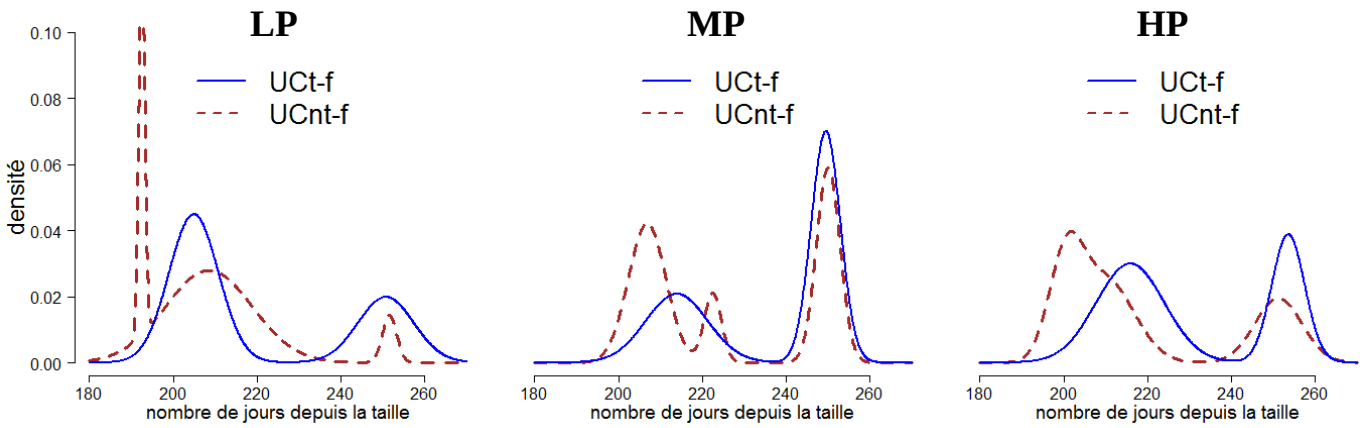


Figure 7 : Dynamique de floraison des unités de croissance (UCs) filles issues d'UCs taillées (UCt-f) ou non taillées (UCnt-f) en fonction de l'intensité de taille de l'arbre (LP: arbres faiblement taillés, MP: arbres moyennement taillés, HP; arbres fortement taillés). Les courbes représentent les distributions de la durée entre la date de taille et la date de floraison ajustées avec des mélanges de lois normales.

Les deux pics de floraison sont en partie liés à la sévérité de taille puisque le poids relatif du premier pic, toute intensité confondue, diminue avec la sévérité de taille (n1 : 0.66, n2 : 0.60, n3 : 0.38). Sur les arbres faiblement et modérément taillés, la proportion d'UCs filles ayant fleuri pendant le premier pic est nettement plus importante lorsque les UCs sont issues d'UCs taillées n1 que lorsqu'elles sont issues d'UCs taillées n2 ou n3 (Tableau 1). Sur les arbres intensément taillés, le poids relatif du premier pic ne semble pas être affecté par la sévérité de taille.

Tableau 1: Paramètres des modèles de mélanges de lois gaussiennes ajustés sur les distributions des délais de floraison (en nombre de jours après la taille) des unités de croissance (UCs) filles issues des UCs taillées, en fonction de la sévérité et de l'intensité de taille (p : poids relatif du premier pic de floraison, μ_1 et μ_2 : moyennes de la première et de la seconde distribution gaussienne ; σ_1 et σ_2 : écarts-types de la première et de la seconde distribution gaussienne). L'ajustement n'a pas été réalisé pour les UCs n3 des arbres LP du fait du trop faible effectif. Les effectifs sont précisés dans le tableau. Les dynamiques réelles et modélisées sont présentées en Annexe 2.

intensité	sévérité	p	μ_1	σ_1	μ_2	σ_2	effectif
	n1	**0.86**	**205.5**	**6.1**	**244.0**	**3.0**	**14**
LP	**n2**	**0.57**	**204.1**	**5.5**	**250.5**	**4.2**	**14**
	n3	**-**	**-**	**-**	**-**	**-**	**2**
	n1	**0.68**	**211.9**	**7.7**	**247.2**	**4.3**	**19**
MP	**n2**	**0.17**	**213.5**	**2.5**	**250.7**	**3.5**	**12**
	n3	**0.22**	**220.8**	**1.5**	**249.8**	**2.5**	**18**
	n1	**0.59**	**215.0**	**10.7**	**254.9**	**4.2**	**49**
HP	**n2**	**0.68**	**214.8**	**4.5**	**247.1**	**9.3**	**40**
	n3	**0.49**	**216.2**	**4.4**	**253.5**	**2.3**	**35**

La floraison est retardée avec l'intensité de taille, avec un écart de 12-13 jours entre la modalité LP et les modalités MP et HP (LP : 193j, MP : 206j, HP : 205j après la taille). Elle dure plus longtemps sur les arbres faiblement taillés que sur les arbres modérément ou intensément taillés (LP : 62j, MP : 48j, HP : 53j) malgré un effectif plus faible d'UCs. La floraison est retardée avec la sévérité de taille (n1 : 198j, n2 : 205j, n3 : 212j après la taille). La durée de la floraison diminue avec la sévérité de taille (n1 : 61j, n2 : 50j, n3 : 44j).

3.2. UCs non taillées (UCnt-f, UCnt10, UCnt18)

La dynamique de floraison des UCs non taillées, tout type d'UCs confondu (UCnt-f, UCnt-10, UCnt18), est affectée par l'intensité de taille. La floraison sur ces UCs n'a que deux pics sur les arbres non taillés alors qu'elle a trois pics sur les arbres taillés. Les deux premiers pics sont assez rapprochés, ils se produisent à environ 200 et 210 jours après la taille. Le troisième se produit plus tard à environ 250 jours après la taille. Le dernier pic est absent sur les arbres non taillés. Le poids du troisième pic augmente avec l'intensité de taille. Plus l'arbre a été taillé intensément, plus la proportion d'UCs qui fleurissent tardivement est importante : 4 à 5% seulement des UCs fleurissent tardivement lors des troisième pic sur les arbres non taillés et faiblement taillés tandis que 25 à 28% des UCs fleurissent pendant le troisième pic sur les arbres modérément et intensément taillés.

Les UCnt-f, toute intensité de taille confondue, ont trois pics de floraison, à 200, 220 et 250 jours environ après la taille (Tableau 2). Le poids des pics est de 0.62 pour le premier, 0.14 pour le second et 0.24 pour le troisième pic. La dynamique de floraison des UCnt10 est assez similaire à celles des UCnt-f, hormis pour le dernier pic dont le poids de 0.06 est très faible (Tableau 2). La floraison des UCnt18 a seulement deux pics de floraison, le troisième pic ayant un poids négligeable.

Tableau 2 : Paramètres des modèles de mélanges de lois gaussiennes ajustés sur les distributions des délais de floraison (en nombre de jours après la taille) des UCs filles des UCs non taillées échantillonnées au moment de la taille (UCnt-f) et des UCs non taillées échantillonnées au moment de la taille, ayant débourré environ 18 mois (UCnt18) ou 10 mois (UCnt10) avant la floraison (p : poids relatif du premier pic de floraison, μ_1, μ_2 et μ_3 : moyennes de la premier, deuxième et troisième distributions gaussiennes respectivement ; σ_1, σ_2 et σ_3 : écarts-type de la première, deuxième et troisième distributions). Les dynamiques réelles et modélisées sont présentées en Annexe 3.

type UC	p	μ1	σ1	q	μ2	σ2	μ3	σ3	effectif
UCnt-f	**0.62**	**203.2**	**7.4**	**0.14**	**219.4**	**4.0**	**250.8**	**4.5**	**150**
UCnt18	**0.77**	**197.2**	**4.3**	**-**	**210.4**	**6.7**	**-**	**-**	**49**
UCnt10	**0.73**	**198.2**	**5.0**	**0.21**	**211.7**	**6.1**	**248.1**	**5.9**	**139**

Pour étudier la dynamique de floraison des arbres en fonction du type d'UCs pour chaque intensité de taille, les UCnt18 et les UCnt10 des arbres faiblement et modérément taillés ont été regroupées car les effectifs d'UCs ayant fleuri étaient trop faibles. Elles sont appelées UCnt. La dynamique des UCnt18 et des UCnt10 étant similaire sur les arbres non taillés (Figure 8), nous avons fait l'hypothèse qu'elles l'étaient également sur les arbres modérément et intensément taillés. Les dynamiques de floraison des UCnt pour les arbres intensément taillés et des UCnt-f pour les arbres non taillés n'ont pas été représentées du fait de faibles effectifs. Les UCnt-f ont très peu débourré pendant le troisième pic de floraison sur les arbres faiblement taillés contrairement à celles des arbres modérément taillés, et dans une moindre mesure à celles des arbres intensément taillés. Les UCnt n'ont pas de troisième pic de floraison sur les arbres non taillés et faiblement taillés alors qu'on observe un troisième pic de floraison des UCnt sur les arbres modérément taillés.

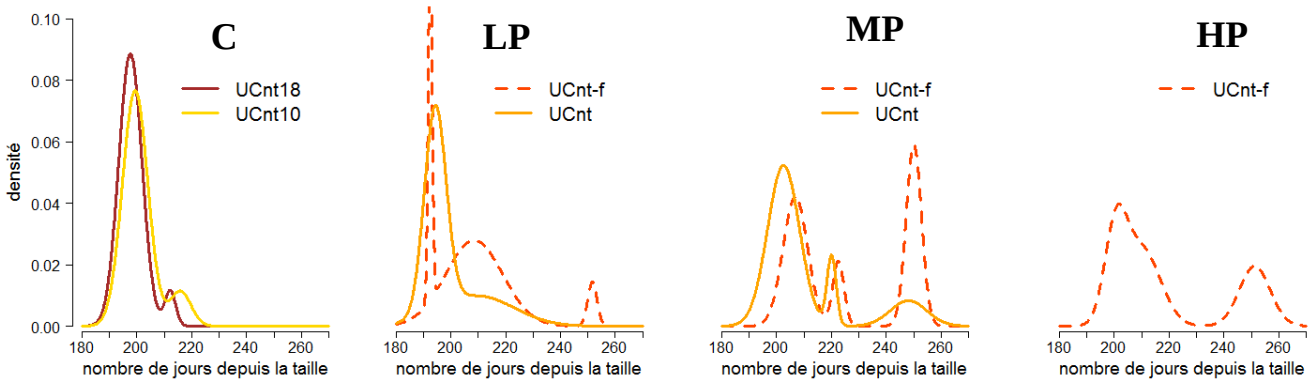


Figure 8: Modèles de dynamique de floraison des unités de croissance (UCs) non taillées et de leurs filles selon l'intensité de taille de l'arbre (C: arbres non taillés, LP: arbres faiblement taillés, MP: arbres moyennement taillés, HP : arbres fortement taillés) et le type d'UCs (UCnt-f : UCs filles issues d'UCs non taillées, UCs échantillonnées au moment de la taille avec (UCnt10) ou sans (UCnt18) bourgeon apical et n'ayant pas débourré). Les courbes représentent les distributions du délai entre la date de taille et la date de floraison des UCs ajustées avec des mélanges de lois gaussiennes. Les UCnt18s et UCnt10s ont été regroupées et appelées UCnt pour représenter leur dynamique de floraison sur les arbres LP et MP car les effectifs sont faibles. Les UCnt pour les arbres HP et les UCnt-f pour les arbres C ne sont pas représentées car leurs effectifs sont trop faibles. Les dynamiques réelles et modélisées sont présentées en Annexe 2.

La taille tend à retarder le début de la floraison et à augmenter sa durée. La floraison des arbres modérément et intensément taillés débute environ une semaine après celle des arbres C

et LP (C : 191j, LP : 189j, MP : 195j, HP : 196j après la taille). La durée de la floraison augmente de deux semaines pour les arbres faiblement taillés et de plus d'un mois pour les arbres modérément et intensément taillés par rapport aux arbres non taillés (C : 23j, LP : 37j, MP : 58j, HP : 60j).

3.3. UCs filles d'UCs taillées (UCt-f) vs. UCs filles d'UCs non taillées (UCnt-f)

Les UCt-f ont deux pics de floraison alors que les UCnt-f en ont trois (Figure 7). Les deux premiers pics des UCnt-f sont très rapprochés et le pic des UCt-f a une valeur intermédiaire entre ces deux pics. Le dernier pic a lieu en même temps sur les UCnt-f et les UCt-f mais le poids est plus important sur les UCt-f que sur les UCnt-f. Ce résultat est particulièrement marqué sur les arbres faiblement taillés : le poids du dernier pic est de 0.06 pour les UCnt-f et de 0.33 pour les UCt-f.

Le début de la floraison est plus tardif pour les UCt-f que pour les UCnt-f sur les arbres faiblement taillés (UCt-f : 194j ; UCnt-f : 188j), modérément taillés MP (UCt-f : 206j ; UCnt-f : 194j) et intensément taillés (UCt-f : 205j ; UCnt-f : 196j). La durée de la floraison des UCt-f est supérieure à celle des UCnt-f sur les arbres faiblement taillés (UCt-f : 62j ; UCnt-f : 49j), et elle est inférieure sur les arbres modérément taillés (UCt-f : 48j ; UCnt-f : 51j) et intensément taillés (UCt-f : 53j ; UCnt-f : 60j).

Le dernier pic de floraison qui a lieu plus d'un mois après les autres pics est observable sur la floraison des UCs apparues après la taille (UCnt-f et UCt-f) alors qu'il est quasiment inexistant sur la floraison des UCs apparues beaucoup plus tôt et avant la taille (UCnt, incluant les UCnt10 et UCnt18) (Figure 8 et Tableau 2). Ceci pourrait suggérer que le troisième pic de floraison corresponde aux UCs apparues tardivement. La date de débourrement plus tardive des UCnt-f et UCt-f ne semble cependant pas expliquer la présence de ce pic de floraison (Figure 9). En effet, les UCs ayant fleuri pendant ce dernier pic de floraison (>240 jours après la taille) ont débourré tout au long de la période de croissance végétative, soit entre 25 et 70 jours après la taille.

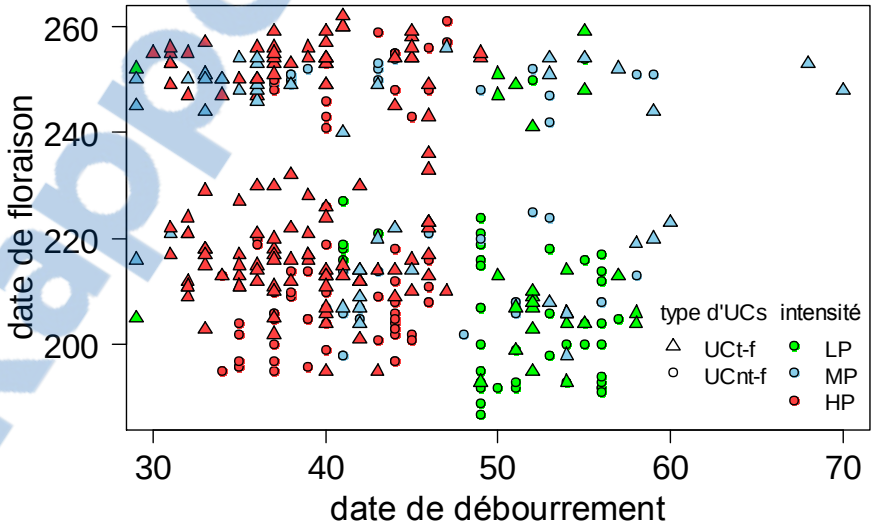


Figure 9 : Date de floraison (en nombre de jours après la taille) en fonction de la date de débourrement (en nombre de jours après la taille) des UCs filles d'UCs taillées (UCt-f) et des UCs filles d'UCs non taillées (UCnt-f).

Rapport-Gratuit.com

4. Effet de la taille sur le taux de fructification

Les effectifs des UCt fructifères étant insuffisants (seulement 2 UCt ont fructifié), l'effet de la taille sur le taux de fructification des UCt n'a pas été étudié.

4.1. UCs filles d'UCs taillées (UCt-f)

Il n'y a pas d'effet de l'intensité de taille (LP : 0.06, MP: 0.04, HP : 0.05 ; P=0.87), ni de la sévérité de taille (n1 : 0.04, n2 : 0.07, n3 : 0.03 ; P=0.48) sur le taux de fructification des UCt-f. L'interaction entre l'intensité de taille et la sévérité de taille n'est pas significative (P=1).

A l'échelle de l'ensemble des UCs filles d'une UC taillée, le taux de fructification des UCs taillées (ayant au moins une UC fille florifère) est similaire pour chaque modalité de sévérité de taille (n1 : 0.07, n2 : 0.15, n3 : 0.07; P=0.47).

4.2. UCs non taillées (UCnt-f, UCnt10, UCnt18)

Il n'y a pas d'effet de l'intensité de taille sur le taux de fructification des UCs non taillées et de leurs filles (C : 0.07, LP : 0.17, MP: 0.11, HP : 0.19 ; P=0.10), ni du type d'UC (UCnt-f : 0.12, UCnt10 : 0.17, UCnt18 : 0.06 ; P=0.41) sur le taux de fructification. L'interaction entre les deux facteurs n'est pas significative (P=0.87).

L'intensité de taille n'a d'effet significatif ni sur les UCnt-f (P=0.34), ni sur les UCnt10 (P=0.13), ni sur les UCnt18 (P=1, Figure 10).

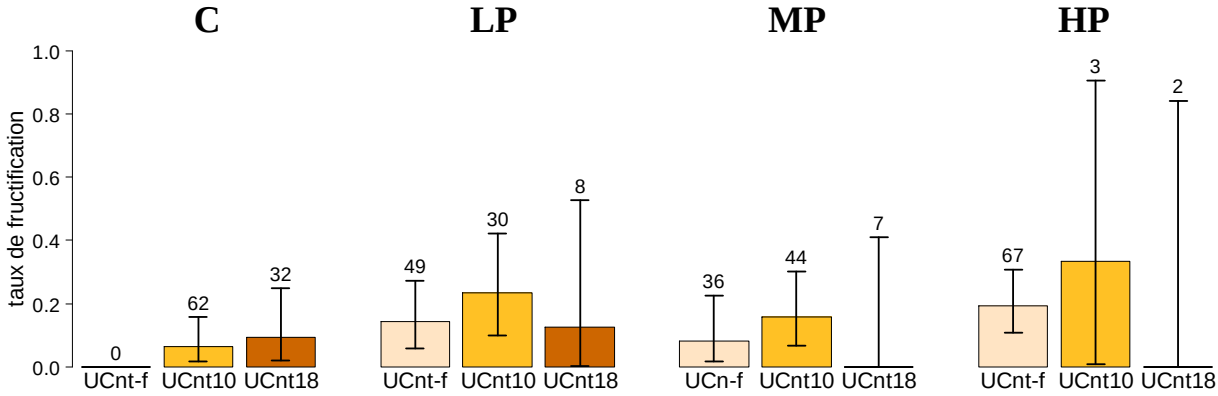


Figure 10 : Taux de fructification (moyenne ± intervalle de confiance à 95%) des unités de croissance (UCs) filles des UCs non taillées échantillonnées au moment de la taille (UCnt-f) et des UCs non taillées échantillonnées au moment de la taille, ayant débourré environ 18 mois (UCnt18) ou 10 mois (UCnt10) avant la floraison pour les arbres non taillés (C), faiblement taillés (LP), moyennement taillés (MP) et fortement taillés (HP). Les nombres au-dessus des diagrammes en barre correspondent aux effectifs de chaque croisement de modalités.

4.3 UCs filles d'UCs taillées (UCt-f) vs. UCs filles d'UCs non taillées (UCnt-f)

Le taux de fructification est significativement plus élevé pour les UCnt-f que sur les UCt-f pour les arbres intensément taillés (UCt-f : 0.05, UCnt-f : 0.19 ; P=0.002). Pour les arbres faiblement taillés (UCt-f : 0.06, UCnt-f : 0.14 ; P=0.27) et MP (UCt-f : 0.04, UCnt-f : 0.08 ; P=0.37), même si la tendance est la même que pour les arbres intensément taillés avec des taux de fructification supérieurs pour les UCnt-f, le taux de fructification n'est pas significativement différent entre les UCnt-f et les UCt-f.

B) Effets de la taille sur la floraison, la fructification et la récolte à l'échelle globale de l'arbre (échantillon n°2)

1. Effet de la taille sur le pourcentage d'UCs issues d'UCs taillées dans l'arbre

En échantillonnant aléatoirement 60 UCs terminales dans l'arbre, le pourcentage d'UCs qui sont issues d'UCs taillées est de 0% pour les C, 2.1% pour les T1, 10.8% pour les MP et 22.1% pour les HP. Ce pourcentage augmente significativement avec l'intensité de taille (P<0.001).

2. Effet de la taille sur le taux de floraison et le nombre d'inflorescences par UC florifère

L'intensité de taille a un effet significatif sur le taux de floraison moyen de l'arbre: les arbres non taillés ont un taux de floraison significativement supérieur à celui des arbres faiblement et intensément taillés (C : 0.80a, LP : 0.67b, MP : 0.70ab, HP : 0.60b ; P<0.001) alors que les arbres modérément taillés ont des taux de floraison intermédiaires. Les UCs florifères des arbres non taillés ont significativement plus d'inflorescences que les UCs florifères des arbres taillés (C : 1.6±1.1a ; LP: 1.1±0.4b ; MP: 1.0±0.3b ; HP : 1.0±0.3b inflorescence ; P<0.001).

3. Effet de la taille sur le taux de fructification

L'intensité de taille n'a pas d'effet significatif sur le taux de fructification des UCs florifères (C : 0.12, LP : 0.17, MP : 0.07, HP : 0.12 ; P=0.05).

4. Effet de la taille sur la récolte

4.1 Nombre de fruits et rendement par arbre

Il n'y a pas d'effet significatif de l'intensité de taille sur le nombre de fruits récoltés par arbre (C : 123.8±140.2, LP : 143.0±52.5, MP : 71.3±32.5, HP : 73.5±59.0 ; P=0.53) ni sur le rendement des arbres (C : 56.2±61.7 kg, LP : 58.2±22.5 kg, MP : 28.7±14.1 kg, HP : 29.3±21.2 kg ; P=0.49). Le nombre de fruits et les rendements sont toutefois plus élevés sur les arbres non taillés et faiblement taillés que sur les arbres modérément et intensément taillés. De plus, le nombre de fruits et le rendement au sein des arbres non taillés est très variable à cause d'un arbre en particulier qui a eu des valeurs élevées (147.5 kg de fruits et 332 fruits récoltés).

4.2 Poids moyen des fruits

La distribution du poids individuel des fruits par intensité de taille est représentée sur la Figure 11.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

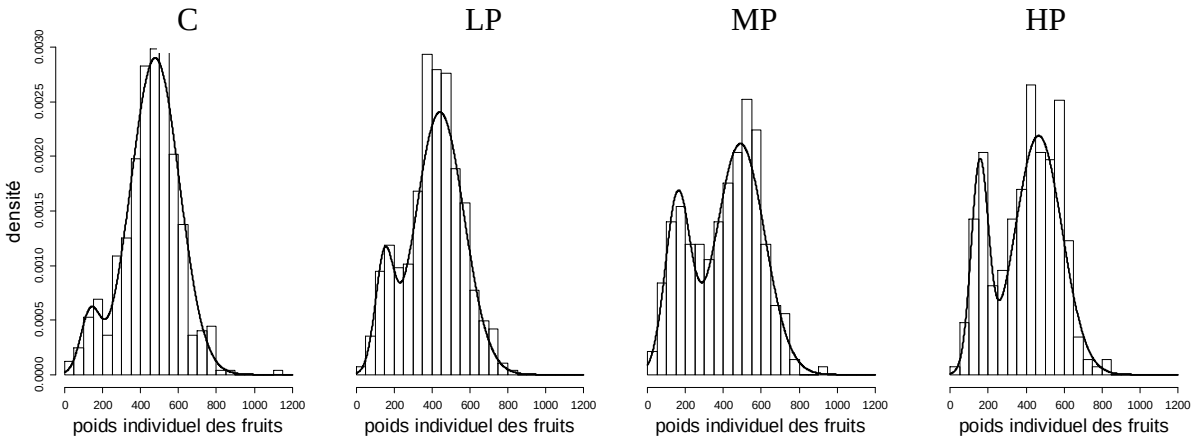


Figure 11: Distribution du poids des fruits (en grammes) selon l'intensité de taille de l'arbre (C: arbres non taillés, LP: arbres faiblement taillés, MP: arbres moyennement taillés, HP; arbres fortement taillés). Les courbes représentent les distributions des poids des fruits ajustées avec des mélanges de lois normales.

L'ajustement des distributions par un mélange de deux lois normales met en avant deux populations de fruits. La première population regroupe de petits fruits d'environ 130-160g et la seconde population regroupe des gros fruits d'environ 440-490g (Figure 11 et Tableau 3). Les arbres non taillés ont des fruits significativement plus gros que les autres arbres (C : 454.0±151.6a g, LP : 407.3±153.6b g, MP : 402.8±186.0b g, HP : 398.9±169.7b g ; P<0.001). La diminution du poids moyen des fruits avec l'intensité de taille est liée à une plus grande proportion de la première population qui correspond aux petits fruits (Figure 11 et Tableau 3).

Tableau 3 : Paramètres des modèles de mélanges de lois gaussiennes ajustés sur les distributions de poids de fruits individuels (en grammes) des arbres non taillés (C), faiblement taillés (LP), modérément taillés (MP) et intensément taillés (HP) (p : poids relatif du premier pic, μ_1 et μ_2 : poids moyen des fruits appartenant à la première et la seconde distributions gaussiennes ; σ_1 et σ_2 : écarts-type de la première et de la seconde distributions). Les effectifs correspondent au nombre de fruits récoltés par intensité de taille.

intensité	p	μ_1	σ_1	μ_2	σ_2	effectifs
C	**0.07**	**134.9**	**51.1**	**477.5**	**127.9**	**495**
LP	**0.12**	**149.3**	**47.6**	**441.9**	**127.5**	**572**
MP	**0.26**	**159.5**	**65.4**	**490.2**	**128.1**	**285**
HP	**0.21**	**155.1**	**45.3**	**465.4**	**123.8**	**294**

4.3 Dynamique de récolte

Pour chaque intensité de taille, deux pics de récolte ont lieu, à environ 360 et 388 jours après la taille (Figure 12). Cependant, le poids du second pic est très faible sur les arbres non taillés et faiblement taillés (≤0.08).

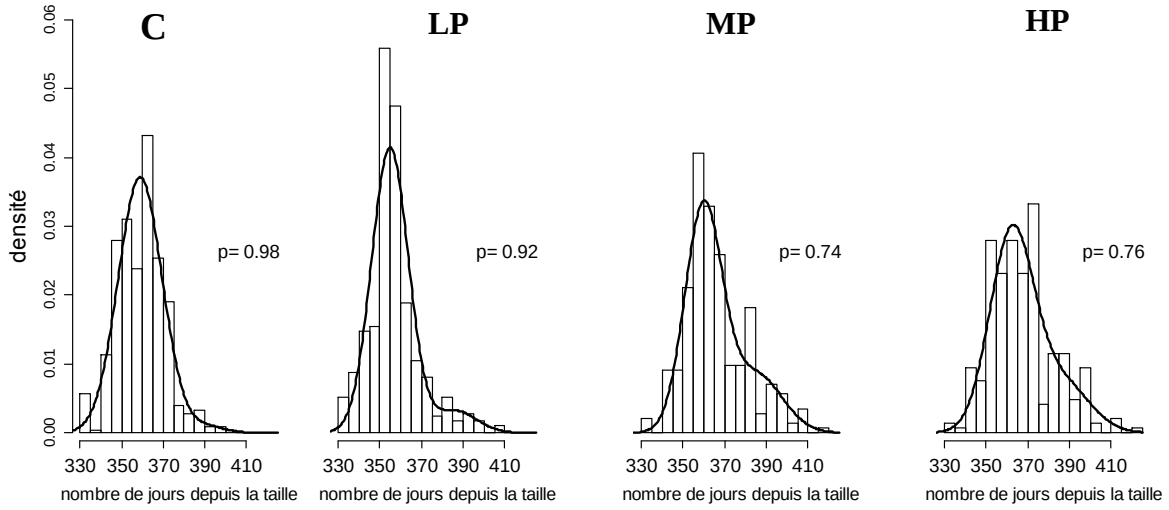


Figure 12 : Dynamique de récolte des fruits par intensité de taille des arbres. Les dates de récolte (en nombre de jours depuis la taille) ont été regroupées en classes de 5 jours. Les courbes représentent l'ajustement des distributions du nombre de fruits récoltés avec des mélanges de lois gaussiennes et p est le poids relatif du premier pic.

Le début de la récolte est identique pour chaque intensité de taille (C : 343j, LP : 340j, MP : 343j, HP : 344j après la taille). Par contre, la durée de la récolte augmente avec l'intensité de taille (C : 35j, LP : 45j, MP : 53j, HP : 54j), malgré le plus faible nombre de fruits récoltés sur les arbres modérément et intensément taillés que sur les arbres non taillés et faiblement taillés (voir effectifs Tableau 3).

5. Relation entre la floraison, la fructification et le rendement à l'échelle de l'arbre

Il n'y a pas de relation entre le taux de floraison moyen de l'arbre et le rendement (r^2=0.13 ; P=0.10). Cela signifie qu'un taux de floraison élevé n'assure pas nécessairement un bon rendement. En effet, l'arbre A13, qui a eu un taux de floraison important, a un très faible rendement alors que l'arbre C9, qui a eu un faible taux de floraison, a eu un bon rendement (Figure 13a).

Il existe une relation linéaire entre le taux de fructification des UCs florifères et le rendement de l'arbre (r^2=0.47; P=0.002 ; Figure 13b). Le taux de fructification des UCs florifères est en moyenne assez faible (<0.25). Cependant, les arbres faiblement taillés, qui ont eu les meilleurs rendements, se démarquent avec des taux de fructification plus élevés. Le taux de fructification des UCs florifères et non florifères (qui correspond au produit du taux de floraison et du taux de fructification des UCs florifères) permet d'expliquer un peu mieux le rendement des arbres (r^2=0.58 ; P<0.001 ; Figure 13c). L'élaboration du rendement n'est toutefois pas uniquement déterminée par les taux de floraison et de fructification. Sur l'arbre G6, notamment, le rendement observé est nettement supérieur à celui attendu par cette relation linéaire (i.e., 95.6kg).

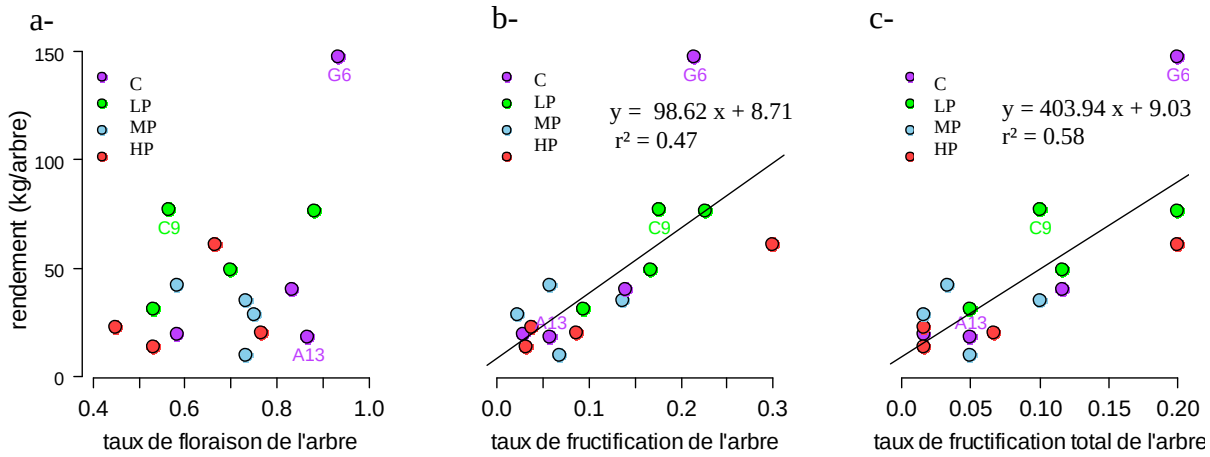


Figure 13 : Rendements par arbre (kg) en fonction du taux de floraison des unités de croissance (UCs) terminales (a), du taux de fructification calculé sur les UCs florifères uniquement (b) et du taux de fructification des UCs calculé sur l'ensemble des UCs suivies (c) par arbre estimés à partir de l'échantillon n°2. La lettre suivie d'un nombre correspond au code d'identification de l'arbre. Les droites représentent les régressions linéaires du rendement en fonction du taux de fructification des UCs florifères (b) et du taux de fructification des UCs florifères et non florifères (c). L'équation des régressions linéaires est indiquée sous la forme y=ax+b. Les arbres sont différenciés par couleur selon leur intensité de taille (C : arbres non taillés, LP : faiblement taillés, MP : modérément taillés et HP : intensément taillés)

DISCUSSION :

L'objectif de l'étude était de mieux comprendre les effets de la taille sur le rendement du manguier en étudiant les effets sur les différents processus qui participent à l'élaboration du rendement, à l'échelle de l'arbre et à l'échelle de l'UC, en fonction des différentes populations d'UCs qui varient selon les modalités d'intensité de taille.

Effets de la taille sur la floraison & la fructification

A l'échelle de l'UC, le taux de floraison diffère en fonction des cinq populations d'UCs étudiées (UCnt-f : 0.71 ; UCnt10 : 0.72 ; UCnt18 : 0.42 ; UCt-f : 0.30 ; UCt : 0.22). Plusieurs études ont montré que la capacité photosynthétique des axes dépendait de l'âge des feuilles (Wilson et al., 2000; Frak et al., 2001). Or, la production de photoassimilats affecte directement leur aptitude à fleurir et à fructifier (Goldschmidt et Golomb, 1982; Davenport et al., 2006; Capelli, 2017). Le taux de floraison des UCs non taillées les plus jeunes (UCnt-f et UCnt10) est effectivement significativement supérieur à celui des UCnt18. Cette tendance est observée pour chaque intensité de taille (Figure 4). Toutefois, le taux de floraison des UCnt10 et des UCnt18 est affecté par l'intensité de taille. Le taux de floraison des UCnt18 notamment est plus élevé sur les arbres non taillés (C : 0.73) que sur les arbres taillés (LP : 0.32, MP : 0.26 ; HP : 0.10) et il est similaire au taux de floraison des UCnt-f des arbres taillés. De plus, les UCt-f qui sont apparues en même temps que les UCnt-f ont des taux de floraison significativement plus faibles. L'âge des UCs ne permet donc pas d'expliquer les différences observées entre ces différentes populations d'UCs. Ces résultats sont consistants avec ceux d'Urban et al. (2003) qui ont montré que sur le manguier, la quantité d'azote par unité de surface foliaire, qui est fortement corrélée à la capacité photosynthétique (Field et Mooney,

1983; Léchaudel et Joas, 2007), restait élevée dans les vieilles feuilles qui avaient une bonne exposition à la lumière. Dans l'hypothèse où l'interception lumineuse aurait un effet sur la floraison, le plus faible taux de floraison des UCnt18 et dans une moindre mesure des UCnt10 sur les arbres taillés s'expliquerait donc plutôt par une plus faible luminosité perçue par ces UCs. Ceci diminuerait la production de photoassimilats nécessaires à la floraison. En effet, la taille a stimulé la croissance végétative, ce qui a conduit à la mise en place d'un nouvel étage de croissance. Les UCnt-f, qui sont absentes sur les arbres non taillés, ont probablement diminué l'interception lumineuse des UCs situées sur les étages de croissance juste en-dessous (UCnt10 et UCnt18). Cette diminution de l'interception lumineuse a été d'autant plus importante que l'occurrence de débourrement a été élevée. La diminution du taux de floraison des UCt-f avec l'augmentation de la sévérité de taille soutient cette hypothèse. Des recherches supplémentaires seraient nécessaires afin d'étudier la relation entre l'environnement lumineux des différentes populations d'UCs et leur taux de floraison. Le nombre d'inflorescences portées par les UCs florifères dépend du type d'UCs : les UCnt18 ont en moyenne plus d'inflorescences (2.1±1.2) que les UCnt-10 (1.2±0.7) ou les UCnt-f (1.0±0.2). Une hypothèse hormonale pourrait expliquer ces différences: les UCnt18 étaient présentes au cycle de floraison précédent, contrairement aux UCnt10 et aux UCnt-f (Annexe 1) et 83% d'entre elles avaient fleuri. Pour ces UCs, le bourgeon terminal qui s'était développé en inflorescence n'est plus présent. Or, le bourgeon terminal inhibe le développement des bourgeons latéraux en sécrétant, probablement, de l'auxine (Wilson, 2000; Cline et Sadeski, 2002; Liang et al., 2010). L'absence du bourgeon terminal permet donc le développement, en position latérale, de plusieurs inflorescences sur les UCnt18. L'hypothèse se vérifie également sur les UCs taillées. Les UCt-f, qui ont un bourgeon terminal, ont en moyenne 1.0±0.1 inflorescence alors que les UCt, dont l'extrémité a été taillée, ont 2.1±1.5 inflorescences. Le nombre d'inflorescences par UC non taillée florifère dépend de l'intensité de taille de l'arbre : les arbres non taillés ont en moyenne plus d'inflorescences par UC florifère que les arbres taillés. Cependant, pour un même type d'UCs, le nombre d'inflorescences ne dépend pas de l'intensité de taille. Les UCs florifères en en moyenne plus d'inflorescences sur les arbres non taillés car la proportion d'UCnt18 est plus importante.

A l'échelle de l'arbre, le taux de floraison des arbres non taillés est significativement supérieur à celui des arbres faiblement et intensément taillés, alors que les arbres modérément taillés ont un taux de floraison intermédiaire. Ces différences pourraient s'expliquer en partie par la proportion des différents types d'UCs qui varie avec l'intensité de taille. La proportion des UCt-f notamment augmente avec l'intensité de taille alors qu'elles ont le taux de floraison le plus faible, comparé aux autres types d'UCs.

Le taux de fructification des UCs non taillées et de leurs filles n'est pas significativement affecté par l'intensité de taille, ni par le type d'UCs. Toutefois, malgré l'absence de différence significative, le taux de fructification de ces UCs a tendance à être plus élevé sur les arbres taillés que sur les arbres non taillés (C : 0.07, LP: 0.17, MP: 0.11, HP : 0.19). Des études ont montré que le nombre d'inflorescences malformées était plus faible (Singh et al., 2010) et que les inflorescences avaient un pourcentage de fleurs hermaphrodites plus élevé (Goguey-Muethon, 1995) sur les manguiers taillés que sur les manguiers non taillés, ce qui pourrait expliquer cette tendance. Par ailleurs, le taux de fructification des UCnt18 est (non significativement) supérieur à celui des UCnt10 sur les arbres non taillés

(Figure 10). Ce résultat montre que l'âge des UCnt18 n'a pas affecté leur capacité à fructifier. De plus, le fait que le taux de fructification des UCnt18 soit légèrement plus élevé que celui des UCnt10 pourrait s'expliquer par le fait que les UCnt18 portent en moyenne plus d'inflorescences. Or, le taux de fructification des UCs augmente avec le nombre d'inflorescences qu'elles portent (voir Annexe 5 du mémoire). Le taux de fructification des UCt-f n'est pas significativement affecté par l'intensité de taille, ni par la sévérité de taille. Par contre il est plus faible que celui des UCnt-f. Ceci pourrait s'expliquer par la plus faible luminosité interceptée par les UCt-f et par la plus faible surface foliaire à proximité de ces UCs limitant la production de photoassimilats nécessaires à la fructification (Chacko et al., 1982; Davenport, 2009). Le nombre de fruits par UC n'a pas été étudié car les effectifs étaient trop faibles.

Le taux de fructification estimé à l'échelle de l'arbre ne dépend pas de l'intensité (C : 0.12, LP: 0.17, MP: 0.07, HP : 0.12). Il est faible sur l'ensemble des arbres, du fait de la forte proportion de chute de fleurs et de fruits qui est typique sur les inflorescences des manguiers (Núñez-Elisea et Davenport, 1983). Toutefois, à titre de comparaison, les taux de fructification sur des arbres non taillés de la même parcelle, étaient de 0.40 en 2004 et 0.26 en 2005 (voir Annexe 5 du mémoire).

Effet de la taille sur la production de l'arbre (charge en fruits, poids moyen de fruit et rendement)

L'intensité de taille n'a pas d'effet significatif sur les rendements des arbres. Ceci pourrait s'expliquer par une forte variabilité des rendements au sein d'une même modalité d'intensité de taille et par un faible nombre de répétitions (n = 4) (Figure 13). Malgré l'absence d'effet significatif, les arbres non taillés et faiblement taillés ont eu tendance à avoir de meilleurs rendements que les arbres modérément et intensément taillés (C : 56.2±61.7 kg, LP : 58.2±22.5 kg, MP : 28.7±14.1 kg, HP : 29.3±21.2 kg). Le rendement des arbres dépend du nombre de fruits récoltés (qui est lié au nombre d'UCs terminales sur l'arbre, au taux de floraison et au taux de floraison) et de leur poids. Le nombre de fruits récoltés par arbre n'a pas été significativement impacté par l'intensité de taille (C : 123.8±140.2, LP : 143.0±52.5, MP : 71.3±32.5, HP : 73.5±59.0), toutefois, les arbres non taillés et faiblement taillés ont eu tendance à donner plus de fruits que les arbres modérément et intensément taillés. Les arbres non taillés ont eu des taux de floraison significativement plus élevés que les arbres faiblement et intensément taillés. Cependant, les arbres faiblement taillé ont eu des rendements légèrement plus élevés et moins variables que les arbres non taillés car leur plus faible taux de floraison a été compensé par un taux de fructification plus important. Par contre, les arbres modérément taillés, qui ont eu des taux de floraison similaires aux arbres non taillés, ont eu les plus faibles rendements. Ceci s'explique par le fait que le taux de floraison est faiblement corrélé au rendement du fait de la faible proportion d'UCs florifères qui porte un fruit jusqu'à maturité (Núñez-Elisea et Davenport, 1983). Les arbres intensément taillés ont eu des rendements similaires aux arbres modérément taillés.

Le poids moyen des fruits a également un effet sur le rendement. Les arbres non taillés ont eu en moyenne des fruits significativement plus gros que les arbres taillés. Pourtant, la taille des arbres a plutôt tendance à diminuer le nombre de fruits récoltés sur les arbres mais à augmenter leur poids (Ferree et Schupp, 2003 (pommier); Bussi et al., 2005 (pêcher); Asrey et

al., 2013 (manguier); Uddin et al., 2014 (manguier); Bhagawati et al., 2015 (goyavier)). Le poids des fruits est affecté par la disponibilité du carbone qui dépend du rapport feuilles/fruits, une diminution du nombre de feuilles par fruit diminuant la taille des fruits (Chacko et al., 1982; Simmons et al., 1998; Léchaudel et al., 2005) et de l'environnement lumineux des UCs fructifères (Urban et al., 2003; Léchaudel et al., 2005; Léchaudel et Joas, 2007). Cependant, la distribution des fruits présente deux populations distinctes de fruits, dont le poids est similaire pour chaque intensité de taille. C'est l'augmentation de la première population, correspondant à des petits fruits, avec l'intensité de taille qui conduit à une diminution du poids moyen des fruits sur les arbres taillés (Figure 11 et tableau 3). Si le poids des fruits était affecté par la disponibilité en carbone, on n'observerait pas une augmentation de la proportion de petits fruits mais un décalage de la distribution du poids des fruits vers la droite avec l'intensité de taille. Ces résultats suggèrent plutôt que les petits fruits résultent soit du phénomène de sténospermocarpie, c'est-à-dire que la pollinisation a eu lieu mais que l'embryon a été rapidement avorté (Davenport, 2009), soit du phénomène de parthénocarpie, c'est-à-dire que le fruit s'est développé sans qu'il y ait eu de fécondation de l'ovule (Núñez-Elisea et Davenport, 1983). La sténospermocarpie pourrait s'expliquer par une plus faible disponibilité en carbone sur les arbres taillés qui conduirait à la mortalité de l'embryon alors que la parthénocarpie pourrait s'expliquer par une diminution de la proportion de fleurs hermaphrodites. Cependant, Goguey-Muethon (1995) a montré que les inflorescences avaient un pourcentage de fleurs hermaphrodites plus élevé sur les manguiers taillés que sur les manguiers non taillés. Des recherches supplémentaires seraient donc nécessaires pour mieux comprendre pourquoi la proportion de petits fruits augmente avec l'intensité de taille. Par ailleurs, le poids moyen de l'ensemble des fruits récoltés est de 419±163g alors que les mangues Cogshall ont généralement un poids moyen de 350g (Knight Jr et al., 2009). Ce poids est élevé, quelle que soit l'intensité de taille des arbres (C : 454.±151g, LP: 407±154g, MP: 403±186g, HP : 399±170g).

.

Dynamique de floraison et de récolte :

D'après Ramírez et al. (2010), les asynchronismes reproducteurs intra-arbres sont liés à la présence d'axes qui n'ont pas le même stade de maturité. Pourtant, malgré une synchronisation de la croissance végétative par la taille, notamment sur les arbres intensément taillés (Persello et al., 2019), la floraison des arbres taillés est désynchronisée. Cette désynchronisation s'explique par la présence d'un pic de floraison tardif, plus de deux mois après le début de la floraison, qui est absent sur les arbres non taillés. Ceci s'explique par le fait que seules des UCs ayant apparu après la taille ont fleuri tardivement (Figures 7 et 8). Or, en l'absence de températures fraîches, la capacité de fleurir des UCs est directement liée à l'âge des UCs (Davenport, 2007; Ramírez et al., 2010). Dambreville et al. (2013) ont également montré une relation entre la date de floraison et la date de débourrement des UCs, observant un délai moyen de sept mois entre ces deux dates. La floraison tardive de ces UCs aurait pu s'expliquer par un manque de maturité au moment des pics de floraison précédents. Cependant, la date de floraison des UCt-f et des UCnt-f n'est pas corrélée à leur date de débourrement (Figure 9), des UCs ayant débourré tardivement ayant fleuri lors des premiers pics de floraison et inversement. La capacité à fleurir des UCs pourrait dépendre d'autres facteurs. Un manque de luminosité notamment retarde le moment où les axes en croissance

passent d'importateurs à exportateurs de carbone (Corelli-Grappadelli et Lakso, 2004). Or, la disponibilité en carbone affecte l'aptitude à fleurir des UCs (Goldschmidt et Golomb, 1982; Davenport et al., 2006). Le fait qu'une plus grande proportion d'UCt-f (0.43) que d'UCnt-f (0.24) ait fleuri lors du dernier pic de floraison soutient cette hypothèse car les UCt-f ont une plus grande probabilité de se retrouver à l'intérieur de la canopée, avec une faible exposition à la lumière. Par ailleurs, la taille a eu peu d'influence sur le début de la floraison. Cette réponse semble cependant être spécifique aux conditions de l'étude car des précédentes études avaient relevé une floraison plus tardive (Oosthuyse, 1994) ou plus précoce (Singh et al., 2010; Gopu et al., 2014) sur les arbres taillés. L'augmentation de la période de floraison a conduit à une plus longue récolte des fruits qui pourrait compromettre la qualité des fruits du fait de l'hétérogénéité des stades de maturité des fruits (Normand et al., 2011).

CONCLUSION

Cette expérimentation a permis de mieux comprendre les effets de la taille sur les différents processus qui participent à l'élaboration du rendement sur le manguier cv. Cogshall. La reproduction des différents types d'UCs, qui se distinguent par leur âge et leur origine, a été impactée différemment en termes d'occurrence, d'intensité et de dynamique de floraison. Les différences observées à l'échelle de l'UC permettent d'une part de mieux expliquer les effets de la taille à l'échelle de l'arbre et d'autre part de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents.

Il a été montré que la floraison, la fructification et le poids moyen des fruits ont été impactés par la taille des arbres. Par contre, le nombre d'UCs terminales présentes dans l'arbre, qui participe également à l'élaboration du rendement, n'a pas été étudié. La stimulation de la croissance végétative suite à la taille (Persello et al., 2019) laisse penser que le nombre d'UCs terminales à la fin de la croissance végétative pourrait être inférieur, similaire ou supérieur au nombre d'UCs qui aurait été présent si l'arbre n'avait pas été taillé. De plus, la variabilité du volume des arbres lié à la taille mais aussi à l'historique de chacun a eu un effet sur le rendement qui n'a pas été pris en compte. L'intégration des effets de la taille sur la croissance végétative et la reproduction du manguier dans un modèle structure-fonction (Boudon et al., 2017) permettrait de déterminer le nombre d'UCs terminales présentes sur l'arbre en fonction de la taille réalisée et de mieux comprendre les effets de la taille sur le rendement des arbres.

REFERENCES

Albarracín, V., Hall, A.J., Searles, P.S., and Rousseaux, M.C. (2017). Responses of vegetative growth and fruit yield to winter and summer mechanical pruning in olive trees. Sci. Hortic. 225, 185–194.

Asrey, R., Patel, V.B., Barman, K., and Pal, R.K. (2013). Pruning affects fruit yield and postharvest quality in mango (Mangifera indica L.) cv. Amrapali. Fruits 68, 367–380.

Avilán, L., Martínez, G., Marín, R.C., Rodríquez, M., Ruíz, J., and Escalante, H. (2003). Square and pyramidal pruning effects on mango production. Agron. Trop. 53, 239–257.

Bawa, K.S. (1983). Patterns of flowering in tropical plants. In Handbook of Experimental Pollination, (New York: Jones CE, Little RJ), pp. 394–410.

Bhagawati, R., Bhagawati, K., Kumar Choudhary, V., Rajkhowa, D.J., and Sharma, R. (2015). Effect of pruning intensities on the performance of fruit plants under mid-hill condition of Eastern Himalayas: case study on Guava. Int. Lett. Nat. Sci. 46, 46–51.

Boudon, F., Jestin, A., Fernique, P., Lauri, P.-E., Dambreville, A., Guédon, Y., and Normand, F. (2017). The role of structural and temporal factors in the architectural development of the mango tree: evidences from simulation. Acta Hortic. 1160, 83–90.

Bussi, C., Lescourret, F., Genard, M., and Habib, R. (2005). Pruning intensity and fruit load influence vegetative and fruit growth in an early-maturing peach tree (cv. Alexandra). Fruits 60, 133–142.

Capelli, M. (2017). Décrypter l'irrégularité de production des fruitiers tropicaux via l'analyse des coûts de la reproduction: le cas du manguier (Mangifera indica L.). Thèse. Université Montpellier.

Capelli, M., Lauri, P.-É., and Normand, F. (2016). Deciphering the costs of reproduction in Mango – vegetative growth matters. Front. Plant Sci. 7.

Chacko, E.K., Reddy, Y.T.N., and Ananthanarayanan, T.V. (1982). Studies on the relationship between leaf number and area and fruit development in mango (Mangifera indica L.). J. Hortic. Sci. 57, 483–492.

Cline, M.G., and Sadeski, K. (2002). Is auxin the repressor signal of branch growth in apical control? Am. J. Bot. 89, 1764–1771.

Corelli-Grappadelli, L., and Lakso, A.N. (2004). Fruit development in decidious tree crops as affected by physiological factors and environmental conditions (keynote). Acta Hortic. 425–441.

Dambreville, A., Lauri, P.-É., Trottier, C., Guédon, Y., and Normand, F. (2013). Deciphering structural and temporal interplays during the architectural development of mango trees. J. Exp. Bot. 64, 2467–2480.

Dambreville, A., Lauri, P.-É., Normand, F., and Guédon, Y. (2015). Analysing growth and development of plants jointly using developmental growth stages. Ann. Bot. 115, 93–105.

Davenport, T.L. (2006). Pruning strategies to maximize tropical mango production from the time of planting to restoration of old orchards. HortScience 41, 544–548.

Davenport, T.L. (2007). Reproductive physiology of mango. Braz. J. Plant Physiol. 19, 363–376.

Davenport, T.L. (2009). Reproductive physiology. In The Mango: Botany, Production and Uses, 2nd Edition, (Wallingford: Litz RE), pp. 97–169.

Davenport, T.L., Ying, Z., Kulkarni, V., and White, T.L. (2006). Evidence for a translocatable florigenic promoter in mango. Sci. Hortic. 110, 150–159.

Davie, S.J., and Stassen, P.J.C. (1997). Mango model: starch distribution in different tissues of “Sensation” mango trees of varying ages. Acta Hortic. 143–150.

Elkhishen, M.A. (2015). Effect of pruning severity on flowering and fruiting of mango (Mangifera indica) cv. Alphonso in off-year season. Egypt. J. Hortic. 42, 10.

Fadhilnor, A., and Tengku ab. Malik, T.M. (2018). Manipulation of branching and architectural structures of mango trees by shoot pruning. J. Trop. Agric. Food Sci. 46, 47–54.

Ferree, D.C., and Schupp, J.R. (2003). Pruning and training physiology. In Apples: Botany, Production, and Uses, (New York, NY: CABI Pub), pp. 319–343.

Field, C., and Mooney, H.A. (1983). Leaf age and seasonal effects on light, water, and nitrogen use efficiency in a California shrub. Oecologia 56, 348–355.

Frak, E., Le Roux, X., Millard, P., Dreyer, E., Jaouen, G., Saint-Joanis, B., and Wendler, R. (2001). Changes in total leaf nitrogen and partitioning of leaf nitrogen drive photosynthetic acclimation to light in fully developed walnut leaves. Plant Cell Environ. 24, 1279–1288.

Fumey, D., Lauri, P.-E., Guedon, Y., Godin, C., and Costes, E. (2011). How young trees cope with removal of whole or parts of shoots: An analysis of local and distant responses to pruning in 1-year-old apple (Malus x domestica; Rosaceae) trees. Am. J. Bot. 98, 1737–1751.

Gaaliche, B., Lauri, P.-E., Trad, M., Costes, E., and Mars, M. (2011). Interactions between vegetative and generative growth and between crop generations in fig tree (Ficus carica L.). Sci. Hortic. 131, 22–28.

Goguey-Muethon, T. (1995). Approche architecturale des mécanismes de la croissance aérienne et de la floraison du manguier.

Goldschmidt, E.E., and Golomb, A. (1982). The carbohydrate balance of alterate-bearing citrus trees and the significance of reserves for flowering and fruiting. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 107, 206–208.

Gopu, B., Balamohan, T.N., Soman, P., and Jeyakumar, P. (2014). Canopy management in mango (Mangifera indica L.) cv. Alphonso with reference to flowering, yield and quality characters under ultra high density planting. J. Appl. Hortic. 16, 50–53.

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

Hallé, F., Oldeman, R.A.A., and Tomlinson, P.B. (1978). Tropical Trees and Forests: An Architectural Analysis (Springer Science & Business Media).

Hothorn, T., Bretz, F., and Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. Biom. J. 50, 346–363.

Ims, R.A. (1990). The ecology anf evolution of reproductive synchrony. Tree 5, 135–140.

Knight Jr, R.J., Campbell, R.J., and Maguire, I. (2009). Important mango cultivars and their descriptors. In The Mango: Botany, Production and Uses, 2nd Edition, (CAB International, Wallingford: Litz,R.E), pp. 42–66.

Lauri, P.-E., and Trottier, C. (2004). Patterns of size and fate relationships of contiguous organs in the apple (Malus domestica) crown. New Phytol. 163, 533–546.

Léchaudel, M., and Joas, J. (2006). Quality and maturation of mango fruits of cv. Cogshall in relation to harvest date and carbon supply. Aust. J. Agric. Res. 57, 419.

Léchaudel, M., and Joas, J. (2007). An overview of preharvest factors influencing mango fruit growth, quality and postharvest behaviour. Braz. J. Plant Physiol. 19, 287–298.

Léchaudel, M., Génard, M., Lescourret, F., Urban, L., and Jannoyer, M. (2005). Modeling effects of weather and source-sink relationships on mango fruit growth. Tree Physiol. 25, 583–597.

Liang, J., Zhao, L., Challis, R., and Leyser, O. (2010). Strigolactone regulation of shoot branching in chrysanthemum (Dendranthema grandiflorum). J. Exp. Bot. 61, 3069–3078.

Marini, R.P. (2003). Physiology of pruning fruit trees. Va. Coop. Ext. Publ. 422-025.

McFadyen, L.M., Robertson, D., Sedgley, M., Kristiansen, P., and Olesen, T. (2011). Post-pruning shoot growth increases fruit abscission and reduces stem carbohydrates and yield in macadamia. Ann. Bot. 107, 993–1001.

Menzel, C.M., and Le Lagadec, M.D. (2017). Can the productivity of mango orchards be increased by using high-density plantings? Sci. Hortic. 219, 222–263.

Normand, F., Bello, A.K.P., Trottier, C., and Lauri, P.-É. (2009). Is axis position within tree architecture a determinant of axis morphology, branching, flowering and fruiting? An essay in mango. Ann. Bot. 103, 1325–1336.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Normand, F., Michels, T., Lechaudel, M., Joas, J., Vincenot, D., Hoarau, I., Desmulier, X., and Barc, G. (2011). Approche intégrée de la filière mangue à La Réunion. Innov. Agron. 17, 67–81.

Núñez-Elisea, R., and Davenport, T.L. (1983). Abscission and ethylene production in mango (*Mangifera indica* L.) fruit cv. Tommy Atkins. Proc. Fla. State Hortic. Soc. 96, 185–188.

Oosthuyse, S.. (1994). Pruning of Sensation mango trees to maintain their size and effect uniform and later flowering. South Afr. Grow. Assoc. Yearb. 14, 1-6.

Oosthuyse, S.. (1997a). Flowering synchronization of Sensation mango trees by winter pruning. South Afr. Grow. Assoc. Yearb. 17, 47:52.

Oosthuyse, S.A. (1997b). Some principles pertaining to mango pruning, and the adopted practices of pruning mango trees in South Africa. Acta Hortic. 413–421.

Persello, S., Grechi, I., Boudon, F., Normand, F. (2019). Nature Abhors a Vacuum: Deciphering the Vegetative Reaction of the Mango Tree to Pruning. Eur. J. Agron. 104, 85-96.

Pinheiro, J.C., and Bates, D.M. (2000). Mixed-effects models in S and S-PLUS (New York: Springer).

Ramírez, F., Davenport, T.L., Fischer, G., and Pinzón, J.C.A. (2010). The stem age required for floral induction of synchronized mango trees in the tropics. HortScience 45, 1453–1458.

R Development Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. https://www.r-project.org/

Reddy, Y.T.N., and Kurian, R.M. (2011). Studies on rejuvenation of old, unproductive “Alphonso” mango trees in orchards. J.Hortl.Sci. 6, 145–147.

Reddy, Y.T.N., and Kurian, R.M. (2015). Rejuvenation of old unproductive “Alphonso” mango trees by pruning. Acta Hortic. 123–128.

Schaffer, B., and Gaye, G.O. (1989). Effects of pruning on light interception, specific leaf density and leaf chlorophyll content of mango. Sci. Hortic. 41, 55–61.

Sharma, R.R., Singh, R., and Singh, D.B. (2006). Influence of pruning intensity on light penetration and leaf physiology in high-density orchards of mango trees. Fruits 61, 117–123.

Simmons, S.L., Hofman, P.J., Whiley, A.W., and Hetherington, S.E. (1998). Effects of leaf: fruit ratios on fruit growth, mineral concentration and quality of mango (Mangifera indica L. cv. Kensington Pride). J. Hortic. Sci. Biotechnol. 73, 367–374.

Singh, S.K., Singh, S.., Sharma, R.., and Patel, V.B. (2010). Influence of pruning intensity on flowering, fruit yields and floral malformation in three mango cultivars planted under high density. Indian J. Hortic. 67, 84–89.

Uddin, M.S., Hossain, M.F., Islam, M.S., Hossain, M.M., and Uddin, M.S. (2014). Effect of post-harvest pruning on the control of tree size and yield of mango. Bull Inst Trop Agr Kyushu Univ 37, 41–46.

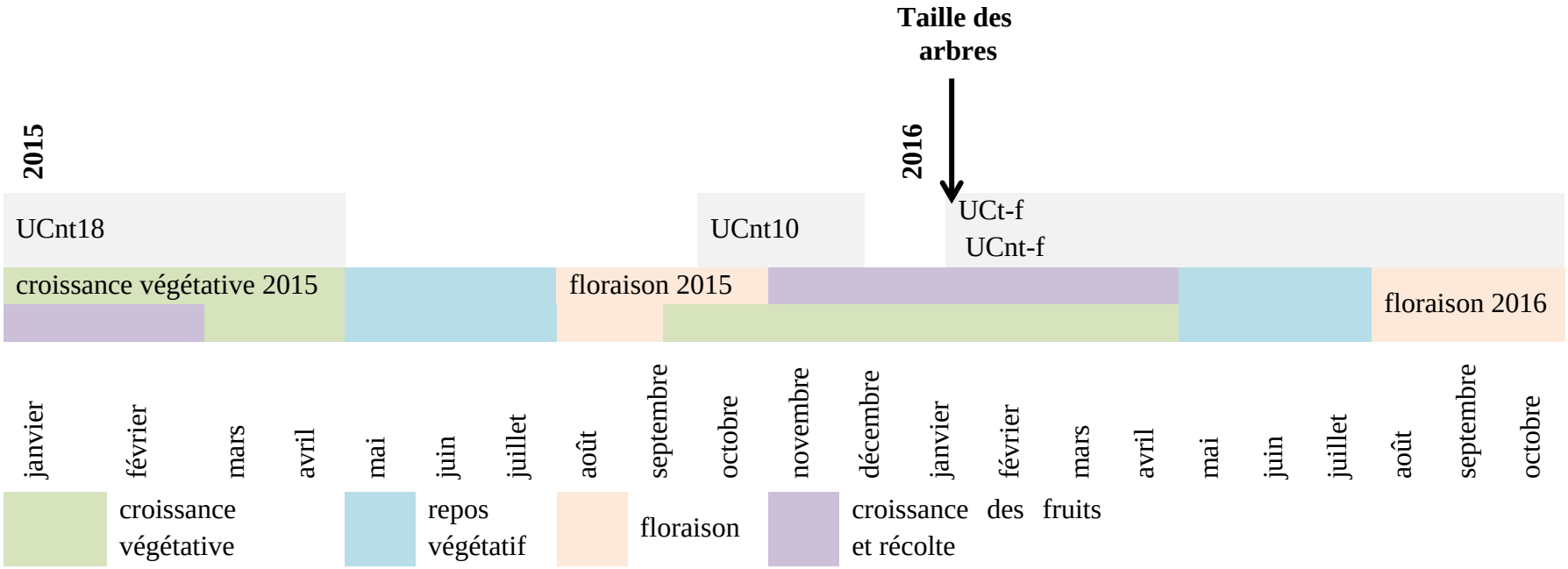
Urban, L., Le Roux, X., Sinoquet, H., Jaffuel, S., and Jannoyer, M. (2003). A biochemical model of photosynthesis for mango leaves: evidence for the effect of fruit on photosynthetic capacity of nearby leaves. Tree Physiol. 23, 289–300.

Vincenot, D., and Normand, F. (2009). Guide de production intégrée de mangues à la Réunion.

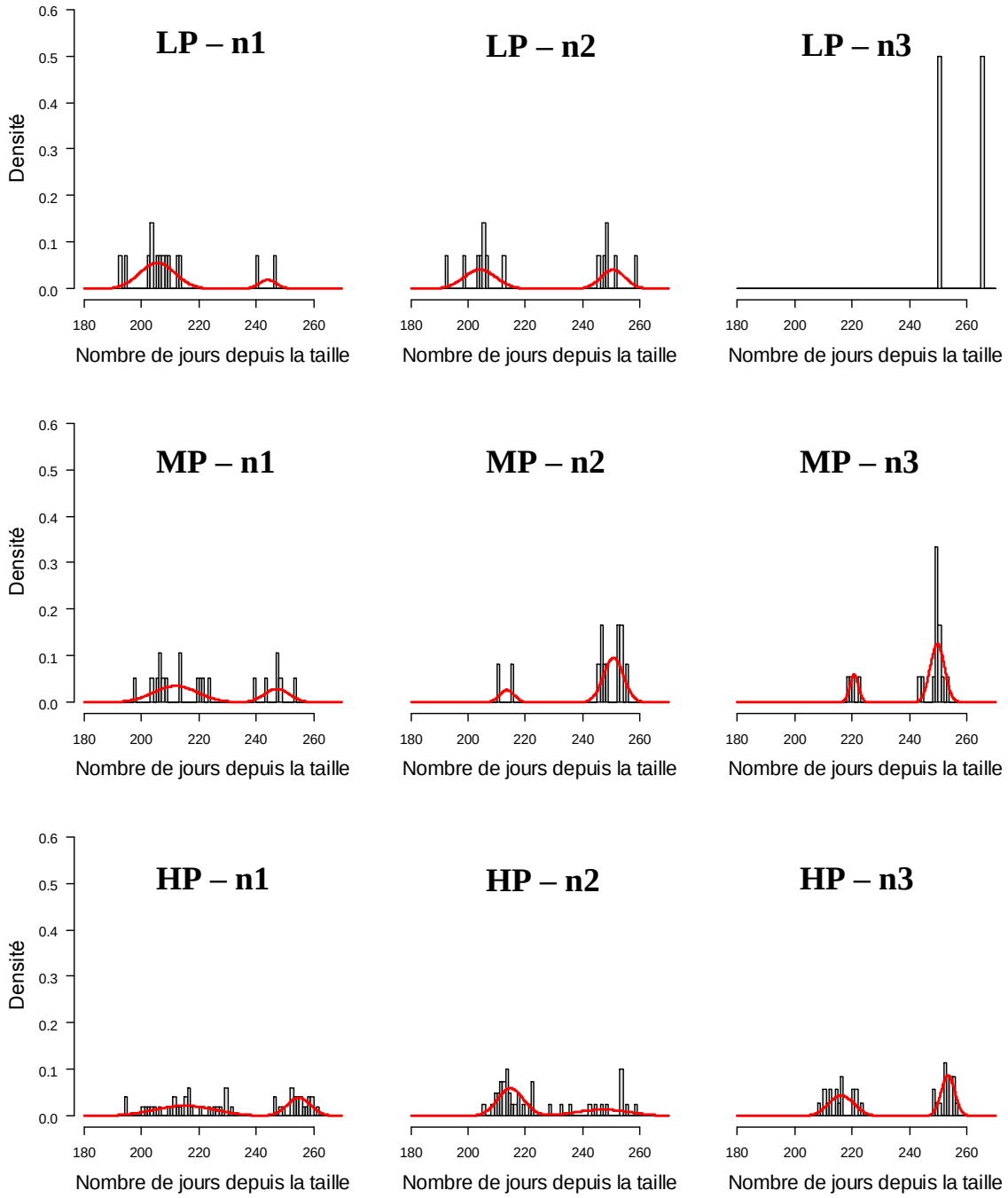
Wilson, B.F. (2000). Apical control of branch growth and angle in woody plants. Am. J. Bot. 87, 601–607.

Wilson, K.B., Baldocchi, D.D., and Hanson, P.J. (2000). Quantifying stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation resulting from leaf aging and drought in mature deciduous tree species. Tree Physiol. 20, 787–797.

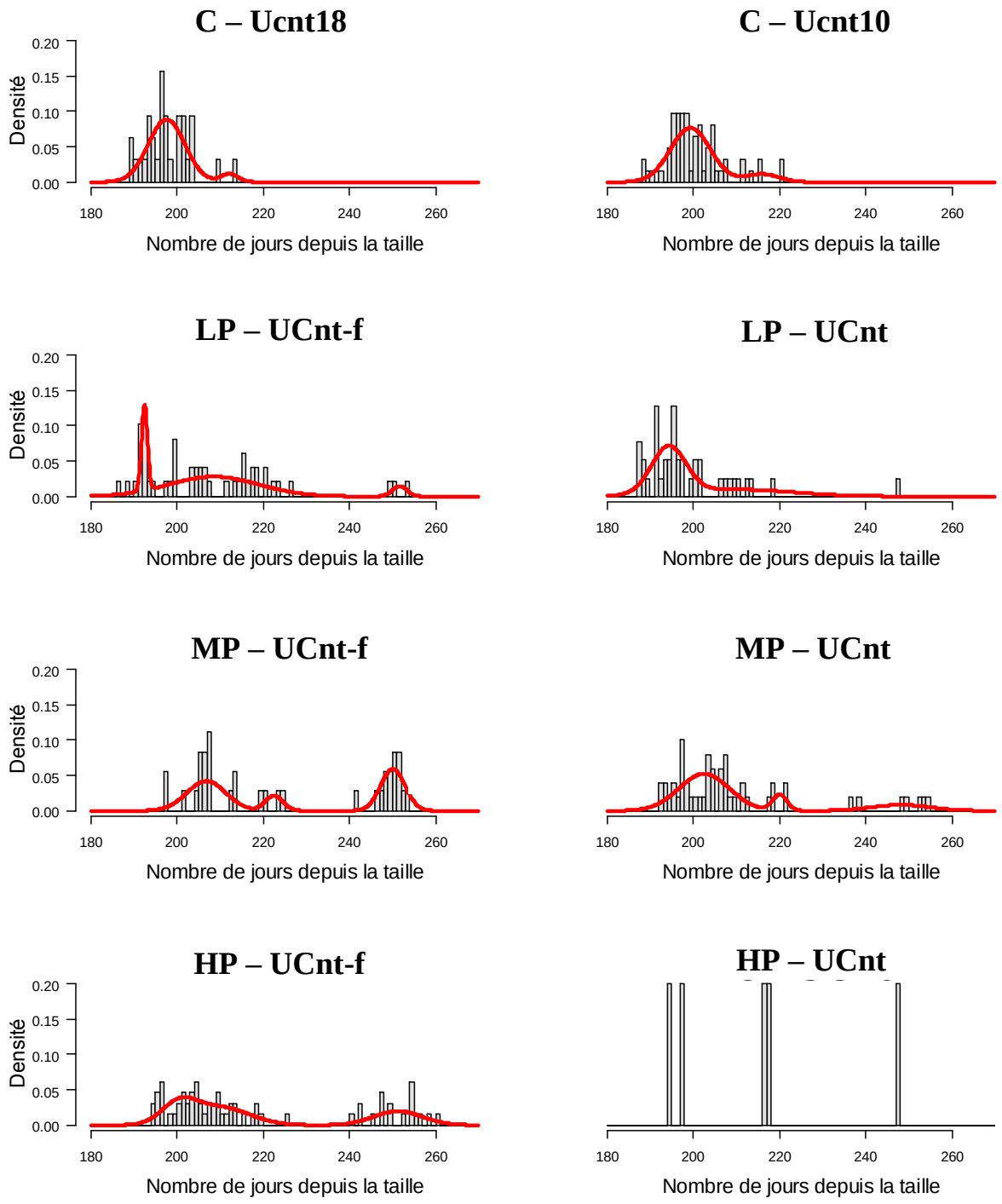
Annexe 1 : Période de débourrement des différents types d'unités de croissance (UC) échantillonnées après la taille de 2016 et suivies au cours de la floraison, fructification et récolte qui ont suivies.
UCnt18 : UCs qui sont apparues avant le cycle de floraison précédent de 2015 et qui ont plus de 18 mois au moment de la floraison de 2016 ; UCnt10 : UCs qui se sont développées pendant la croissance végétative avant la taille de arbres de 2016, entre octobre et décembre 2015, et qui ont moins de 10 mois au moment de la floraison de 2016 ; UCnt-f : UCs filles d'UCs non taillées, ayant débourré après la taille des arbres de 2016 ; UCt-f : UCs filles d'UCs taillées, ayant débourré après la taille des arbres de 2016. Les différents stades phénologiques (croissance végétative, repos végétatif, floraison, croissance des fruits et récolte) sont différenciés par un code couleur. La présence de plusieurs couleurs le même mois met en avant la superposition de différents stades phénologiques sur un même arbre.



Annexe 2 : Distributions observées et modélisées des dynamiques de floraison des unités de croissance (UCs) filles d'UCs taillées selon l'intensité de taille (LP : arbres faiblement taillés, MP : modérément taillés, HP : intensément taillés) et la sévérité de taille de l'axe portant l'UC fille (n1 : axes légèrement taillés, n2 : modérément taillés, n3 : sévèrement taillés). Les dynamiques de floraison correspondent aux durées, exprimées en nombre de jours, entre la date de la taille et la date de floraison de l'UC. Les courbes représentent les distributions de ces durées ajustées aux données observées avec des mélanges de lois normales.



Annexe 3 : Distributions observées et modélisées des dynamique de floraison des unités de croissance (UCs) selon l'intensité de taille des arbres (LP: arbres faiblement taillés, MP: modérément taillés, HP : intensément taillés) et le type d'UC (UCnt18 : UCs non taillées n'ayant pas débourré après la taille et ayant environ 18 mois au moment de la floraison ; UCnt10 : UCs non taillées n'ayant pas débourré après la taille et ayant environ 10 mois au moment de la floraison ;UCnt-f : UCs filles des UCs non taillées ayant débourré après la taille). Les dynamiques de floraison correspondent aux durées, exprimées en nombre de jours, entre la date de la taille et la date de floraison de l'UC. Les courbes représentent les distributions de ces durées ajustées aux données observées avec des mélanges de lois normales.



II. Effet de la taille sur la floraison, la fructification et le rendement

Annexe 4 : Effets des différents facteurs étudiés sur les variables réponses structurelles et temporelles décrivant la reproduction en fonction des différents types d'unités de croissance (UCs) (UCnt-f : UCs filles des UCs non taillées échantillonnées au moment de la taille ; UCnt10 : UCs non taillées échantillonnées au moment de la taille, ayant débourré environ 18 mois avant la floraison ; UCnt10 : UCs non taillées échantillonnées au moment de la taille, ayant débourré environ 18 mois avant la floraison), en fonction de l'intensité de taille (C :arbres non taillés ; LP : faiblement taillés ; MP : moyennement taillés ; HP : fortement taillés) et en fonction de la sévérité de taille (n1 : axe légèrement taillé, n2 : modérément taillé, n3 : sévèrement taillé). Les signes + ou – indiquent un effet positif ou négatif respectivement du facteur sur la variable réponse, ns indique un effet non significatif, le signe = indique qu'un facteur n'a pas d'effet présumé sur la variable réponse (sans test statistique). Un effet positif signifie que la variable réponse augmente avec l'intensité ou la sévérité de taille.

		taux de floraison	nombre d'inflorescences	dynamique de floraison	taux de fructification
échantillon n°1					
UCs taillées	UCt-f	intensité : + (HP > (LP, MP) sévérité : - (n1, n2) > n3	ns	2 pics	ns
	ensemble UCt-f	sévérité : - n1 > n3	ns	na	ns
	UCt	ns	ns	na	na
UCs non taillées	type d'UCs	(nt-f, nt10) > nt18	nt18 > nt10 > nt-f	na	ns
	ensemble (nt-f+nt10+nt18)	intensité : - C > HP	intensité : - C > (LP, MP, HP)	C : 2 pics (LP, MP, HP) : 3 pics	ns
	UCnt-f	ns		3 pics	ns
	UCnt10	intensité : - (C, MP) > HP		nt10 et nt18 regroupées 2 pics	ns
	UCnt18	intensité : - C > (LP, MP, HP)			ns
UCnt-f *vs.* UCt-f		nt > t	ns	durée : intensité : + début : intensité : =	nt > t (HP)

II. Effet de la taille sur la floraison, la fructification et le rendement

Annexe 5 : Effets de l'intensité de taille sur les variables réponses structurelles et temporelles décrivant la reproduction, à partir de 60 UCs échantillonnées aléatoirement dans les arbres (=échantillon n°2), en fonction de l'intensité de taille (C : arbres non taillés ; LP : faiblement taillés ; MP : moyennement taillés ; HP : fortement taillés) et effets d l'intensité de taille sur les variables réponses contribuant à l'élaboration du rendement des arbres. Les signes + ou – indiquent un effet positif ou négatif respectivement du facteur sur la variable réponse, et un effet positif signifie que la variable réponse augmente avec l'intensité de taille, ns indique un effet non significatif, le signe = indique qu'un facteur n'a pas d'effet présumé sur la variable réponse (sans test statistique).

		taux de floraison	nombre d'inflorescences	dynamique de floraison	taux de fructification
<u>échantillon °2</u> (60 UCs)		intensité : - C > (LP, HP)	intensité : - C > (LP, MP, HP)	na	ns
	% UCt-f	nombre fruits	rendement	poids moyen des fruits	dynamique de récolte
<u>arbre</u>	intensité : + HP>MP>LP> C	intensité : ns (tendance : C,LP>MP, HP)	intensité : ns (tendance : C,LP>MP, HP)	intensité: - (augmentation de la première population de fruits)	début : intensité : = durée : intensité : +

III. Intégration de la taille dans le modèle manguier

1. INTRODUCTION

L'architecture d'une plante est définie comme l'arrangement structural des organes dans l'espace (Godin et al., 1999). De nombreux auteurs ont montré son importance sur la croissance et le développement des organes (Costes et al., 2006; Barthélémy et Caraglio, 2007; Normand et al., 2009; Dambreville et al., 2013). Les processus fonctionnels d'une plante (e.g., la photosynthèse, la transpiration, l'allocation du carbone ou de l'azote) sont en constante interaction avec sa structure (Vos et al., 2010). La photosynthèse par exemple, qui assure l'acquisition de carbone, dépend de l'accès des structures photosynthétiques à la lumière, ces dernières étant en relation directe avec l'architecture de la plante et l'organisation spatiale des branches. Du fait des interactions entre structure et processus fonctionnels, les modèles structure-fonction (FSPM) qui permettent d'en rendre compte se développent de plus en plus. Des FSPM ont par exemple été développés sur des cultures annuelles (blé: Fournier et al., 2003; orge: Buck-Sorlin et al., 2008), des plantes ornementales (rosier: Buck-Sorlin et al., 2011), des arbres fruitiers tempérés comme le pommier (Costes et al., 2008; Lescourret et al., 2011; Mirás-Avalos et al., 2011; Da Silva et al., 2012) ou le pêcher (Allen et al., 2005; Lopez et al., 2008). Les modèles FSPM sont cependant très peu développés sur arbres fruitiers tropicaux. Il existe un modèle sur le caféier (Dauzat et al., 2013) et un modèle sur le manguier qui est cours de développement (Boudon et al., 2017).

La culture de la mangue est très répandue dans les régions tropicales et subtropicales. Elle est d'une importance économique majeure puisqu'elle représente la cinquième production fruitière au monde (Gerbaud, 2015). Cependant, elle est confrontée à un certain nombre de problèmes agronomiques tels que des irrégularités de production qui affectent le revenu des producteurs ou des asynchronismes phénologiques intra- et inter-arbres. Ces asynchronismes phénologiques conduisent à une présence prolongée de stades végétatifs et reproducteurs sensibles aux bioagresseurs dans le verger, ce qui est une contrainte majeure pour le contrôle des bioagresseurs et nécessite une protection phytosanitaire prolongée du verger. Ils conduisent également à une forte hétérogénéité des stades de maturité des fruits qui impacte la qualité des fruits à la récolte (Léchaudel, 2004; Normand et al., 2011).

La taille est une des principales pratiques culturales chez le manguier. Elle permet de contrôler la hauteur des arbres, d'augmenter l'interception lumineuse sur l'ensemble de la canopée et de faciliter les opérations culturales et la récolte des fruits. Elle pourrait également répondre à certains de ces enjeux agronomiques et environnementaux. Des techniques de taille sont d'ailleurs proposées sur le manguier afin de diminuer les irrégularités de production interannuelles (Capelli, 2017), les asynchronismes phénologiques (Oosthuyse, 1997) ou l'incidence de certaines maladies (Asrey et al., 2013; Rehman et al., 2015).

De nombreuses études ont été menées sur le manguier afin de mieux comprendre comment il se développe et comment s'élabore le rendement et la qualité des fruits, et ainsi répondre à ces problématiques. Un ensemble de connaissances ont ainsi été acquises et intégrées dans un modèle FSPM qui décrit finement le développement et la croissance des organes végétatifs et reproducteurs du manguier par une succession de processus élémentaires, en prenant en compte les caractéristiques architecturales de l'arbre et son

Rapport-Gratuit.com

environnement. Dans une précédente étude (Persello et al 2019), l'effet de la taille sur la croissance végétative a été décomposé à l'échelle de l'axe selon les mêmes processus élémentaires que dans le modèle existant, à savoir l'occurrence, l'intensité, la morphologie et la dynamique de croissance ; en distinguant les axes taillés et les axes non taillés. Elle dépend des différents degrés de taille réalisés à l'échelle de l'arbre et de l'axe.

L'objectif de l'étude est d'intégrer la réponse du manguier à la taille en termes de croissance végétative dans le modèle FSPM existant. L'intégration des pratiques culturales dans ce modèle, telle que la taille, est la prochaine étape qui permettrait de prédire et d'évaluer les impacts de différents facteurs culturaux sur le rendement et la qualité du fruit, et d'évaluer différents itinéraires techniques incluant cette pratique afin de sélectionner les plus pertinents pour les tester au champ.

2. MATERIELS ET METHODES

2.1. Matériel végétal

L'étude a été menée en 2017 sur la station expérimentation du Centre de coopération International en Recherche Agronomique pour le Développement (Cirad) à Saint-Pierre, à la Réunion (21°19'S, 55°29'E, 125 m a.s.l) sur les manguiers de la variété Cogshall. La croissance végétative a été caractérisée par des flushes correspondant à de courtes périodes de croissance pendant lesquelles se développent des unités de croissance (UC). Une unité de croissance est définie comme la portion d'un axe qui se développe pendant une période ininterrompue d'extension (Hallé et Martin, 1968). La description topologique et temporelle entre les UCs adjacentes fait appel à des termes de généalogie : une UC mère peut porter une ou plusieurs UCs filles, qui elles-mêmes deviennent des UCs mères qui produisent des UCs filles. Les UCs filles d'une même UC mère sont des UCs sœurs.

La taille a été caractérisée par deux facteurs : la sévérité de taille et l'intensité de taille. La sévérité de taille est définie à l'échelle de l'axe comme la profondeur de taille le long de l'axe. Trois modalités ont été considérées, en taillant un (n1), deux (n2) ou trois (n3) étages de croissance depuis l'apex. L'intensité de taille est définie à l'échelle de l'arbre comme la quantité de masse fraîche retirée par unité de volume de la canopée. Trois modalités ont été considérées : les arbres non taillés C, faiblement taillés LP (0.14 ± 0.02kg/m3 kg de biomasse retirée par m^3 de canopée) et intensément taillés HP (0.51 ± 0.05 kg de biomasse retirée par m^3 de canopée). Chaque modalité d'intensité de taille a été répétée sur 4 arbres, avec un total de 12 arbres, échantillonnés aléatoirement dans le verger. Les arbres ont été taillés le 1er et 2 février 2017.

Dans une précédente étude, les effets de la taille sur la croissance végétative ont été étudiés localement, sur des axes taillés, et à distance, sur des axes non taillés, en termes d'occurrence, d'intensité, de surface foliaire produite et de dynamique. Le protocole de taille et le suivi de la croissance végétative sont détaillés dans Persello et al., 2019.

Un arbre du verger a été digitalisé (voir le principe de la digitalisation en Annexe 1) juste avant la croissance végétative de 2017. Cette digitalisation permet d'obtenir l'architecture exacte d'un manguier, avec les coordonnées spatiales, le diamètre basal et le nombre de feuilles de chaque UC, sous la forme d'une maquette 3D. L'arbre a le même âge et il a été soumis aux mêmes traitements et aux mêmes conditions climatiques que les arbres

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

suivis lors de l'expérimentation sur la taille. Son architecture est donc représentative des arbres suivis pendant la croissance végétative 2017.

Les résultats obtenus au cours de l'étude visant à caractériser les effets de la taille sur la croissance végétative et la description de l'architecture de l'arbre (maquette 3D digitalisée) ont servi à la modélisation.

2.2. Description du modèle

2.2.1. Présentation du modèle existant

Le modèle manguier est divisé en trois sous-modèles: i) le modèle de développement architectural qui permet de caractériser la temporalité d'apparition et la position de nouveaux éléments (UC, inflorescence ou fruit) sur l'arbre ; ii) le modèle de développement phénologique et de croissance des UCs et des inflorescences qui décrit la succession dans le temps des stades phénologiques de chaque organe et leur cinétique de croissance ; et iii) le modèle de croissance et d'élaboration de la qualité du fruit, basé sur une approche écophysiologique qui fait état des lieux des bilans hydrique et carboné. Les deux premiers sous-modèles ont été réalisés à l'aide du module L-Py (Boudon et al., 2012) de la plateforme OpenAlea (Pradal et al., 2008) qui intègre le formalisme des L-Systems avec le langage Python. Le troisième sous-modèle a été développé sous R et couplé aux précédents grâce au module RPy 2.

2.2.2. Intégration de la taille dans le modèle

L'intégration de la taille des arbres dans le modèle intervient uniquement sur le premier sous-modèle décrivant le développement architectural de l'arbre. Dans ce sous-modèle, la croissance végétative a été décomposée à l'échelle de l'axe selon des processus élémentaires : l'occurrence de débourrement d'une UC, puis si l'UC débourre, le nombre d'UCs filles qu'elle porte, la surface foliaire totale qu'elle produit et sa date de débourrement. Les effets de la taille sur chacun de ces processus élémentaires ont été intégrés pour les UCs taillées et pour les UCs non taillées.

Pour les UCs taillées, les UCs filles sont toutes en position latérale puisque les UCs taillées n'ont plus de bourgeon terminal. Cependant, pour les UCs non taillées, si l'UC a encore son bourgeon terminal, une UC peut se développer en position apicale ou latérale. Il est important de déterminer si les UC filles se développent en position apicale ou latérale car la position des UCs a un effet sur leur morphologie, leur floraison et leur fructification (Normand et al., 2009; Dambreville et al., 2013). De plus, Dambreville et al. (2013) ont montré que lorsqu'une UC avait déjà produit au moins une inflorescence, l'occurrence et l'intensité de débourrement de l'UC était affectées. C'est pourquoi, le facteur « présence ou non d'un bourgeon terminal » a été ajouté aux analyses réalisées par Persello et al. (2019).
D'après les données, 96% des UCs qui ont débourré et qui avaient encore leur bourgeon terminal ont eu une UC fille en position apicale. Pour simplifier le modèle, nous avons fait l'hypothèse que les UCs avec un bourgeon terminal qui ont débourré auront systématiquement une UC en position apicale.

Pour chaque UC en position terminale, le modèle détermine si l'UC débourre. L'occurrence de débourrement est modélisée à partir d'une loi binomiale en fonction de l'intensité de taille de l'arbre, ainsi que du diamètre au point de coupe pour les UCs taillées et du diamètre à la base et de la présence ou non d'un bourgeon terminal pour les UCs non

Rapport gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

taillées (Persello et al., 2019). Le nombre d'UCs filles portées par l'UC terminale est déterminé par une loi de Poisson. Cette variable dépend uniquement du diamètre au point de coupe pour les UCs taillées. Pour les UCs non taillées, elle dépend de l'intensité de taille de l'arbre, du diamètre à la base et de la présence ou non d'un bourgeon terminal (Persello et al., 2019). La surface foliaire produite par les UCs est déterminée par une loi Gaussienne et dépend du diamètre au point de coupe pour les UCs taillées et du diamètre basal, de l'intensité de taille et de la présence ou non d'un bourgeon terminal pour les UCs non taillées. La position de l'UC (apicale vs latérale) a un effet significatif sur le nombre d'UCs filles par UC non taillée qui a débourré (Persello et al., 2019). Cependant, elle n'a pas d'effet significatif sur la relation entre le nombre d'UCs filles et le diamètre (P=0.87). De même, la sévérité de taille a un effet significatif sur l'occurrence du débourrement des UCs taillées et le nombre d'UCs par UC taillée qui a débourré (Persello et al., 2019) mais elle n'a pas d'effet significatif sur la relation entre l'occurrence de débourrement et le diamètre (P= 0.67) ni sur la relation entre le nombre d'UCs filles et le diamètre (p=0.26). Ceci signifie que pour un même diamètre, une UC apicale et une UC latérale ont le même nombre d'UCs filles et une UC faiblement taillée et une UC sévèrement taillée ont la même probabilité de débourrer et le même nombre d'UCs filles par UC qui a débourré. L'effet de la position sur le nombre d'UCs filles s'explique donc par le fait que les UCs apicales ont en moyenne des diamètres plus importants que les UCs latérales (Normand et al., 2009). Et l'effet de la sévérité de taille s'explique par le fait que le diamètre au point de coupe augmente avec la sévérité de taille (Persello et al., 2019). La position et la sévérité de taille ne sont donc pas inclues dans le modèle. La surface foliaire totale produite par l'UC est répartie sur les UCs filles en fonction de leur longueur, cette dernière étant tirée dans une loi normale. Le nombre de feuilles de l'UC fille dépend de la surface individuelle des feuilles, qui est aussi tirée dans une loi normale. Cependant, selon la position apicale ou latérale de l'UC et de sa mère, sa longueur et la surface de ses feuilles sont tirées dans des lois normales différentes. Enfin, la date de débourrement, estimée en nombre de jours après la taille, est déterminée par un mélange de lois normales. La date de débourrement dépend de la sévérité et de l'intensité de taille pour les UCs taillées et seulement de l'intensité de taille pour les UCs non taillées.

Les relations entre les variables réponses (à l'exception de la date de débourrement) et les différents facteurs impactant ces variables ont été déterminées à partir des modèles linéaires généralisés en utilisant la loi appropriée. Les paramètres des différentes lois ont été extraits et intégrés au modèle afin de simuler la croissance végétative. L'intensité de taille a été introduite comme une variable catégorielle ordonnée (C < LP < HP). Son effet sur une variable réponse, qui peut être linéaire et/ou quadratique, est déterminé à l'aide de contrastes polynomiaux. L'ensemble des analyses ont été réalisées avec le logiciel R version 3.2.5 (R Development Core Team, 2016). Les équations et les paramètres pour ces différentes relations sont présentés en Annexe 2 (UCs taillées) et en Annexe 3 (UCs non taillées). Pour la date de débourrement, les paramètres ont été extraits de Persello et al. (2019). Ils sont rappelés en annexe 4.

2.3. Simulation virtuelle de la taille

2.3.1. Réalisation de la taille virtuelle

Une taille virtuelle est simulée sur une maquette 3D initiale de l'arbre correspondant à celle de l'arbre digitalisé. En fonction de l'intensité et de la sévérité de taille qu'il souhaite appliquer, l'opérateur choisi le nombre de coupes pour chacune des trois modalités de sévérité de taille. Le modèle sélectionne aléatoirement les UCs à tailler. Pour que la simulation soit la plus conforme possible aux conditions expérimentales, la sélection et la taille des axes n3 a d'abord été réalisée, puis celles des axes n2 et enfin celles des axes n1. En procédant ainsi, la probabilité de choisir une branche qui a déjà un point de coupe est réduit.

Cependant, des configurations étranges pouvaient se produire avec une telle sélection. En effet des UCs terminales peu vigoureuses peuvent être portées par des UCs âgées ou du vieux bois qui portent des systèmes ramifiés importants. Pour éviter cela, nous avons rajouté une contrainte sur les diamètres des UCs qui sont taillées virtuellement et qui doivent suivre les distributions de diamètres des UCs taillées dans nos expérimentations. Nous avons utilisé les distributions suivantes : n1 : 6.9 ±1.6 ; n2 : 9.5±2.5 et n3 :13.1±3.4mm.

Les diamètres conditionnant les probabilités des lois de croissance et l'intensité de taille de l'arbre, cette contrainte nous permet de rester dans des conditions similaires aux pratiques observées sur le terrain. De manière similaire, nous avons testé si la gamme de diamètres des UCs terminales non taillées correspondait à celle que nous avions observée dans nos échantillons. Nos relevés indiquaient des diamètres d'UCs terminales entre 1 et 10.5mm. Quelques UCs de la maquette avaient des diamètres parfois supérieurs à cette gamme (entre 12 et 17mm). Il s'agissait de 17 UCs terminales sur les 3228 UCs terminales présentes sur l'arbre. Elles n'ont pas été considérées pendant la simulation pour éviter d'obtenir des valeurs aberrantes dans la simulation de nos lois de croissance.

Les structures à tailler sont caractérisées en termes de biomasse, de surface foliaire globale et de nombre d'UCs terminales enlevées. Elles sont ensuite supprimées de la structure. Expérimentalement, lorsque l'UC à tailler n'avait pas d'UCs filles latérales, la taille a été réalisée au niveau de la cicatrice, à la jonction entre deux UCs (Figure 1). Par contre, lorsque l'UC à tailler avait une ou plusieurs UCs filles latérales, la taille a été réalisée au niveau de l'UC fille la plus basse. Dans tous les cas, le diamètre a été mesuré au point de coupe. Sur la maquette 3D, seuls les diamètres basaux sont connus. Pour être homogène, le diamètre au point de coupe a été considéré comme le diamètre basal de l'UC taillée (Figure 1).

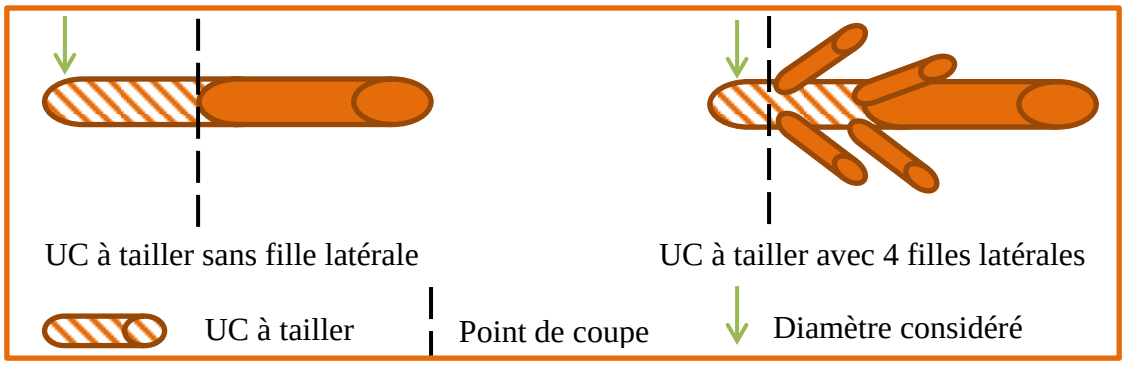


Figure 1: Taille d'un axe en fonction de la présence ou non d'au moins une unité de croissance (UC) fille latérale sur l'UC à tailler

2.3.2. Calcul de l'intensité de taille

La biomasse fraîche retirée sur la totalité de l'arbre est égale à la somme de la biomasse fraîche retirée à chaque point de coupe, qui dépend de la section de l'UC au point de coupe. La relation entre la biomasse fraîche retirée (MF, g) et la section au point de coupe (S, mm²) a été déterminée expérimentalement selon l'équation suivante:

$MF = e^{1.276*\log(S) - 0.9826}$ [Eq.1]

Le volume de la canopée, assimilé à un cube, a été estimé à partir de la maquette 3D de l'arbre comme le produit de la hauteur de la canopée et de ces deux longueurs (entre les rangs et sur le rang). L'intensité de taille a ensuite été déterminée comme le rapport entre la masse fraîche retirée et le volume de canopée. En fonction de sa valeur, elle est classée selon trois modalités d'intensité de taille (Tableau 3).

Tableau 3: Modalité d'intensité de taille de l'arbre (C : non taillé, LP : faiblement taillé, HP : intensément taillé) selon la masse fraîche retirée en kg par m³ de canopée

Intensité de taille	C	LP	HP
Biomasse retirée par volume de canopée (kg/m³)	0.00	>0.00 et ≤ 0.20	>0.40 et ≤ 0.60

2.3.3. Simulation de la croissance végétative

La croissance végétative est simulée à partir du modèle de développement architectural de l'arbre intégrant la taille, en appliquant les équations définies en Annexes 2, 3 et 4 sur l'ensemble des UCs taillées et non taillées de l'arbre virtuel, en fonction de l'intensité et de la sévérité de taille appliquées, et des caractéristiques des UCs (diamètre au point de coupe pour les UCs taillées, diamètre basal de l'UC et présence ou non d'un bourgeon terminal pour les UCs non taillées). Cependant, sur l'arbre digitalisé, nous ne savons pas quelles UCs avaient encore un bourgeon terminal. Le pourcentage d'UCs ayant un bourgeon terminal est très variable d'un arbre à l'autre. Sur les UCs non taillées échantillonnées sur les arbres étudiés en 2017, ce pourcentage varie de 3 à 87% en moyenne. Dans le modèle, nous avons considéré que 52% des UCs avaient un bourgeon terminal, ce qui correspond à la moyenne observée sur l'ensemble des UCs échantillonnées. Concrètement, pour chaque UC non taillée terminale, le modèle détermine à partir d'une loi binomiale de paramètre μ=220.52 si l'UC a un bourgeon terminal. Cette donnée est un paramètre d'entrée du modèle qui est modifiable.

2.4. Description des simulations réalisées

2.4.1. Caractérisation des coupes virtuelles

La distribution du diamètre de chaque axe qui peut être potentiellement taillé sur la maquette 3D a été réalisée, sans la contrainte et avec la contrainte de diamètres que nous avons fixée. La distribution des diamètres mesurés expérimentalement, sur les 30 UCs taillées (10 par modalité de sévérité de taille) par arbre, soit 80 UCs par modalité de sévérité de taille, a également été représentée. La taille d'un arbre faiblement taillé (LP) et intensément taillé (HP) a été simulée en taillant respectivement 20 et 70 coupes par modalité de sévérité de taille. Pour chaque intensité de taille, la simulation a été réalisée 10 fois et la moyenne de la

biomasse retirée a été calculée. Parallèlement, les données (biomasse retirée, volume de l'arbre,…) de 4 arbres taillés expérimentalement avec un nombre de coupes identiques ont été présentées. La maquette 3D des coupes sélectionnées sur un arbre faiblement taillé et un arbre intensément taillé a été montrée en illustration.

2.4.2. Simulation de la croissance végétative

A l'échelle de l'UC, le taux de débourrement simulé des UCs non taillées et des UCs taillées en fonction de la sévérité de taille a été calculé à partir de la population totale présente sur un arbre non taillé, faiblement taillé et intensément taillé. Les taux de débourrement estimés expérimentalement, à partir des 30 UCs taillées et des 30 UCs non taillées échantillonnées par arbre ont également été présentés. De même, le nombre d'UCs filles (moyenne ± écart-type) par UC non taillée et par UC taillée en fonction de la sévérité de taille a été calculé à partir de la population totale présente sur un arbre modélisé non taillé, faiblement taillé et intensément taillé. Le nombre d'UCs filles par UC estimé expérimentalement a été présenté, indépendamment de l'intensité de taille du fait de l'absence d'effet significatif de ce facteur.

A l'échelle de l'arbre, la croissance végétative a été simulée en réalisant de 0 à 80 coupes par modalité de sévérité de taille. Pour chaque nombre de coupes, la simulation a été réalisée 10 fois. Les données de sortie obtenues par le modèle sont : i) le nombre d'UCs terminales total produites sur l'arbre, ii) le nombre d'UCs retirées sur l'arbre, iii) la surface foliaire produite par la totalité des UCs taillées et iv) la surface foliaire produite par la totalité des UCs non taillées. La croissance végétative a été simulée uniquement lorsque la taille simulée correspondait à la gamme d'intensité de taille étudiée.

La dynamique de débourrement de l'ensemble des UCs taillées et non taillées d'un arbre non taillé (C), faiblement taillé (LP) et intensément taillé (LP) a été simulée. La durée de la croissance végétative de chacun des arbres a été calculée en déterminant le nombre de jours entre la date d'apparition de la première UC qui a débourré et celle de la dernière UC qui a débourré.

2.4.3. Exemples d'application du modèle

Les simulations ont été réalisées dans un premier temps avec le même nombre de coupes par modalité de sévérité de taille afin d'avoir un protocole similaire à celui réalisé expérimentalement. Cependant, il est également possible de modifier les proportions de chacune des modalités. A l'échelle de l'arbre, la croissance végétative a été simulée en réalisant de 0 à 250 coupes d'axes en 1, de 0 à 300 coupes de n2 et de 0 à 130 coupes de n3. Pour chaque nombre de coupes, la simulation a été réalisée 10 fois. Les données de sortie sont identiques à celles énoncées précédemment.

La dynamique de débourrement de l'ensemble des UCs taillées et non taillées d'un arbre faiblement taillé (LP) et intensément taillé (HP) a été simulée, en réalisant uniquement des coupes d'axes en n1 (LP : 120), en n2 (LP : 100 et HP : 200 coupes) ou en n3 (LP : 40 et HP : 130 coupes). Il n'a pas été possible de réaliser une taille intense avec uniquement des coupes en n1 du fait de la contrainte de diamètre qui a limité le nombre de coupes possibles. La durée de la croissance végétative de chacun des arbres a été calculée en déterminant le nombre de jours entre la date d'apparition de la première UC qui a débourré et celle de la dernière UC qui a débourré.

3. RESULTATS

3. 1. Caractérisation des coupes virtuelles

Les lois de croissance végétative dépendant fortement des diamètres aux points de coupes, nous avons vérifié que les distributions des diamètres aux points de coupes simulés sur la maquette étaient en accord avec ceux observés lors de nos expérimentations. Sans appliquer la contrainte sur les diamètres, ces distributions sont différentes (Figure 2A, B) pour chaque modalité de sévérité de taille. Elles sont en moyenne de 7.96±4.96mm pour les axes n1, 11.60±7.42mm pour les axes n2 et 15.57±9.62mm pour les axes n3.

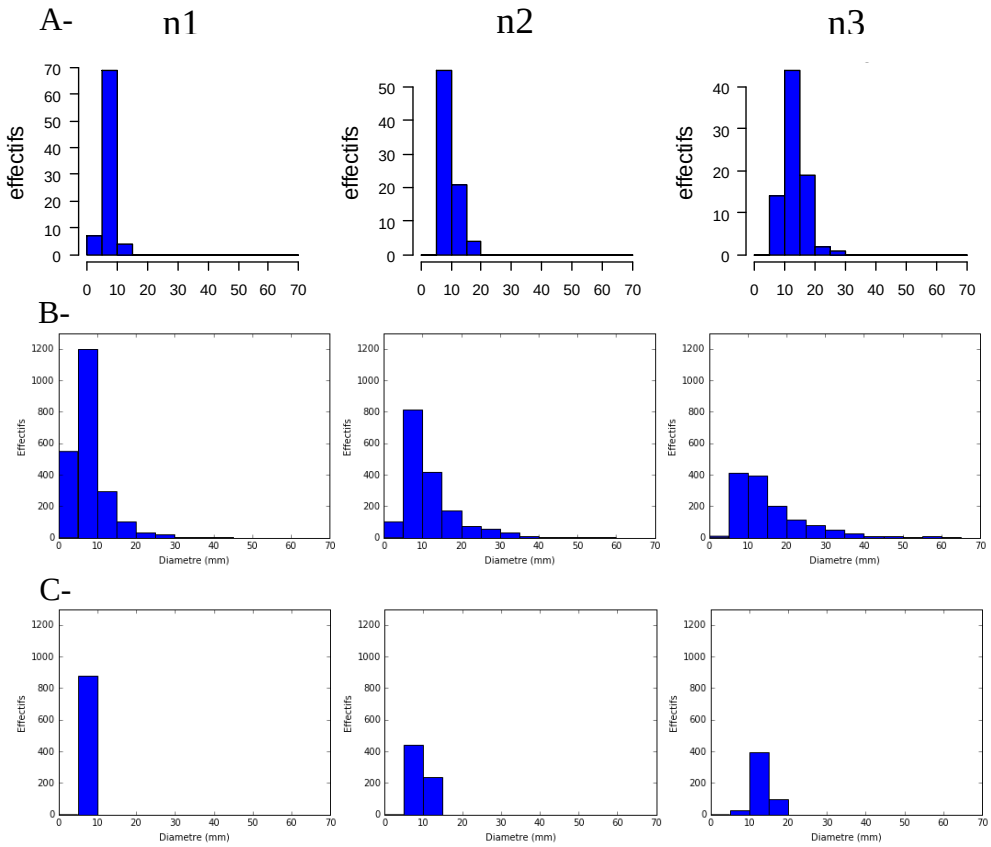


Figure 2 : Répartition du diamètre au point de coupe (mm) des unités de croissance (UCs) en fonction de la sévérité de taille de l'axe (n1 : légèrement, n2 : modérément et n3 : sévèrement taillés). A- diamètres mesurés sur le terrain, B- diamètres de toutes les coupes possibles mesurés sur la maquette, sans contrainte de diamètre pour la sélection des UCs, C- diamètres de toutes les coupes possibles mesurés sur la maquette, avec contrainte de diamètre pour la sélection des UCs

En taillant 20 axes par modalité de sévérité de taille, 17.07 kg de biomasse a été virtuellement retirée sur l'arbre et l'intensité de taille de l'arbre (0.452 kg/m^3) correspond à une taille intense (HP). En taillant 70 axes par modalité de sévérité de taille, 39.28kg de biomasse a été virtuellement retirée et l'intensité de taille (1.04 kg/m^3) est en dehors de notre domaine de validité (Tableau 1). La biomasse retirée par volume de canopée est supérieure à la biomasse que nous avons retirée expérimentalement pour un même nombre de coupes (Tableau 4). En appliquant la contrainte sur les diamètres aux points de coupes le nombre possible de coupes par modalité de sévérité de taille diminue : 881, 680 et 519 points de coupes potentiels existent sur la maquette virtuelle pour les modalités n1, n2 et n3 respectivement alors que sans la contrainte de diamètre, ils sont au nombre de 2217, 1696 et

1332. Le nombre de coupes potentiels est différent du nombre de points de coupes réalisables car certaines coupes se recoupent.

Les distributions des diamètres aux points de coupes simulés sur la maquette (Figure 2C) sont davantage en accord avec ceux observés lors de nos expérimentations. Avec la contrainte de diamètre, la biomasse retirée sur l'arbre et l'intensité de taille correspondante pour 20 et 70 coupes par modalité de sévérité de taille ont été récapitulées dans le Tableau 4. Les intensités de taille obtenues virtuellement sont similaires à celles obtenues expérimentalement pour ces mêmes nombres de points de coupe. Plus généralement on peut estimer sur la maquette virtuelle, que 1 à 29 coupes par modalité de sévérité de taille correspondent à une taille légère (LP). Entre 52 et 80 coupes, l'arbre est intensément taillé (HP). Et entre 29 et 52 coupes, la taille correspond à une intensité intermédiaire pour lequel les lois de croissance n'ont pas été déterminées et ne pourront donc pas être simulées.

Tableau 4 : Caractérisation de la taille appliquée sur le terrain (exemple de 4 arbres) et virtuellement sur la maquette (moyenne de 10 simulations) : volume des arbres (m^3), nombre de coupes et biomasse retirée (kg) par sévérité de taille (n1, n2 et n3), biomasse retirée par volume de canopée (kg/m^3) et intensité de taille de l'arbre (LP : faiblement taillé, HP : intensément taillé)

volume de l'arbre (m^3)	nombre de coupes par sévérité de taille	biomasse retirée (kg)				kg de biomasse retirée/m^3	intensité de taille
		n1	n2	n3	total		
Taille appliquée sur le terrain							
41.09	20				7.13	0.174	LP
62.98	20				7.16	0.114	LP
46.39	70				26.29	0.567	HP
47.65	70				25.60	0.537	HP
Taille virtuelle sur la maquette							
37.8	20	0.69	1.49	3.43	5.61	0.149	LP
	70	2.31	5.18	12.01	19.51	0.518	HP

Les tailles obtenues avec notre méthode de sélection des axes à tailler sur la maquette de l'arbre digitalisé, i.e. sélection aléatoire conditionnée par la contrainte de diamètre, sont illustrées dans la Figure 3 pour une taille faible (A) et intense (B).

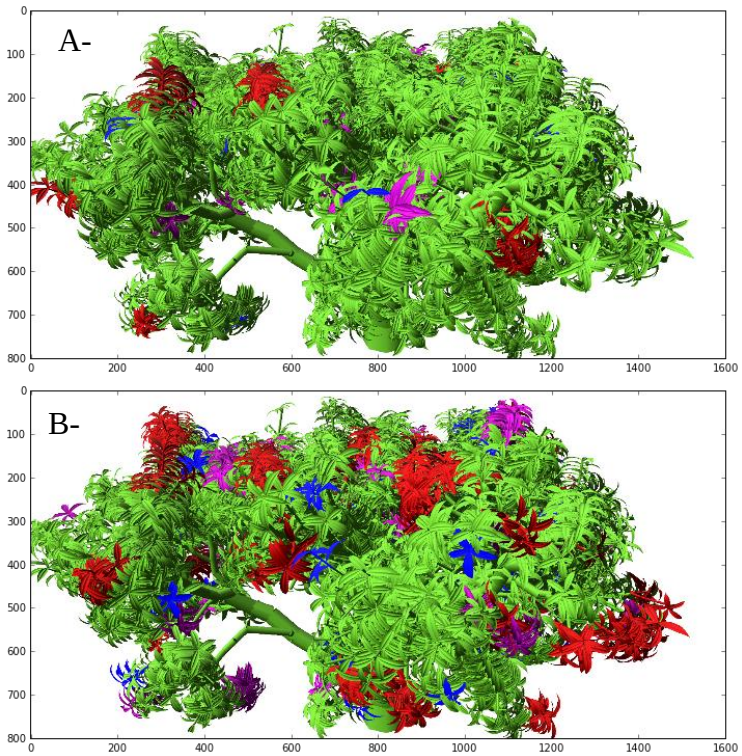


Figure 3 : Sélection des axes à tailler par le modèle avec la contrainte de diamètre pour un arbre faiblement taillé (A) et intensément taillé (B). Les axes colorés en bleu correspondent à des axes n1, ceux en violet à des axes n2 et ceux en rouge à des axes n3.

3.2. Simulation de la croissance végétative : caractérisation de l'effet de la taille à l'échelle globale de l'arbre

La croissance végétative a été décomposée en quatre processus : la probabilité de débourrer de l'UC, le nombre d'UCs filles qu'elle porte lorsqu'elle débourre, la surface foliaire produite et la date à laquelle elle débourre. A partir de ces processus élémentaires considérés à l'échelle de l'UC, le modèle de taille qui est appliqué à la maquette de l'arbre digitalisé permet de caractériser l'effet de la taille sur la croissance végétative à l'échelle globale de l'arbre. Il permet aussi d'estimer des informations qui n'avaient pas été mesurées lors de l'expérimentation, tel que le nombre d'UCs terminales, le nombre de feuilles ou la surface foliaire retirées par modalité de sévérité de taille à l'échelle de l'UC ou de l'arbre entier.

En moyenne, le nombre d'UCs terminales produites est supérieur au nombre d'UCs terminales retirées pour des axes légèrement taillés (n1), similaire pour des axes moyennement taillés (n2) et inférieur pour des axes sévèrement taillés (n3) (Tableaux 3 et 5).

Tableau 3 : Nombre d'unités de croissance (UCs) et de feuilles retirées selon la sévérité de taille (moyenne ± écart-type) calculés à partir de l'ensemble des coupes potentiels sur la maquette d'arbre digitalisé

sévérité de taille	nombre d'UCs terminales retirées	nombre de feuilles retirées
n1	1.7±1.1	12.3±10.6
n2	3.3±1.9	29.8±17.3
n3	6.2±3.1	58.4±30.3

Pour les UCs non taillées, le taux de débourrement et le nombre d'UCs filles par UC qui a débourré sont proches de ceux observés expérimentalement (Tableau 5 et Tableau 6). Par contre, le taux de débourrement des UCs taillées simulé s'éloigne des valeurs expérimentales, notamment sur les arbres intensément taillés (Tableau 5). Il est sous-estimé sur les axes n1 et n2 et surestimé sur les axes n3. Le nombre d'UCs filles par UC taillée simulé est supérieur à celui observé expérimentalement et avec un écart-type plus faible (Tableau 6). La surface foliaire produite, qui dépend du nombre d'UCs filles par UC, suit les mêmes tendances (données non montrées).

Tableau 5 : Taux de débourrement des unités de croissance (UCs) non taillées, légèrement taillée (n1), modérément taillée (n2) et sévèrement taillée (n3) sur un arbre non taillé (C), faiblement taillé (LP) et intensément taillé (HP). Les taux de débourrement obtenus expérimentalement ont été rappelés entre parenthèses.

intensité de taille	non taillées	n1	n2	n3
C	0.34 (0.44)	-	-	-
LP	0.41 (0.42)	0.35 (0.35)	0.60 (0.55)	0.80 (0.78)
HP	0.59 (0.59)	0.59 (0.68)	0.79 (0.88)	0.93 (0.85)

Tableau 6 : Nombre d'unités de croissance (UCs) filles (moyenne ± écart-type) par UC non taillée, légèrement taillée (n1), modérément taillée (n2) et sévèrement taillée (n3) sur un arbre non taillé (C), faiblement taillé (LP) et intensément taillé (HP). Seul le nombre d'UCs filles des UCs qui ont débourré a été pris en compte. Le nombre d'UCs filles par UC obtenu lors de l'expérimentation a été rappelé, indépendamment de l'intensité de taille, du fait de l'absence d'effet significatif de ce facteur.

	non taillées	n1	n2	n3
C	1.3±0.7	-	-	-
LP	1.6±1.2	3.4±1.0	3.8±0.7	4.9±1.3
HP	1.6±1.2	3.7±1.4	4.5±1.7	4.8±1.5
Expérimentation	1.5±1.0	2.6±1.8	3.4±2.1	3.9±2.6

3.2.1 Nombre d'UCs terminales générées

L'arbre digitalisé a initialement 3228 UCs terminales. Dans une configuration où il n'est pas taillé et qu'on lui applique les lois de croissance correspondantes, la structure possède en moyenne 4613 UCs terminales à la fin de la croissance végétative, ce qui représente une augmentation de 43%. On peut estimer par simulation qu'il produit 3674 dm² de surface foliaire supplémentaire.

Le nombre d'UCs terminales produites au cours de la croissance végétative est toujours supérieur au nombre d'UCs terminales retirées sur les arbres taillés (Figure 4). Le nombre d'UCs produites pour une même intensité de taille varie peu en fonction du nombre de coupes. En conséquence, plus le nombre de coupes est important et donc plus le nombre d'UCs retirées est important, moins le nombre d'UCs terminales total à la fin de la croissance végétative est élevé (Figure 4). A partir de 75 coupes par sévérité de taille environ, le nombre

Rapport-Gratuit.com

total d'UCs terminales à la fin de la croissance végétative est inférieur à celui des arbres non taillés.

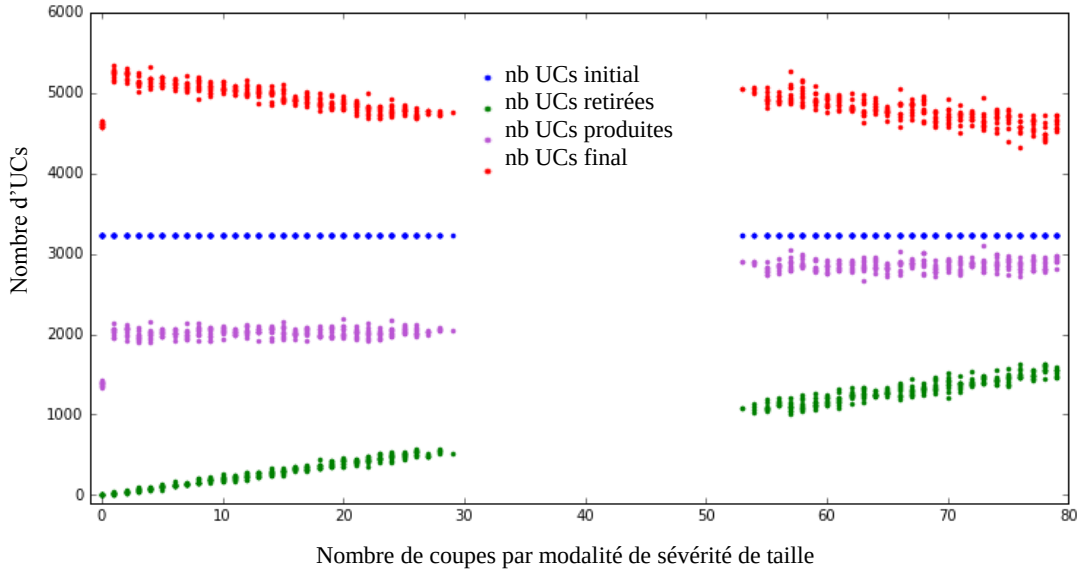


Figure 4 : Nombre d'unités de croissance (UCs) terminales initial (avant la taille) ; nombre d'UCs retirées au moment de la taille ; produites et total à la fin de la croissance végétative en fonction du nombre de coupes par sévérité de taille (n1, n2 et n3). Les simulations ont été réalisées 10 fois pour chaque nombre de coupes. L'absence de points signifie que la taille simulée ne correspond pas à la gamme d'intensité de taille étudiée.

3.2.2 Surface foliaire générée

Sur les arbres faiblement et intensément taillés, la surface foliaire produite par les UCs taillées est toujours inférieure à la surface foliaire retirée (Figure 5). Par contre, la surface foliaire produite par les UCs non taillées compense largement la surface retirée. Pour une même intensité de taille, la surface foliaire produite varie finalement peu avec le nombre de coupes, alors que la surface foliaire supplémentaire (produite – retirée) à la fin de la croissance végétative diminue lorsque le nombre de coupes augmente. La surface foliaire totale des arbres taillés à la fin de la croissance végétative est supérieure à celle des arbres non taillés. Lorsque 20 et 70 coupes par modalité de taille sont réalisées sur la maquette d'arbre digitalisé, le nombre d'UCs supplémentaire (produites – retirées) est de respectivement de 1625 et 1477 UCs et la surface foliaire supplémentaire est de 4448 et 6673dm².

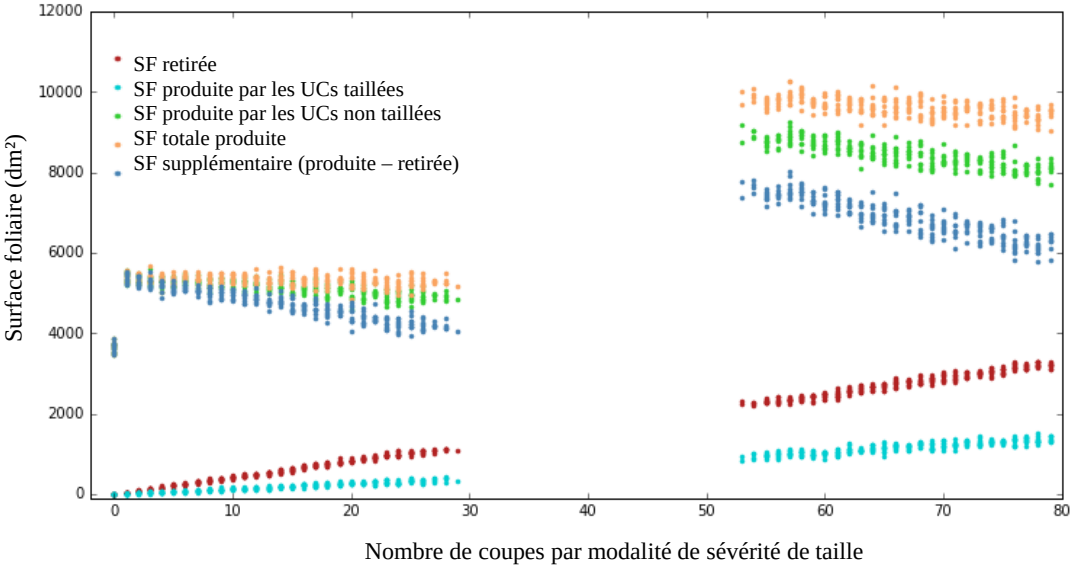


Figure 5 : Surface foliaire (SF) retirée au moment de la taille (dm²), produite par les unités de croissance (UCs) taillées et non taillées et totale ainsi que la surface foliaire supplémentaire (produite – retirée) en fonction du nombre de coupes par sévérité de taille (n1, n2 et n3). Les simulations ont été réalisées 10 fois pour chaque nombre de coupes. L'absence de points signifie que la taille simulée ne correspond pas à la gamme d'intensité de taille étudiée.

3.2.3 Dynamique de débourrement

La dynamique de croissance végétative à l'échelle globale de l'arbre, en considérant la totalité des UCs présentes, a été simulée suite à la taille virtuelle. La croissance végétative débute le 11 février 2017 pour l'arbre non taillé, faiblement taillé et intensément taillé, soit 9 jours après la taille des arbres (Figure 6). La dynamique de débourrement est semblable sur l'arbre non taillé et faiblement taillé, avec deux pics de croissance végétative, autour du 15 et du 28 février. Cependant, le poids du deuxième pic est plus important sur l'arbre faiblement taillé que sur l'arbre non taillé. La dynamique de débourrement de l'arbre intensément taillé est synchronisée, avec un seul pic de croissance végétative, autour du 18 février. La présence de deux pics de débourrement, avec des poids différents sur l'arbre non taillé et l'arbre faiblement taillé et la synchronisation de la croissance végétative avec un pic de débourrement sur l'arbre intensément taillé représentent la dynamique de débourrement estimée par Persello et al., 2019. La durée de la croissance végétative est de 20 jours pour l'arbre non taillé, 25 jours pour l'arbre faiblement taillé et 14 jours pour l'arbre intensément taillé.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

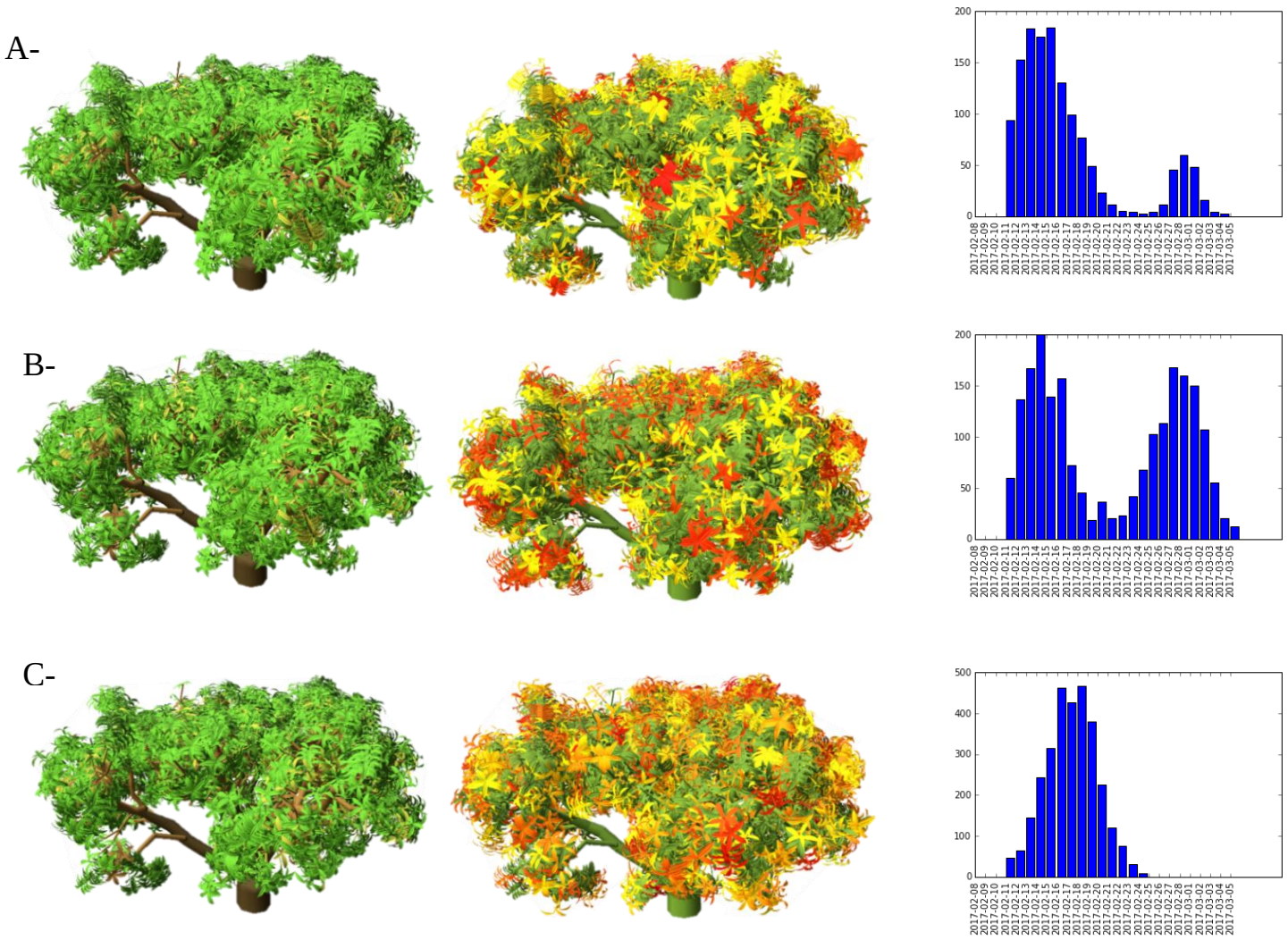


Figure 6 : Dynamique de débourrement des unités de croissance (UCs) taillées et non taillées d'un arbre non taillé (A), faiblement taillé (B) et intensément taillé (C). La première colonne représente les arbres après la taille et la seconde colonne représente les arbres à la fin de la croissance végétative. La troisième colonne représente l'histogramme des dates de débourrement de l'ensemble des UCs. Les UCs colorées correspondent à celles qui se sont développées après la taille. Plus la couleur tend vers le rouge, plus l'UC s'est développée tardivement.

3.3. Exemples d'applications du modèle : exploration de nouveaux scénarii de taille

Lors de l'expérimentation, nous avions appliqué les différentes modalités de sévérité de taille dans les mêmes proportions pour toutes les modalités d'intensité de taille, afin de déterminer les effets de chaque facteur (intensité et sévérité de taille) sur la croissance végétative. Le modèle permet de tester des configurations de taille qui n'avaient pas été mesurées, en particulier des proportions non homogènes de sévérité de taille.

Nous avons simulé 10 fois des tailles en enlevant seulement des axes n1 (0 à 250 coupes) ou n2 (0 à 300 coupes) ou n3 (0 à 130 coupes). Avec les contraintes de diamètre, il n'est pas possible de réaliser une taille intense (HP) en taillant uniquement des axes n1. La modalité de sévérité de taille appliquée n'a pas d'effet sur la surface foliaire produite (Figure 7), ni sur le nombre final d'UCs terminales à la fin de la croissance végétative (Annexe 5).

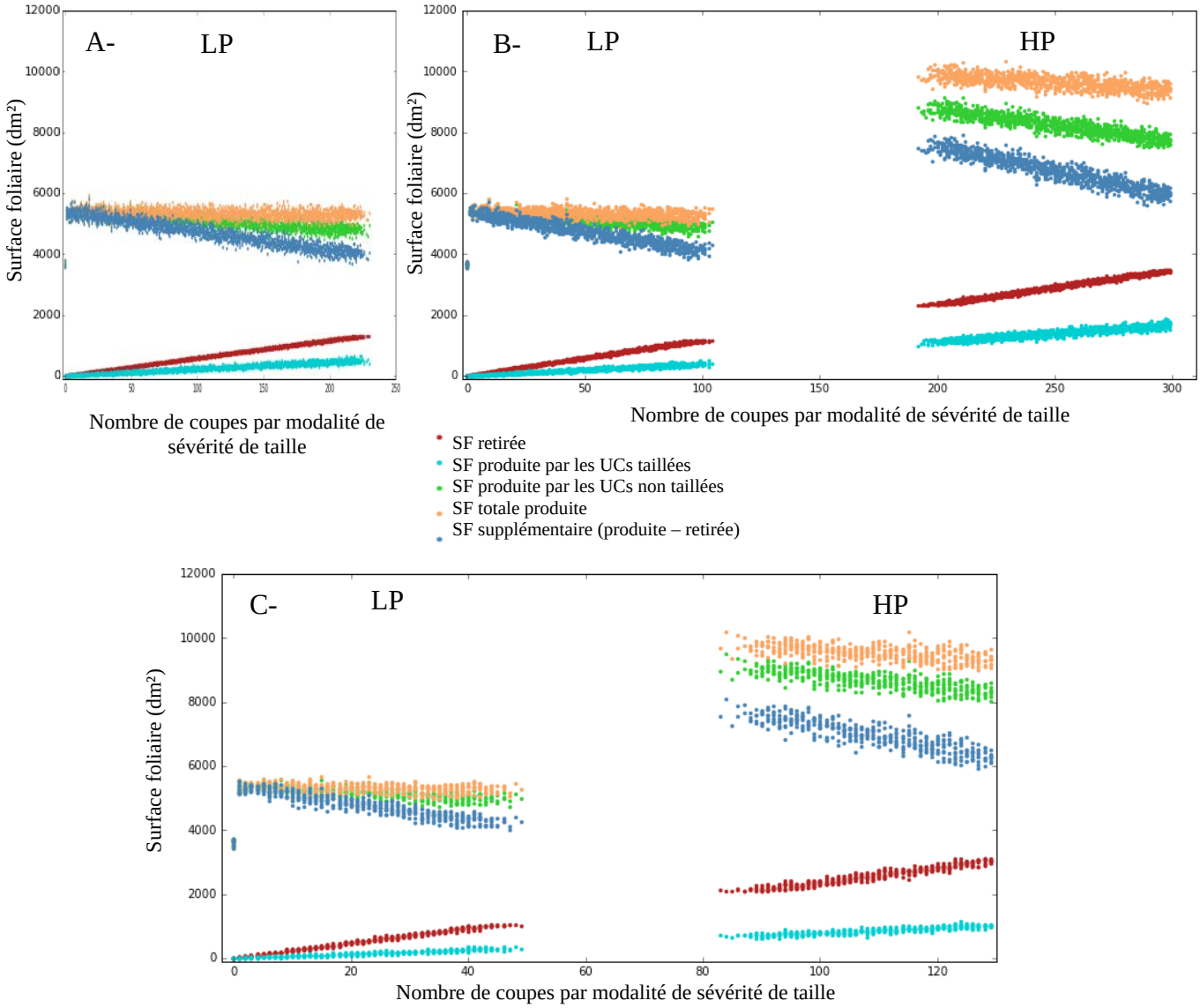


Figure 7 : Surface foliaire (SF) retirée au moment de la taille (dm²), produite par les unités de croissance (UCs) taillées et non taillées et totale ainsi que la surface foliaire supplémentaire (produite – retirée) en fonction du nombre d'axes n1 (A), n2 (B) ou n3 (C) taillés. Avec les contraintes de diamètre, il n'est pas possible de réaliser une taille intense (HP) en taillant uniquement des axes n1. LP correspond à des arbres faiblement taillés et HP à des arbres intensément taillés. Les simulations ont été réalisées 10 fois pour chaque nombre de coupes. L'absence de points signifie que la taille simulée ne correspond pas à la gamme d'intensité de taille étudiée.

En effet, en taillant 230 n1, 100 n2 ou 45 n3, ce qui correspond à la limite supérieure d'une intensité de taille LP (Figure 7), 5340, 5228 et 5280dm² de surface foliaire respectivement a été produite en moyenne. De même, en taillant 300 n2 ou 130 n3, ce qui correspond à la limite supérieure d'une intensité de taille HP, 9483 et 6177dm² de surface foliaire respectivement a été produite en moyenne.

La sévérité de taille réalisée n'affecte pas la dynamique de débourrement à l'échelle de l'arbre sur les arbres faiblement taillées et sur les arbres intensément taillés (Figure 8). Pour l'arbre faiblement taillé, la durée de la croissance végétative est de 23 jours, quel que soit la modalité de sévérité de taille appliquée, avec un pic de croissance le 16 et un pic de croissance le 27 février. De même, pour l'arbre intensément taillé, la durée de la croissance végétative en appliquant des coupes en n2 ou en n3 est de 14 jours, et il y a un seul pic de croissance autour du 18 février.

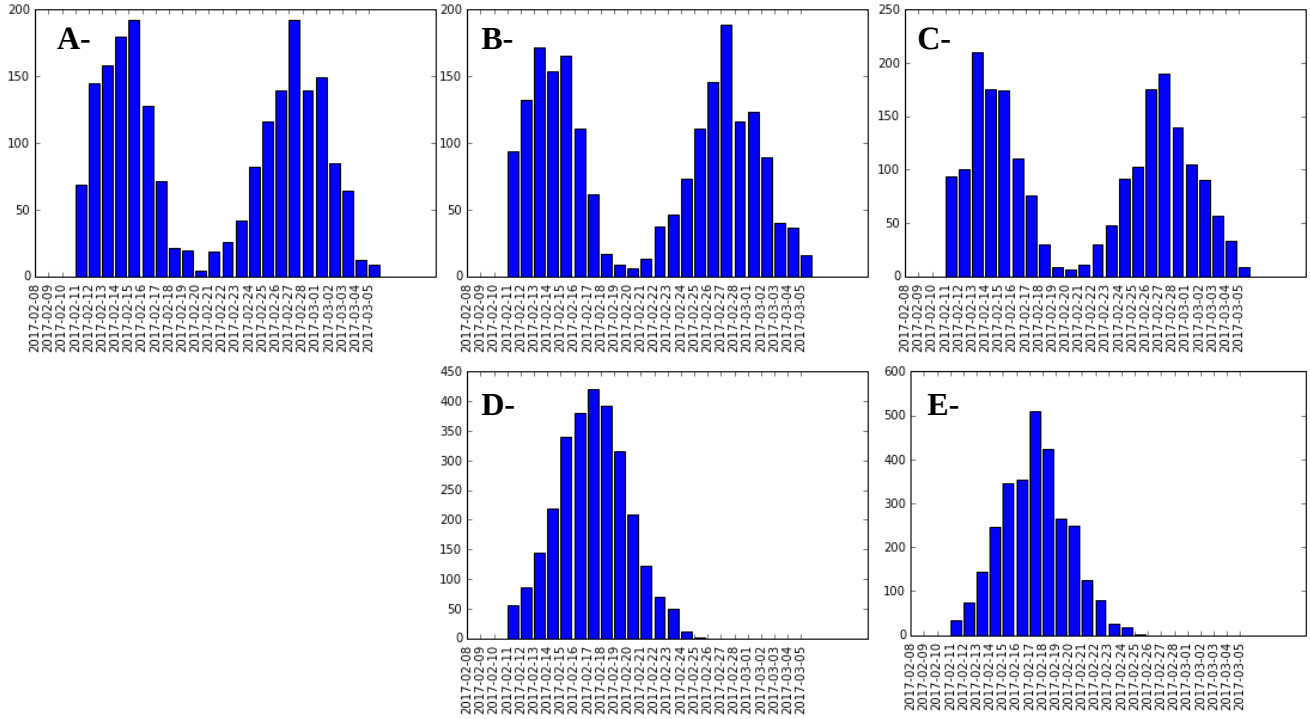


Figure 8 : Dynamique de débourrement simulée de l'ensemble des unités de croissance d'un arbre faiblement taillé (LP) lorsque la taille a été réalisée avec une seule modalité de sévérité de taille : 120 coupes d'axes en n1 (A), 100 coupes d'axes en n2 (B) et 40 coupes d'axes en n3 (C) et d'un arbre intensément taillé (HP) avec 200 coupes d'axes n2 (D) et 130 coupes d'axes n3 (E). Il n'a pas été possible de réaliser une taille intense avec uniquement des axes taillés en n1.

4. DISCUSSION

Nous avons réalisé une première ébauche de modèle de développement du manguier intégrant les effets de la taille sur sa croissance végétative. La croissance végétative a été décomposée en différents processus élémentaires qui sont l'occurrence et l'intensité de débourrement, la surface foliaire produite et la dynamique de débourrement. Ce modèle nous a permis d'estimer de manière plus globale, à l'échelle de l'arbre, des effets de la taille sur la croissance végétative. Il nous a également permis d'estimer des informations globales sur l'architecture de la plante facilement et rapidement, sans réaliser de nouvelles expérimentations qui auraient été très coûteuses en temps et en main-d'œuvre.

4.1 Validité du modèle

La principale difficulté rencontrée lors de la réalisation du modèle est venue de la différence des distributions de diamètres aux points de coupe des axes n1, n2 et n3 obtenues avec le modèle et celles obtenues lors de l'expérimentation. Pour les expérimentations, les diamètres moyens mesurés par sévérité de taille étaient très stables d'une année sur l'autre. Cela était consistant avec des études précédentes (Normand et al., 2008) qui établissaient des relations allométriques existant à l'échelle de la branche. Ces différences pourraient s'expliquer par deux raisons. La première raison pourrait venir d'une différence de protocole de mesures de diamètre qui ont été réalisées lors de la digitalisation de l'arbre et lors de l'expérimentation sur la taille. Pour la digitalisation de l'arbre, le diamètre des UCs a été mesuré à la base des UCs alors que dans l'expérimentation sur la taille, il a été mesuré au niveau du point de coupe. Le diamètre au point de coupe considéré par le modèle correspond en fait au diamètre basal de l'UC taillée, il est donc surestimé, notamment lorsque l'UC taillée n'a pas d'UCs filles latérales. Pour les UCs non taillées dont le diamètre avait été mesuré expérimentalement à la base des UCs, les simulations des taux de débourrement et du nombre d'UCs filles par UC sont très proches des valeurs observées sur le terrain. La deuxième raison vient d'un biais dans la sélection des UCs taillées lors de l'expérimentation. Nous avons probablement été incités à tailler un certain type d'axes, notamment ceux qui nous étaient accessibles et en périphérie des arbres. Le modèle, à l'inverse, sélectionne de façon totalement aléatoire les UCs de la structure en ne tenant compte uniquement de leur position topologique dans la structure et potentiellement d'une contrainte sur les diamètres. Certaines UCs terminales se trouvant à l'intérieur de la canopée avec un développement limité ou certaines UCs terminales se trouvant tout en haut de la canopée avec un développement parfois important peuvent être sélectionnées même si en pratique elles seraient difficiles d'accès. En l'absence de contrainte de diamètre, le modèle peut également sélectionner des axes réitérés, situés sur du vieux bois. Une taille en n1, n2 ou n3 de ces axes correspond en réalité à une sévérité de taille bien plus sévère.

Ces différences de distribution de diamètre peuvent avoir différentes répercutions. Tout d'abord, la biomasse retirée localement est estimée à partir du diamètre au point de coupe, selon les relations présentées par Normand et Lauri (2012). L'intensité de taille de l'arbre qui découle de la biomasse totale retirée est donc mal estimée si les diamètres au point de coupe sont surestimés par le modèle. De plus, le nombre d'UCs filles par UC étant simulé à partir d'une loi de Poisson, qui est une loi exponentielle, une petite surestimation du diamètre de l'UC peut augmenter fortement le nombre d'UCs filles. Pour éviter cela, nous avions mis en place une procédure simple qui contraint le tirage aléatoire de la loi de Poisson à être dans un rang de valeurs réalistes de nombre de filles. Cependant, cela avait l'inconvénient de biaiser partiellement les tirages aléatoires et le modèle pouvait converger très lentement. Pour les UCs non taillées, le nombre d'UCs filles est limité par le diamètre qui est peu variable (excepté les 17 UCs que nous avons écartées). Par contre, pour les UCs taillées, le diamètre étant plus variable, le nombre d'UCs filles est rapidement aberrant pour des valeurs de diamètres extrêmes. Ces raisons justifient notre choix de contraindre le modèle à tailler uniquement des axes qui avaient des diamètres similaires à ceux mesurés sur le terrain. Cependant, cette contrainte que nous avons imposée sur les diamètres limite fortement les possibilités des points de coupes, notamment pour les axes n1. Il nous a notamment été

impossible de simuler la croissance végétative d'un arbre intensément taillé avec uniquement des tailles d'axes n1. Il serait intéressant de réaliser une étude de sensibilité détaillée afin de déterminer la gamme de diamètres la plus pertinente qui permettrait d'écarter les axes ne correspondant pas à nos critères de taille (axes réitérés, axes déjà taillés, mesures erronées…) tout en optimisant le nombre de coupes réalisables.

4.2 Influence de l'intensité et de la sévérité de taille sur la croissance végétative

Sur les arbres faiblement et intensément taillés, la surface foliaire produite par l'ensemble des UCs taillées est inférieure à la surface foliaire qui a été retirée. Par contre, la surface foliaire produite par les UCs non taillées compense largement la surface foliaire qui a été retirée, du fait de leur grande proportion sur l'arbre. Ceci suggère que si l'on augmente de manière importante le nombre de coupes sur l'arbre, les UCs non taillées restantes ne seront plus en nombre suffisant pour compenser la perte de la surface foliaire causée par la taille. Dans le cadre des simulations réalisées, la proportion d'UCs non taillées sur des arbres faiblement et intensément taillés est toujours supérieure à celle des UCs taillées. En conséquence, la surface foliaire produite est supérieure à la surface foliaire qui a été retirée. Le nombre d'UCs terminales et la surface foliaire à la fin de la croissance végétative sont même en moyenne supérieurs sur les arbres taillés comparés aux arbres non taillés. La taille ayant entre autre l'objectif d'augmenter l'interception lumineuse des arbres (Lauri, 2009), nous pouvons nous interroger sur l'efficacité des intensités de taille testées pour cet objectif.

Bien que nous ayons observé un effet de la sévérité de taille sur la croissance végétative des UCs taillées ; à l'échelle de l'arbre, la proportion des différentes modalités de sévérité de taille n'a qu'un effet mineur sur le nombre d'UCs terminales et la surface foliaire produits et sur la dynamique de débourrement ; indépendamment de l'intensité de taille (voir Figure 7 et Figure 8). Ceci s'explique par la faible proportion d'UCs taillées par rapport aux UCs non taillées. Par contre, pour des intensités de taille plus importantes (hors de notre domaine de validité), où la proportion d'UCs taillées est plus élevée, on pourrait s'attendre à un effet important de la sévérité de taille. Il serait donc intéressant de pouvoir simuler des intensités de taille plus importantes (>0.60kg/m^3) afin d'augmenter le nombre de coupes possibles par arbre et ainsi étudier l'effet de différentes modalités de sévérité de taille sur la croissance végétative à l'échelle de l'arbre. Ces résultats seraient d'autant plus intéressants que dans différentes expérimentations, notamment sur le manguier, la totalité des axes terminaux ont été taillés avec des profondeurs de taille parfois différentes (Oosthuyse, 1994; Singh et al., 2010; Elkhishen, 2015; Uddin et al., 2014). Le modèle permettrait de mieux caractériser l'architecture de l'arbre à la fin de la croissance végétative selon les différentes tailles réalisées, en termes de nombre d'axes terminaux et de surface foliaire produits. Ces informations pourraient aider à expliquer les différences de rendements observées en réponse à différents traitements de taille.

4.3 Améliorations possibles du modèle

L'influence de l'intensité de taille semble importante sur les simulations de croissance végétative. De manière similaire aux analyses que nous avions menées précédemment (Persello et al., 2019), cette intensité était quantifiée suivant deux niveaux, légère (LP) et intense (HP), et les probabilités des lois de croissance étaient estimées en fonction de ces deux

niveaux (trois en prenant en compte les arbres non taillés). La réponse des UCs non taillées est pour l'instant homogène dans notre modèle pour chaque intensité de taille. On peut du coup observer sur les simulations un effet palier sur les UCs terminales et surfaces foliaires produites. Ceci semble peu réaliste. Vu l'importance du développement végétatif des UCs non taillées qui sont majoritaires dans la structure dans la simulation, la surface foliaire produite et le nombre d'UCs terminales produites à l'échelle de l'arbre diminuent avec le nombre de coupes uniquement du fait de la diminution du nombre d'UCs terminales non taillées. En conséquence, pour une même intensité de taille, la surface foliaire produite est maximale lorsque le nombre de coupes est minimal ce qui semble contraire aux observations. Ceci est un artefact lié à la discrétisation des niveaux d'intensité de taille. Une solution serait d'améliorer les analyses en prenant en compte l'intensité de taille comme un facteur continu estimé par exemple en termes de biomasse retirée par volume de canopée de l'arbre. De manière similaire, nous avions identifié que le taux de débourrement d'une UC non taillée dépend de sa distance à une UC taillée (Persello et al., 2019), indépendamment de l'intensité de taille. En intégrant cet effet de la distance dans les lois de développement du modèle, le taux de débourrement d'une UC non taillée s'adapterait aux situations locales dans l'arbre de chacune des UCs non taillées. Cela permettrait de prendre en compte par exemple le fait que plus le nombre de coupes est important, plus il y a d'UCs non taillées à proximité d'UCs taillées et que donc plus sa réaction à la taille est importante. La surface foliaire et le nombre d'UCs terminales non taillées produites augmenteraient donc de façon plus continue en fonction du nombre de coupes réalisées.

Une explication possible au fait que le taux de débourrement d'une UC augmente avec le nombre de coupes serait que la taille améliore l'environnement lumineux des UCs restantes. Or, la lumière a un effet positif sur le débourrement des axes, en agissant comme signal (Casal et al., 1990; Evers et al., 2006) et/ou en favorisant la photosynthèse et donc la disponibilité en carbone localement (Girault et al., 2008; Henry et al., 2011; Rabot et al., 2012). Une possible amélioration serait d'intégrer l'effet de la lumière sur le débourrement. Actuellement dans le modèle, toutes les UCs terminales ont la même probabilité de débourrer, quel que soit leur localisation dans la canopée alors même que de nombreuses UCs à l'intérieur de la canopée ont peu d'accès à la lumière et ont donc des probabilités de débourrer certainement plus faibles. La surface foliaire produite à l'échelle de l'arbre par le modèle est certainement surestimée par ces UCs qui ont très peu de chance de débourrer. En couplant nos expérimentations avec des mesures de lumières perçues, nous pourrions estimer un seuil minimal de rayonnement en-dessous duquel les UCs ne débourrent pas.

5. CONCLUSION

Ce premier modèle intégrant les effets de la taille sur la croissance végétative nous a permis de confirmer la faisabilité d'une telle approche. Le modèle permet d'avoir une vision plus globale des effets de la taille, à l'échelle de l'arbre. Toutefois, le modèle est simple et dépend de facteurs avec peu de niveaux. La réponse de l'arbre à la taille est donc un peu surestimée. L'intégration d'autres facteurs ou niveaux de facteurs, tel qu'un niveau d'intensité de taille continu, la prise en compte de l'effet de la distance des UCs non taillées à des points de coupe ou l'environnement lumineux des UCs permettraient d'obtenir des résultats plus réalistes et

qui s'adaptent plus finement aux différentes configurations de positionnement des UCs dans la canopée. Finalement, une prochaine étape de ce travail de modélisation serait d'intégrer les effets de la taille sur la reproduction des UCs afin de comprendre les effets des différentes techniques de taille sur le rendement des arbres.

REFERENCES

Allen, M., Prusinkiewicz, P., and DeJong, T. (2005). Using L−Systems for modeling the architecture and physiology of growing trees: The L−PEACH model. In *Proceedings of the 4th International Workshop on Functional−Structural Plant Models*, pp. 220−225.

Asrey, R., Patel, V.B., Barman, K., and Pal, R.K. (2013). Pruning affects fruit yield and postharvest quality in mango (*Mangifera indica* L.) cv. Amrapali. Fruits *68*, 367–380.

Barthélémy, D., and Caraglio, Y. (2007). Plant architecture: adynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. Ann. Bot. *99*, 375–407.

Boudon, F., Pradal, C., Cokelaer, T., Prusinkiewicz, P., and Godin, C. (2012). L-Py: An L-System Simulation Framework for Modeling Plant Architecture Development Based on a Dynamic Language. Front. Plant Sci. *3*.

Boudon, F., Jestin, A., Fernique, P., Lauri, P.-E., Dambreville, A., Guédon, Y., and Normand, F. (2017). The role of structural and temporal factors in the architectural development of the mango tree: evidences from simulation. Acta Hortic. *1160*, 83–90.

Buck-Sorlin, G., Hemmerling, R., Kniemeyer, O., Burema, B., and Kurth, W. (2008). A Rule-based Model of Barley Morphogenesis, with Special Respect to Shading and Gibberellic Acid Signal Transduction. Ann. Bot. *101*, 1109–1123.

Buck-Sorlin, G.H., Burema, B., Vos, J., Lieth, J.H., Heuvelink, E., de Visser, P.H.B., and Marcelis, L.F.M. (2011). A functional-structural plant model for cut roses - new techniques for modelling manipulation of plant structure. Acta Hortic. 705–711.

Capelli, M. (2017). Décrypter l'irrégularité de production des fruitiers tropicaux via l'analyse des coûts de la reproduction: le cas du manguier (*Mangifera indica* L.). Thèse. Université Montpellier.

Casal, J.J., Sanchez, R.A., and Gibson, D. (1990). The significance of changes in the red/far-red ratio, associated with either neighbour plants or twilight, for tillering in Lolium multiflorum Lam. New Phytol. *116*, 565–572.

Costes, E., Lauri, P.-E., and Regnard, J.-L. (2006). Analysing fruit tree architecture - consequences for tree management and fruit production. Hortic. Rev. *32*, 1–61.

Costes, E., Smith, C., Renton, M., Guédon, Y., Prusinkiewicz, P., and Godin, C. (2008). MAppleT: simulation of apple tree development using mixed stochastic and biomechanical models. Funct. Plant Biol. *35*, 936.

Da Silva, D., Liqi Han, and Costes, E. (2012). Light interception efficiency of apple trees: a multi-scale computational study based on MappleT model. Acta Hortic. 231–238.

Dambreville, A., Lauri, P.-É., Trottier, C., Guédon, Y., and Normand, F. (2013). Deciphering structural and temporal interplays during the architectural development of mango trees. J. Exp. Bot. *64*, 2467–2480.

Dauzat, J., Griffon, S., Roupsard, O., Vaast, P., and Rodrigues, G. (2013). Building the foundations of a *Coffea arabica* FSPM. In : Proceedings of the 7th International Conference on Functional-Structural Plant Models, Saariselkä, Finland, 2013.

Elkhishen, M.A. (2015). Effect of pruning severity on flowering and fruiting of mango (Mangifera indica) cv. Alphonso in off-year season. Egypt. J. Hortic. *42*, 10.

Evers, J.B., Vos, J., Andrieu, B., and Struik, P.C. (2006). Cessation of tillering in spring wheat in relation to light interception and red : far-red ratio. Ann. Bot. *97*, 649–658.

Fournier, C., Andrieu, B., Ljutovac, S., and Saint-Jean, S. (2003). ADEL-Wheat: a 3D architectural model of wheat development. In Plant Growth Modeling and Applications, B.-G. Hu, and M. Jaeger, eds. (Springer Verlag), pp. 54–63.

Gerbaud, P. (2015). Dossier mangue. FruiTrop *230*, 26–70.

Girault, T., Bergougnoux, V., Combes, D., Viemont, J.-D., and Leduc, N. (2008). Light controls shoot meristem organogenic activity and leaf primordia growth during bud burst in *Rosa* sp. Plant Cell Environ. *31*, 1534–1544.

Godin, C., Costes, E., and Sinoquet, H. (1999). A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. Ann. Bot. *84*, 343–357.

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

Henry, C., Rabot, A., Laloi, M., Mortreau, E., Sigogne, M., Leduc, N., Lemoine, R., Sakr, S., Vian, A., and Pelleschi-Travier, S. (2011). Regulation of RhSUC2, a sucrose transporter, is correlated with the light control of bud burst in Rosa sp.: Sucrose transporter role in bud burst. Plant Cell Environ. *34*, 1776–1789.

Lauri, P.-E. (2009). Developing a New Paradigm for Apple Training. *42*, 4.

Rapport-Gratuit.com

Léchaudel, M. (2004). Croissance et qualité organoleptique de la mangue (*Mangifera Indica*) : analyse expérimentale et modélisation de l'effet de la disponibilité hydrique et carbonée. Institut national agronomique Paris-Grignon.

Lescourret, F., Moitrier, N., Valsesia, P., and Génard, M. (2011). QualiTree, a virtual fruit tree to study the management of fruit quality. I. Model development. Trees *25*, 519–530.

Lopez, G., Favreau, R.R., Smith, C., Costes, E., Prusinkiewicz, P., and DeJong, T.M. (2008). Integrating simulation of architectural development and source–sink behaviour of peach trees by incorporating Markov chains and physiological organ function submodels into L-PEACH. Funct. Plant Biol. *35*, 761.

Mirás-Avalos, J.M., Egea, G., Nicolás, E., Génard, M., Vercambre, G., Moitrier, N., Valsesia, P., González-Real, M.M., Bussi, C., and Lescourret, F. (2011). QualiTree, a virtual fruit tree to study the management of fruit quality. II. Parameterisation for peach, analysis of growth-related processes and agronomic scenarios. Trees *25*, 785–799.

Normand, F., and Lauri, P.-E. (2012). Assessing allometric models to predict vegetative growth of mango (Mangifera indica; Anacardiaceae) at the current-year branch scale. Am. J. Bot. *99*, 425–437.

Normand, F., Bissery, C., Damour, G., and Lauri, P.-é. (2008). Hydraulic and mechanical stem properties affect leaf-stem allometry in mango cultivars. New Phytol. *178*, 590–602.

Normand, F., Bello, A.K.P., Trottier, C., and Lauri, P.-É. (2009). Is axis position within tree architecture a determinant of axis morphology, branching, flowering and fruiting? An essay in mango. Ann. Bot. *103*, 1325–1336.

Normand, F., Michels, T., Lechaudel, M., Joas, J., Vincenot, D., Hoarau, I., Desmulier, X., and Barc, G. (2011). Approche intégrée de la filière mangue à La Réunion. Innov. Agron. *17*, 67–81.

Oosthuyse, S.. (1994). Pruning of Sensation mango trees to maintain their size and effect uniform and later flowering. South Afr. Grow. Assoc. Yearb. *14*, 1-6.

Oosthuyse, S.. (1997). Flowering synchronization of Sensation mango trees by winter pruning. South Afr. Grow. Assoc. Yearb. *17*, 47:52.

Persello, S., Grechi, I., Boudon, F., Normand, F. (2019). Nature Abhors a Vacuum: Deciphering the Vegetative Reaction of the Mango Tree to Pruning. Eur. J. Agron. 104, 85-96.

Pradal, C., Dufour-Kowalski, S., Boudon, F., Fournier, C., and Godin, C. (2008). OpenAlea: A visual programming and component-based software platform for plant modeling. Funct. Plant Biol. *35*, 751–760.

Rabot, A., Henry, C., Ben Baaziz, K., Mortreau, E., Azri, W., Lothier, J., Hamama, L., Boummaza, R., Leduc, N., Pelleschi-Travier, S., et al. (2012). Insight into the role of sugars in bud burst under light in the Rose. Plant Cell Physiol. *53*, 1068–1082.

R Development Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. https://www.r-project.org/

Rehman, A., Malik, A.U., Ali, H., Alam, M.W., and Sarfraz, B. (2015). Preharvest factors influencing the postharvest disease development and fruit quality of mango. J. Environ. Agric. Sci. 6.

Singh, S.K., Singh, S.., Sharma, R.., and Patel, V.B. (2010). Influence of pruning intensity on flowering, fruit yields and floral malformation in three mango cultivars planted under high density. Indian J. Hortic. *67*, 84–89.

Uddin, M.S., Hossain, M.F., Islam, M.S., Hossain, M.M., and Uddin, M.S. (2014). Effect of post-harvest pruning on the control of tree size and yield of mango. Bull Inst Trop Agr Kyushu Univ *37*, 41–46.

Vos, J., Evers, J.B., Buck-Sorlin, G.H., Andrieu, B., Chelle, M., and de Visser, P.H.B. (2010). Functional–structural plant modelling: a new versatile tool in crop science. J. Exp. Bot. *61*, 2101–2115.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Annexe 1 : Principe de la digitalisation

Deux bobines magnétiques, situées dans une sphère qu'on appelle émetteur (Figure 1) produisent des champs magnétiques orthogonaux. Placée dans ces champs magnétiques, un courant électrique induit se forme dans la bobine qui compose le récepteur (Figure 1). Les lois de Biot et Savart permettent de déterminer les coordonnées spatiales du récepteur (ou pointeur) à partir de l'intensité du courant induit. Le dispositif est très sensible à la présence d'objets métalliques. Le matériel a été prêté par l'UMR Piaf de Clermont-Ferrand.

Figure 1: matériel nécessaire à la digitalisation
Source : https://www6.ara.inra.fr/iaf/Methodes/Architecture-3D

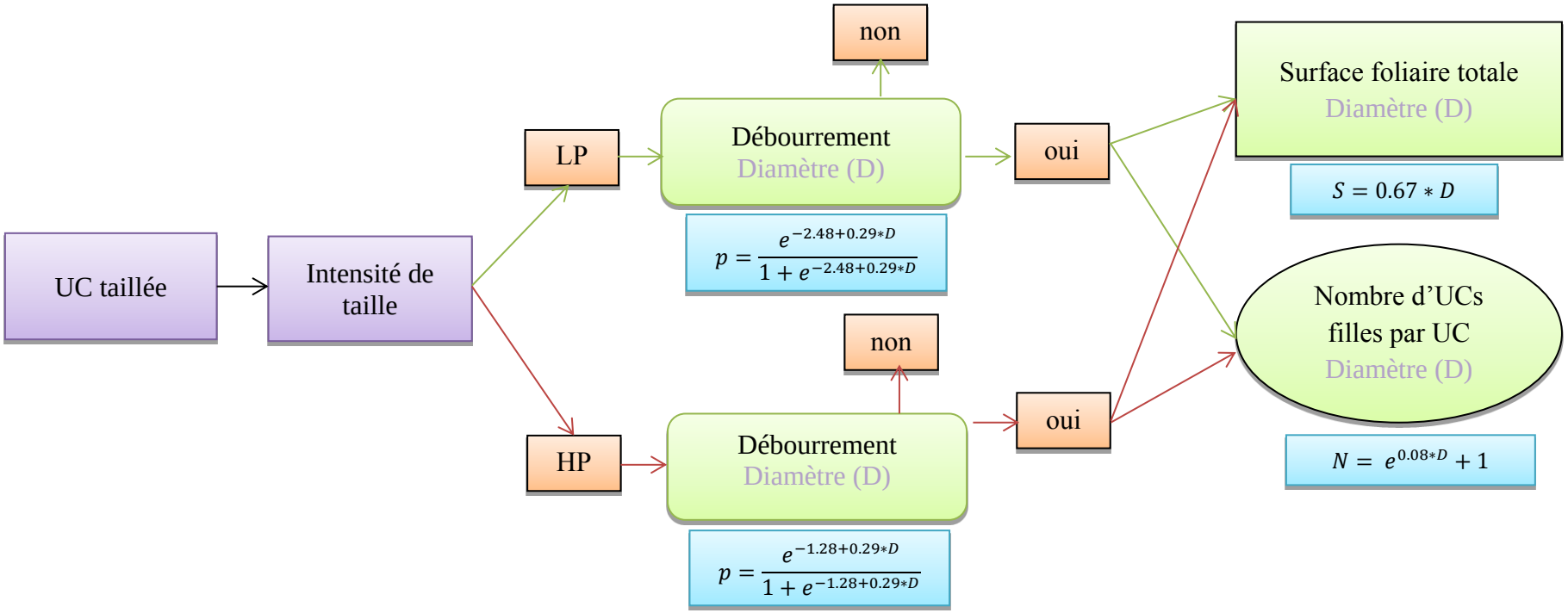
Pour la digitalisation 3D de l'arbre, les coordonnées spatiales de chaque UC ont été enregistrées, et le nombre de feuilles par UC a été comptabilisé. Ce travail fastidieux a été principalement réalisé par André Marquier, Isabelle Grechi et Frédéric Boudon ; et moi-même dans une moindre mesure. L'acquisition des données est réalisée grâce au logiciel PiafDigit. Un traitement des données a été nécessaire pour avoir un code semblable aux modèles de croissance et de développement du manguier. Il a été réalisé sous Python par Frédéric Boudon. Le résultat de la digitalisation est présenté sur la Figure 2.

A-

B-

Figure 2: A- arbre qui a été digitalisé B- résultat de la digitalisation 3D

Annexe 2 : Equations permettant de déterminer le taux de débourrement (p), le nombre d'UCs filles par UC ayant débourré (N) et la surface foliaire totale produite (S) des unités de croissances (UCs) taillées en fonction de l'intensité de taille de l'arbre (LP : arbres légèrement taillés, HP : arbres intensément taillés) et du diamètre (D, mm) de l'UC. Les équations ont été déterminées à partir des modèles linéaires généralisés.



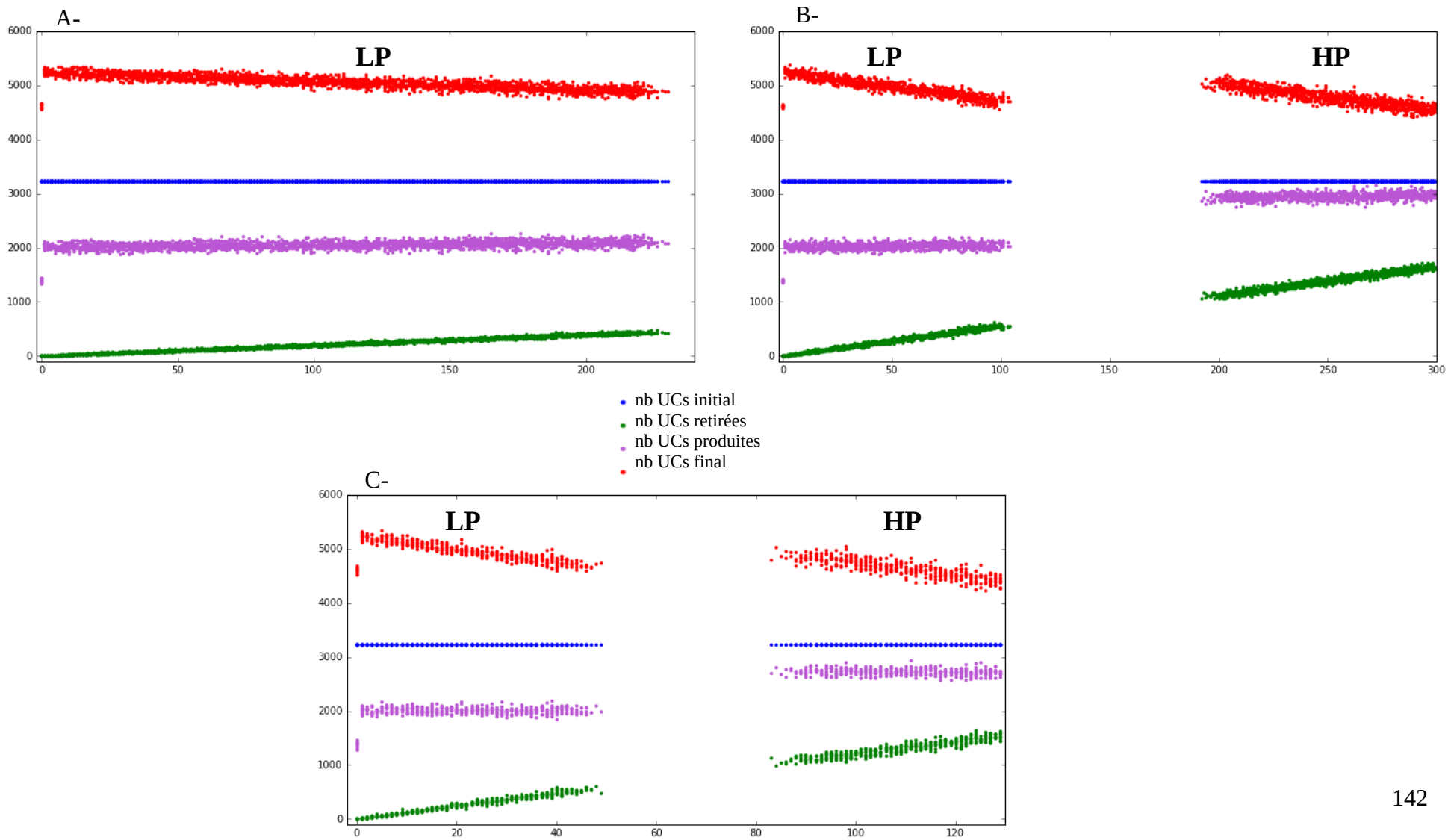
Annexe 3 : Equations permettant de déterminer le taux de débourrement (p), le nombre d'UCs filles par UC ayant débourré (N) et la surface foliaire totale produite (S) des unités de croissances (UCs) non taillées en fonction de la présence ou non d'un bourgeon terminal apical sur l'UC, de l'intensité de taille de l'arbre (C : arbres témoins non taillés, LP : arbres légèrement taillés, HP : arbres intensément taillés) et du diamètre (D, mm) de l'UC. Les équations ont été déterminées à partir des modèles linéaires généralisés.

	intensité de taille	taux de débourrement	nombre d'UCs filles	surface foliaire totale produite
présence du bourgeon terminal apical	C	$p = \frac{e^{-2.77+0.60*D}}{1+e^{-2.77+0.60*D}}$	$N = e^{0.41*D-5.56} + 1$	S = 0.67*D - 0.31
	LP	$p = \frac{e^{-2.43+0.60*D}}{1+e^{-2.43+0.60*D}}$	$N = e^{0.41*D-4.80} + 1$	S = 0.67*D + 0.86
	HP	$p = \frac{e^{-1.56+0.60*D}}{1+e^{-1.56+0.60*D}}$	$N = e^{0.41*D-4.82} + 1$	S = 0.67*D + 2.58
absence du bourgeon terminal apical	C	$p = \frac{e^{-4.14+0.60*D}}{1+e^{-4.14+0.60*D}}$	$N = e^{0.41*D-2.78} + 1$	S = -0.67*D – 1.91
	LP	$p = \frac{e^{-3.80+0.60*D}}{1+e^{-3.80+0.60*D}}$	$N = e^{0.41*D-2.02} + 1$	S = 0.67*D - 0.74
	HP	$p = \frac{e^{-2.93+0.60*D}}{1+e^{-2.93+0.60*D}}$	$N = e^{0.41*D-2.03} + 1$	S = 0.67*D - 0.98

Annexe 4: Paramètres des modèles de mélanges de lois normales ajustés sur les distributions des délais de débourrement (en nombre de jours après la taille) des unités de croissance (UCs) filles issues des UCs taillées, en fonction de la sévérité de taille (n1, n2, n3) et des UCs filles issues des UCs non taillées pour les arbres non taillés (C), faiblement taillés (LP) et intensément taillés (HP).
p : poids relatif du premier pic de débourrement, μ_1 et μ_2 : moyennes de la première et de la seconde distribution gaussienne ; σ_1 and σ_2 : écarts-types de la première et de la seconde distribution gaussienne

		p	**μ_1**	**σ_1**	**μ_2**	**σ_2**
UCs taillées						
	n1	0.28	14.7	1.5	28.2	3.9
LP	n2	0.69	19.4	2.9	28.3	0.7
	n3	0.64	17.8	2.1	28.3	2.0
	n1	1.00	16.5	2.6	-	-
HP	n2	1.00	16.5	2.6	-	-
	n3	1.00	16.5	2.6	-	-
UCs non taillées						
C		0.85	13.4	3.0	27.5	1.1
LP		0.48	13.5	2.0	26.6	2.6
HP		1.00	16.5	2.6	-	-

Annexe 5 : Nombre d'unités de croissance (UCs) terminales initial (avant la taille) ; nombre d'UCs retirées au moment de la taille ; produites et total à la fin de la croissance végétative en fonction du nombre d'axes n1 (A), n2 (B) ou n3 (C) taillés. Avec les contraintes de diamètre, il n'est pas possible de réaliser une taille intense (HP) en taillant uniquement des axes n1. LP correspond à des arbres faiblement taillés et HP à des arbres intensément taillés. Les simulations ont été réalisées 10 fois pour chaque nombre de coupes. L'absence de points signifie que la taille simulée ne correspond pas à la gamme d'intensité de taille étudiée.



Discussion et perspectives

Les objectifs spécifiques de la thèse sont :

- D'étudier la réponse structurelle et temporelle du manguier à la taille, en termes de croissance végétative à l'échelle de l'UC, au niveau du point de taille (effet local) et au niveau d'UCs non taillées (effet distant).
- D'étudier les effets de la taille sur la reproduction, qui ont été caractérisés d'un point de vue structurel et temporel à l'échelle de l'UC et à l'échelle de l'arbre.
- D'intégrer la réponse végétative du manguier à la taille dans le FSPM manguier.

La discussion se divise en 5 parties :

- Quels sont les effets de la taille sur la croissance végétative : de l'échelle de l'UC à l'échelle de l'arbre ?
- Les effets de la taille sur la reproduction sont-ils directs ou indirects ?
- Quelles sont les limites de notre étude ?
- Quelles peuvent être les améliorations du modèle ?
- Quelles perspectives de recherche peuvent être envisagées ?

A. Quels sont les effets de la taille sur la croissance végétative : de l'échelle de l'UC à l'échelle de l'arbre?

1) Les variations phénotypiques inter et intra arbres tendent-elles à diminuer avec la taille des arbres ?

Nous avons vu que les effets de la taille sur les rendements étaient variables selon les études y compris au sein d'une même espèce. Dambreville (2012) a montré l'importance de la variation phénotypique entre les arbres mais également à l'échelle d'un même arbre. Cette variation phénotypique dépend de facteurs exogènes, telle que la température, et de facteurs endogènes, tels que les facteurs architecturaux. Au cours de notre étude, nous avons également pu constater que, malgré des conditions pédoclimatiques et des conditions de culture identiques, les arbres d'un même verger et issus du même clone ont des rendements contrastés au sein d'une même intensité de taille (chapitre III - Figure 13). C'est pourquoi, afin de mieux comprendre la variabilité inter et intra arbres, nous avons choisi de réaliser notre étude à une échelle fine, qui est celle de l'UC.

Malgré les variations phénotypiques qui peuvent exister, les effets de la taille sur l'occurrence, l'intensité et la dynamique de la croissance végétative sont similaires d'une année sur l'autre. Localement (à l'échelle de l'UC taillée), la stabilité des effets observés peut s'expliquer par plusieurs raisons :

- l'UC taillée n'a plus son extrémité terminale. Or, celle-ci est source de variabilité puisque lorsque le bourgeon terminal est présent, par le phénomène de dominance apicale, il inhibe le développement des bourgeons latéraux (Wilson, 2000; Cline et Sadeski, 2002; Liang et al., 2010) alors que lorsque le bourgeon terminal est absent (car il s'est développé en inflorescence), plusieurs UCs filles peuvent se développer.

- Capelli (2017) a montré que les teneurs en amidon diminuent dans les UCs qui portent des fruits. Le débourrement étant en relation avec la disponibilité locale en carbone, celles-ci ont

de plus faibles probabilités de débourrer que les UCs qui sont restées quiescentes. La taille permet de retirer les premiers étages de croissance dans lesquels les teneurs en amidon sont le plus impactées par la présence ou non d'un fruit en position terminale.

- Pour une même sévérité de taille, le diamètre des UCs est peu variable, du fait des relations allométriques qui existent à l'échelle de la branche du manguier (Normand et al., 2008). Or, la disponibilité locale en carbone est liée de façon positive au diamètre de l'UC au point de coupe (Normand et al., 2009b).

La taille diminue également la variation phénotypique entre les UCs non taillées. En effet, nous avons montré que l'intensité de taille affectait la relation entre le diamètre des UCs et leur taux de débourrement (chapitre I – Supplementary data S1) : les UCs avec des petits diamètres ont des taux de débourrement plus élevés sur les arbres taillés, diminuant la variabilité de taux de débourrement en fonction du diamètre.

2) La plasticité architecturale chez le manguier : Comment met-il en place la nouvelle surface foliaire afin de compenser la perte ?

Les effets de la taille sur la croissance végétative mettent en avant la plasticité des arbres. Celle-ci est importante car elle permet aux arbres de s'adapter à leur nouvel environnement et notamment de faire face à différentes perturbations, telle que la taille ou des attaques de ravageurs xylophages et phyllophages. Ces perturbations ont pour conséquences de créer un déséquilibre entre la biomasse aérienne et la biomasse souterraine. Les arbres tendent à compenser cette perte de biomasse et de surface foliaire, à l'échelle de l'axe et à l'échelle de l'arbre, en stimulant la croissance végétative (Oosthuyse, 1997c; Marini, 2003; Davenport, 2009a; Fumey et al., 2011; Elkhishen, 2015; Fadhilnor et Tengku ab. Malik, 2018).

Différentes stratégies permettent aux arbres de compenser la biomasse retirée pendant la taille. Localement, nous avons vu que plus l'axe est taillé sévèrement, plus l'occurrence de débourrement est élevé et plus l'axe produit de nouvelles UCs filles. Le nombre d'UCs produites après la taille est en moyenne supérieur au nombre d'UCs retirées lorsqu'un ou deux étages de croissance ont été retirés et inférieur lorsque trois étages de croissance ont été retirés (chapitre III - tableau 3). La surface foliaire produite par les UCs taillées augmente également avec la sévérité de taille. Cependant, elle compense rarement la surface foliaire retirée localement au moment de la taille (chapitre I - Figure 5). La taille stimule également la croissance végétative à distance. Le taux de débourrement des UCs non taillés augmente avec l'intensité de taille des arbres, ce qui a pour conséquence d'augmenter la surface foliaire totale moyenne produite par ces UCs. Par contre, la taille n'affecte pas l'intensité de débourrement des UCs non taillées. De plus, nous avons montré que le taux de débourrement des UCs non taillées dépend de leur proximité à des UCs taillées. L'effet de la taille à distance, sur des axes non taillés, avait déjà été observé sur le pommier (Fumey et al., 2011). Cependant, la caractérisation de cet effet distance en termes de proximité à des UCs taillées est une approche originale qui permet de suggérer certaines hypothèses concernant les mécanismes sous-jacents impliqués.

La mise en place de plusieurs étages de croissance (c'est-à-dire qu'une UC fille produit à son tour une UC fille pendant un même cycle de croissance végétative) permet également de produire rapidement de la biomasse. Selon Davenport (2006), tailler un axe dont le diamètre est supérieur à 1cm favorise un second flush de croissance. Cependant, lors de nos deux

Rapport-Gratuit.com

années d'étude, un seul étage de croissance s'est mis en place pendant la période de croissance végétative qui a suivi la taille. Ceci est probablement lié au mouvement ontogénique du manguier puisque les arbres adultes ont tendance à produire peu de flushs par rapport aux arbres juvéniles (Chacko, 1986) et au cultivar étudié, le cultivar Cogshall étant peu sujet au développement de plusieurs étages de croissance. Par ailleurs, la mise en place de plusieurs étages de croissance est peu souhaitée car la dernière UC mise en place risque de ne pas avoir la maturité suffisante pour pouvoir fleurir (Davenport, 2009a).

La croissance végétative a été caractérisée à l'échelle de l'UC taillée et non taillée en termes d'occurrence et d'intensité de débourrement et en termes de surface foliaire moyenne produite. Cependant, nous pouvons nous demander si la sévérité et l'intensité de taille affectent également la surface foliaire individuelle des UCs. En effet, la taille des arbres, en supprimant de la biomasse, modifie l'environnement lumineux des UCs sur l'ensemble de la canopée. Or, la surface des feuilles dépend de l'environnement lumineux dans lequel elles se trouvent, les feuilles situées à l'ombre ayant tendance à être plus grandes que les feuilles situées à la lumière (Boardman, 1977; Charbonnier et al., 2017). Plus un axe est taillé sévèrement, plus il est probable que les UCs filles qui se développent à partir de cet axe soient situées à l'intérieur de la canopée, avec un faible environnement lumineux. Nous pouvons donc faire l'hypothèse que la surface des feuilles des UCs augmente avec la sévérité de taille.

3) Quelles sont les conséquences des effets de la taille sur la croissance végétative des UCs à l'échelle d'un arbre entier?

L'intégration des effets de la taille dans le modèle de développement du manguier, et son application à un manguier adulte digitalisé ont permis de montrer qu'à l'échelle de l'arbre, la stimulation de la croissance végétative localement et à distance a largement permis aux arbres de compenser la surface foliaire et le nombre d'UCs retirées. La surface foliaire totale à la fin de la croissance végétative est d'autant plus élevée que la taille a été intense (C<LP<HP). Le nombre d'UCs à la fin de la croissance végétative est supérieur sur les arbres taillés par rapport aux arbres non taillés. Par contre, il est supérieur sur les arbres faiblement taillés comparés aux arbres intensément taillés (C<HP<LP). Ceci suggère que l'intensité de taille a un effet positif sur la surface foliaire individuelle des UCs.

Par ailleurs, un seul étage de croissance ayant été mis en place lors de la période de la croissance végétative, la totalité des UCs qui se sont développées suite à la taille sont en position terminale. La floraison du manguier étant terminale (Hallé et al., 1978), le nombre d'UCs terminales produites est une donnée importante car il nous renseigne sur le nombre de points potentiels de floraison et de fructification. De même, les feuilles étant le siège de la photosynthèse, la surface foliaire renseigne sur la disponibilité locale en carbone, qui est directement liée à la capacité de fleurir et de fructifier des axes (Chacko et al., 1982; Goldschmidt et Golomb, 1982; Davenport et al., 2006; Davenport, 2009b). D'après les résultats de notre modèle, la taille permettrait d'augmenter les points potentiels de floraison et de fructification, ainsi que la surface photosynthétique. Par ailleurs, un des objectifs de la taille étant d'augmenter l'interception lumineuse dans la canopée des arbres (Lauri, 2009; Menzel et Le Lagadec, 2017), si le nombre d'UCs et la surface foliaire à la fin de croissance végétative sont supérieurs sur les arbres taillés comparés aux arbres non taillés, nous pouvons

nous demander si la taille a permis d'augmenter l'environnement lumineux des UCs au moment de la floraison et de la fructification.

B. Les effets de la taille sur la reproduction sont-ils directs ou indirects ?

Nos résultats montrent que le taux de floraison, estimé à l'échelle de l'arbre, est significativement plus faible sur les arbres faiblement et intensément taillés que sur les arbres non taillés. De plus, malgré l'absence d'effet significatif, les rendements sont supérieurs sur les arbres non taillés ou faiblement taillés que sur les arbres modérément et intensément taillés. La taille a donc un effet sur la reproduction des arbres. La floraison des UCs et la récolte des fruits ayant lieu respectivement sept mois et un an après la taille, nous pouvons toutefois nous demander si les effets de la taille sur la reproduction sont directs.

L'effet de la taille sur la reproduction peut être défini comme indirect lorsque celle-ci n'agit pas directement sur la reproduction mais plutôt sur un facteur intermédiaire, qui lui, a un effet sur la reproduction. L'intermédiaire serait dans notre cas la croissance végétative qui a lieu entre le moment de la taille et la reproduction. En effet, nous avons montré que l'intensité et la sévérité de taille avaient des effets sur la croissance végétative.

A l'échelle de l'UC, de nombreuses études ont mis en évidence les effets des caractéristiques architecturales structurelles et temporelles des UCs sur la reproduction :

- L'âge des UCs : sur les arbres tempérés, la dynamique de floraison n'est pas étudiée car l'induction florale dépendant de la photopériode, les inflorescences se développent au même moment (Wilkie et al., 2008). Cependant, sur le manguier, de nombreuses études ont montré l'importance de l'âge des UCs sur leur capacité à fleurir (Chacko, 1986; Davenport, 2009b; Dambreville et al., 2013a). Nous avons également montré qu'une partie des UCs qui s'étaient développées suite à la taille avaient fleuri plus tardivement que les autres UCs.
- La position des UCs : Normand et al. (2009a) ont montré que les UCs en position apicale avaient des taux de floraison et de fructification supérieurs aux UCs en position latérale. Or, les UCs qui se développent sur des UCs taillées se situent obligatoirement en position latérale. Leur reproduction est donc impactée négativement.

A l'échelle de l'arbre, l'intensité de taille a un effet indirect sur la reproduction car elle modifie les proportions des différentes populations que nous avons étudié (UCnt18, UCnt10 et UCnt-f) et engendre une nouvelle population d'UCs (UCt-f). Or, nous avons montré que ces différents types d'UCs n'avaient pas la même occurrence, intensité et dynamique de floraison.

De plus, nous avons montré que la proportion de petits fruits augmentait avec l'intensité de taille. Or, d'après le modèle, la surface foliaire totale à la fin de la croissance végétative augmente avec l'intensité de taille. Nous pouvons faire l'hypothèse que la forte densité de surface foliaire qui a été mise en place a gêné l'accès aux fleurs, empêchant la fécondation des ovules par les pollinisateurs et favorisant les phénomènes de parthénocarpie, c'est-à-dire que les fruits se sont développés sans qu'il y ait eu de fécondation de l'ovule.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

L'effet direct de la taille est plus difficile à définir car un facteur intermédiaire peut impacter la reproduction des UCs sans que celui-ci soit identifié.

A l'échelle de l'UC, un effet de la taille sur la reproduction pourrait être considéré comme direct lorsqu'une même UC, avec des caractéristiques structurelles et temporelles identiques, a une reproduction différente sur un arbre taillé et sur un arbre non taillé. Or, nous avons montré que le taux de floraison des UCnt10 et des UCnt18 était affecté par l'intensité de taille. Nous pourrions donc supposer qu'il existe un effet direct de la taille sur ce type d'UCs. Toutefois, la capacité de floraison de ces UCs a pu être impactée par l'intensité de taille du fait de la croissance végétative qui a eu lieu sur les arbres taillés et qui a enfermé les UCs les plus anciennes à l'intérieur de la canopée.

Le modèle pourrait nous aider à identifier les effets directs de la taille. Nous pourrions simuler la réponse à la taille en termes de croissance végétative, puis appliquer le modèle de floraison et fructification sur les UCs ainsi générées, afin de voir si la floraison et la fructification simulées sont similaires ou pas aux résultats obtenus sur le terrain. Dans l'affirmative, cela suggère un effet indirect de la taille sur la reproduction, à travers les caractéristiques de la croissance végétative. La négative suggère au contraire un effet direct sur la reproduction, sans toutefois exclure un effet indirect.

A l'échelle de l'arbre, l'interception lumineuse augmente dans l'ensemble de la canopée au moment de la taille (Ferree et Schupp, 2003), toutefois, la croissance végétative qui suit la taille a un effet sur celle-ci.

C. Quelles sont les limites de notre étude ?

Les expérimentations que nous avons menées afin de mieux comprendre les effets de la taille sur la croissance végétative et la reproduction nous ont apporté de nombreux éléments de réponse. Toutefois, comme chaque expérimentation, elles comportent certaines limites qui sont soulevées dans cette partie.

1) Comparaison du rendement entre des arbres de volume différent

Les producteurs taillent les arbres avec la volonté de réduire ou de maintenir leur volume, afin de faciliter les opérations culturales et la récolte des fruits. Ce qui les intéresse, ce n'est donc pas de maximiser le rendement par arbre, mais plutôt de maximiser le rendement pour un même volume de canopée. C'est le principe des vergers à haute densité qui sont généralement plus productifs que les vergers traditionnels à densité de plantation plus faible malgré le plus faible volume des arbres et la plus faible production individuelle (Ram et Sirohi, 1991; Sansavini et Corelli-Grappadelli, 1997; Menzel et Le Lagadec, 2017). Il aurait donc été intéressant de normaliser la charge en fruits par rapport aux dimensions de l'arbre.

Les rendements sont parfois comparés en fonction de la section basale du tronc (Hill et al., 1987) car celle-ci est corrélée à la biomasse et à la surface foliaire qui est au-dessus (Shinozaki et al., 1964) lorsque les arbres se développent naturellement. Cependant, lorsque des tailles sont pratiquées, ces relations ne sont plus valables. Les rendements peuvent également être comparés par unité de surface foliaire (Sansavini et Corelli-Grappadelli, 1997) ou par rapport au volume de la canopée. Cependant, nous n'avions pas mesuré le volume des arbres à la fin de la croissance végétative. Nous pouvons tout de même supposer que les

volumes des arbres sont similaires car les conditions de culture des arbres ont été identiques et la croissance végétative qui a suivi la taille a compensé la perte de biomasse qu'il y avait eu.

2) Echantillonnage des UCs

L'échantillonnage que nous avons réalisé pour étudier la croissance végétative et la reproduction des UCs sur les arbres taillés et non taillés présente certaines limites. En effet, nous avons échantillonné au moment de la taille 30 UCs taillées et 30 UCs non taillées (10 UCs par sévérité de taille) par arbre. Nos effectifs étaient donc équilibrés pour étudier l'effet de la taille sur la croissance végétative qui a eu lieu juste après la taille. Cependant, l'intensité et la sévérité de taille ont affecté l'occurrence et/ou l'intensité de débourrement. Comme nous avons choisi de suivre la floraison et la fructification sur la croissance végétative produite à partir des UCs échantillonnées au départ, nous nous sommes retrouvés avec des effectifs très déséquilibrés au moment de la floraison. Par exemple, les arbres intensément taillés, qui ont eu une forte croissance végétative, présentaient un nombre important d'UCs filles produites par les UCs taillées et non taillées, alors que ces effectifs étaient moins importants sur les arbres non taillés. La prise en considération de différentes populations d'UCs au moment de la floraison sur la base de leur âge et de leur origine a accentué le déséquilibre dans les effectifs. Enfin, la fructification étant étudiée uniquement sur les UCs florifères, les effectifs ont été très faibles. Ce protocole d'échantillonnage a conduit à des limites dans la puissance des analyses statistiques et dans les résultats obtenus.

Le protocole de suivi de la floraison et de la fructification aurait pu être modifié de façon à avoir des effectifs plus importants et équilibrés pour chaque combinaison de facteurs étudiés. Il aurait alors fallu échantillonner un même nombre d'UCs dans chaque combinaison de facteur (intensité de taille, sévérité de taille et population d'UCs) au sein de chaque arbre. Ce protocole aurait demandé de repérer au moment de la taille beaucoup plus d'axes par sévérité de taille afin d'avoir des échantillons d'UCs suffisants dans les cas les moins favorables à la croissance végétative. Notre échantillonnage de 60 UCs à l'échelle de l'arbre représente un bon compromis, et il a permis d'obtenir des résultats intéressants sur la floraison et la fructification.

D. Quelles peuvent-être les améliorations possibles du modèle ?

Nous avons montré qu'il était possible d'intégrer les effets de la taille sur la croissance végétative dans le modèle manguier existant. Toutefois, le modèle est simple et dépend de facteurs avec peu de niveaux. La réponse de l'arbre à la taille est donc un peu surestimée et est peu variable à l'échelle de l'UC. Nous avions évoqué quelques pistes d'amélioration qui sont plus développées dans cette partie.

1) Domaine de validité

Nous avons testé uniquement trois modalités de sévérité de taille (n1, n2, n3) et trois modalités d'intensité de taille (C, LP et HP). L'objectif était de mieux comprendre l'effet de ces deux facteurs sur la croissance végétative et la reproduction. Toutefois, les producteurs peuvent tailler les axes plus profondément afin de diminuer le volume des arbres et afin d'augmenter l'environnement lumineux dans l'ensemble de la canopée. Si nous souhaitons

que le modèle aide à concevoir des pratiques de taille pour les producteurs, le domaine de validité devra être élargi. Nous avons vu que l'occurrence et l'intensité de débourrement des axes taillés dépendent du diamètre des axes au point de coupe, indépendamment de la sévérité de taille. Cependant, nous pouvons nous attendre à ce que d'autres facteurs agissent sur la croissance végétative des axes plus sévèrement taillés. L'âge physiologique des bourgeons notamment dépend de leur localisation dans l'arbre (Barthélémy et Caraglio, 2007).

Parallèlement à notre expérimentation, nous avons calculé l'intensité de taille de quatre arbres qui ont été taillés dans le même verger par un technicien, de la même façon que les producteurs. Nous avons mesuré le volume des canopées avant la taille, et pesé la biomasse retirée. L'intensité de taille calculée correspondait à la modalité que nous avons appelé taille intense (HP). Cette intensité de taille serait donc celle d'une taille classique d'entretien de manguiers adultes. Il serait intéressant d'intégrer l'effet de tailles plus intenses afin d'avoir une plus large combinaison de pratiques de taille possible proposée par le modèle.

2) *Intégration de l'intensité de taille dans le modèle comme une variable continue*

Nous avons vu que la réponse végétative du manguier à la taille est conditionnée par une variable ordinale, l'intensité de taille. Nous avons fait le choix de considérer l'intensité de taille comme une variable discontinue afin d'avoir des modalités contrastées facilitant l'interprétation des résultats. Cependant, nous avons réalisé un gradient d'intensité de taille au sein de chaque modalité, afin de pouvoir également considérer l'intensité de taille comme une variable continue (Figure 21). Il est certainement préférable de considérer ce facteur comme une variable continue dans le modèle afin de simuler plus finement les effets de différentes intensités de taille. Ce travail d'intégration représente une prochaine étape d'amélioration du modèle.

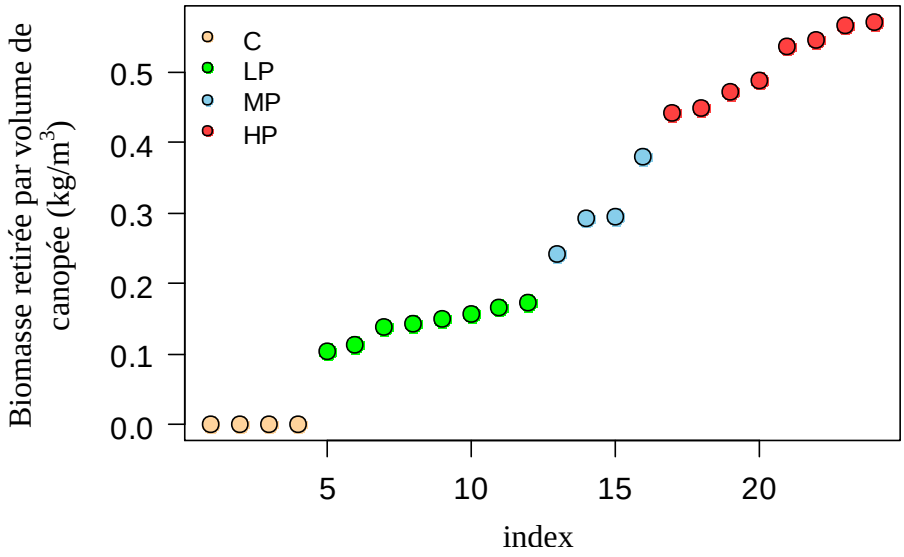


Figure 21: Biomasse retirée par volume de canopée (kg/m^3) selon les modalités d'intensité de taille (C : arbres non taillés, LP : faiblement taillés, MP : modérément taillés et HP : intensément taillés). L'index correspond au numéro des arbres suivis en 2016 et 2017 rangés par ordre croissant d'intensité de taille.

3) *Intégration d'un modèle d'interception lumineuse*

Nous avons considéré dans le modèle que les lois de débourrement des UCs ne sont pas conditionnées par leur localisation dans la canopée. Or, la lumière ayant un effet positif sur le débourrement des axes (Girault et al., 2008; Henry et al., 2011; Rabot et al., 2012) nous pouvons penser que l'occurrence de débourrement des UCs à l'intérieur de la canopée est plus faible que celle des UCs positionnées en périphérie. En couplant le modèle manguier à un modèle d'interception lumineuse, il serait alors possible de tenir compte de l'environnement lumineux des UCs sur leur débourrement.

De plus, le modèle de développement du manguier n'intègre pas la mortalité des axes et des feuilles. Il produit alors une architecture qui devient rapidement buissonnante. En faisant l'hypothèse que la mortalité des feuilles et des axes dépend de leur environnement lumineux (Miyaji et al., 1997), l'intégration d'un modèle d'interception lumineuse permettrait de simuler la mortalité des feuilles et des axes en fonction de la lumière, conduisant à une architecture plus réaliste de l'arbre. Des données recueillies lors de la digitalisation d'un manguier adulte pourraient permettre de tester cette hypothèse. Nous avons en effet compté les feuilles de chaque UC lors de la digitalisation. En couplant cette maquette 3D réaliste à un modèle d'interception lumineuse, il est possible de déterminer s'il existe un lien entre la mortalité des feuilles (dans la limite des 3 ans environ de leur durée de vie (Holdsworth, 1963)) et leur environnement lumineux.

La croissance et l'élaboration de la qualité du fruit dépendent de son environnement lumineux, celui-ci étant pris en compte pour calculer l'assimilation carbonée à proximité du fruit et sa disponibilité en assimilats (Léchaudel et al., 2005). Dans la version actuelle du modèle, l'environnement lumineux de chaque fruit est simulé en tirant au hasard l'un des cinq scénarii correspondant à différentes positions de fruits dans la canopée. L'intégration d'un modèle d'interception lumineuse sur une maquette réaliste de manguier permettrait d'affiner la simulation de la croissance des fruits en fonction de leur localisation dans la canopée.

Enfin, nous avons vu au cours de cette thèse que l'interception lumineuse avait probablement un rôle important sur la croissance végétative, la floraison et la fructification. Toutefois, nos différentes hypothèses concernant l'interception lumineuse n'ont pas pu être validées car nous ne connaissions pas le rayonnement reçu par les UCs aux différents moments du cycle de production. Des recherches supplémentaires seraient nécessaires afin de mieux comprendre le rôle de l'interception lumineuse sur la croissance végétative, la floraison et la fructification. Dans le cas où le rôle de l'interception lumineuse serait avéré, l'intégration d'un modèle d'interception lumineuse permettrait de simuler plus justement ces différents processus.

E. Quelles perspectives de recherche peuvent être envisagées ?

La thèse que j'ai réalisée est une étape incontournable pour comprendre finement, à l'échelle de l'arbre et de l'UC, les effets de la taille sur chacun des processus de l'élaboration du rendement tout au long du cycle de production. Cette étude est un point de départ intéressant pour mettre en lumière certaines hypothèses et ainsi cibler les questions de recherche futures. Les hypothèses les plus récurrentes de ce travail sont liées à l'environnement lumineux des axes, la disponibilité du carbone (rôle trophique et signal) et la modification des

concentrations des différentes hormones. Ces hypothèses ne sont pas exclusives et peuvent chacune contribuer à expliquer les effets observés.

- ***Evaluation de l'interception lumineuse sur la croissance végétative***

Nos résultats nous ont amenés à l'hypothèse que l'environnement lumineux a un effet sur la croissance végétative, la floraison et le poids moyen des fruits. Pour mieux comprendre dans quelle mesure la lumière joue un rôle sur le débourrement des UCs, il pourrait être envisagé de placer des capteurs de rayonnement sur des UCs taillées et non taillées situées dans des environnements lumineux contrastés, dans la canopée d'arbres soumis à des intensités de taille différentes.

La taille supprimant de la surface foliaire, elle augmente dans un premier temps la pénétration de la lumière dans l'ensemble de la canopée. Toutefois, la taille favorise les ramifications et conduit à une augmentation de la surface foliaire dans un volume qui pourrait être plus restreint, un seul étage de croissance ayant été mis en place. La réalisation de photographies hémisphériques au centre des manguiers avant la taille, après la taille et après la croissance végétative permettrait de suivre l'évolution du couvert végétal (gap fraction) et de l'interception lumineuse à l'échelle de l'arbre.

- ***Le rôle des sucres sur la croissance végétative des arbres taillés***

Nous avons montré que le diamètre des UCs taillées a un effet significatif sur leur croissance végétative, en termes d'occurrence et d'intensité. Des résultats similaires ont été mis en évidence sur la floraison et la fructification d'UCs non taillées sur des arbres non taillés (Normand et al., 2009a). Plus le diamètre d'une UC au point de coupe est élevé, plus le potentiel de stockage d'amidon est important (Normand et al., 2009b). Le débourrement de l'UC dépendant de la disponibilité locale en carbone (Girault et al., 2008; Henry et al., 2011; Rabot et al., 2012), nous avions fait l'hypothèse que le débourrement de l'UC était lié positivement au diamètre de l'UC au point de coupe.

Pour mieux comprendre le rôle des sucres sur la croissance végétative des UCs taillées, nous pourrions mesurer les teneurs en sucres solubles et en amidon au niveau des points de coupe, tout en recherchant à travers le protocole d'échantillonnage à avoir le plus de variabilité possible (différentes sévérités de taille, manguiers et charpentières avec des charges en fruits différentes). Nous pourrions ainsi déterminer si le débourrement et le nombre d'UCs filles produites dépendent de la disponibilité locale en sucres de réserve, en plus des autres facteurs déjà mis en évidence dans ce travail.

1) Effets de la taille sur d'autres cultivars

Nous avons focalisé notre étude sur le cultivar Cogshall car il est largement cultivé à La Réunion et présente de nombreux avantages agronomiques. De plus, nous souhaitions intégrer les effets de la taille sur la croissance végétative et la reproduction dans le modèle manguier qui est paramétré pour ce cultivar. Cependant, il a été montré que la réponse des arbres à la taille varie en fonction du génotype, notamment chez le pommier (Lauri, 2016). De plus, du fait de l'étendue de la zone géographique dans laquelle est cultivé le manguier, celui-ci présente une grande diversité génétique, entraînant des variations phénotypiques entre les arbres. En effet, sur les manguiers non taillés, il a été montré que les facteurs affectant la croissance végétative et la reproduction dépendaient du cultivar (Dambreville et al., 2013a; Capelli et al., 2016). Plusieurs études ont également été réalisées afin de comparer les effets

de la taille sur la floraison et le rendement de différents cultivars de manguiers (Oosthuyse, 1997a; Yeshitela et al., 2005; Singh et al., 2010). Le taux de floraison, la chute de fruits, le nombre de fruits par inflorescence, le poids des fruits et le rendement ont été affectés différemment par la taille selon les cultivars. Singh et al. (2010) ont notamment montré une augmentation du nombre de fruits par inflorescence avec la taille sur les cultivars Amprapali, Mallika et Dashehari permettant de meilleurs rendements sur les arbres modérément taillés comparés aux arbres non taillés. Or, sur le cultivar Cogshall, les UCs portent rarement plus d'un fruit, y compris sur les arbres taillés. Le rendement de ces différents cultivars n'est donc pas impacté de la même façon par la taille des arbres.

2) Confirmer et affiner la compréhension des effets de la taille sur la reproduction

Du fait de l'absence de floraison lors de la deuxième année de nos suivis, nous n'avons des données et des résultats sur les effets de la taille sur la reproduction que pour une seule année. Il est indispensable de répéter cette partie de l'expérimentation afin d'avoir une seconde année de données. Une nouvelle expérimentation est en cours afin d'acquérir ces données. Elles n'ont pas pu être intégrées dans ce travail de thèse du fait du cycle du manguier dans l'hémisphère sud et du calendrier de thèse. Du fait de la très faible production des manguiers en 2017-2018, cette nouvelle expérimentation correspond à une situation identique à notre première année de suivi en 2016.

3) Analyser les effets à long terme de la taille

De nombreuses études ont mis en avant les interactions qu'il existe entre la croissance végétative et la reproduction (Issarakraisila et al., 1997; Anwar et al., 2011; Dambreville et al., 2013a; Capelli et al., 2016; Normand et al., 2016), suggérant des effets à long terme de la taille. Pourtant, ces effets ont très peu été étudiés chez le manguier et la plupart des expérimentations sont réalisées pendant un cycle de production. Menzel et Le Lagadec (2017) ont relevé dans leur étude bibliographique sur la taille des manguiers deux études qui se sont intéressées à l'effet de la taille sur plusieurs années (Stassen et al., 1999; Pratap et al., 2003). Cependant, les auteurs ont comparé uniquement les rendements cumulés entre des arbres taillés et des arbres non taillés. Stassen et al. (1999) ont observé une diminution du rendement cumulé sur trois années avec la taille alors que Pratap et al. (2003) ont montré une augmentation du rendement cumulé sur deux années avec la taille.

Il serait donc intéressant d'étudier les effets de la taille la deuxième année de production afin de déterminer :

<u>A l'échelle de l'arbre</u>, si les rendements sont impactés par la taille i) dans le cas où une nouvelle taille est mise en place après la première récolte et ii) dans le cas où les arbres ne sont pas taillés en deuxième année. Ces résultats nous permettraient notamment de discuter de l'intérêt d'une taille annuelle ou biannuelle.

<u>A l'échelle de l'UC</u> : la taille entraîne le développement de bourgeons latents qui donnent naissance à des axes réitérés au niveau des points de coupe (Barthélémy et Caraglio, 2007). Nous avons montré la première année de taille que ces axes réitérés (UCt-f) avaient des taux de floraison et de fructification plus faibles que les autres UCs. Le phénomène de réitération a peu été étudié et nous pouvons nous demander si leur croissance végétative et leur

reproduction diffèrent des UCs qui se sont développées en séquentielle sur le long terme. Goguey-Muethon (1995) a notamment montré qu'en conditions équatoriales où il n'y a pas d'arrêt marqué de la croissance végétative, les axes réitérés qui se développent spontanément (et non suite à une taille) ne fleurissent pas la première année mais qu'à l'échelle de l'arbre ils portent 62% de la production alors qu'ils représentent uniquement 32% des UCs terminales. Ces axes réitérés pourraient donc avoir un effet positif sur le rendement en deuxième année.

Conclusion

Rapport-Gratuit.com

Cette thèse avait pour objectif de mieux comprendre les effets de la taille sur la croissance végétative et la reproduction du manguier, et d'intégrer ces effets dans un modèle d'élaboration du rendement et de la qualité de la mangue. Cette étude est originale car elle a permis de décrire finement les effets de la taille, à l'échelle de l'unité de croissance, sur les différents processus élémentaires des étapes constituant le cycle de production du manguier, de la croissance végétative à la récolte. De plus, nous avons intégré une composante temporelle, en étudiant les dynamiques de croissance végétative, de floraison et de récolte. Nos résultats nous ont permis d'avancer différentes hypothèses sur les mécanismes sous-jacents possiblement impliqués dans cette réponse à la taille. Ils ont également apportés des résultats biologiques intéressants qui pourront permettre d'affiner la taille du manguier. L'intégration de la taille dans le modèle manguier nous a permis de mieux comprendre les effets de la taille à l'échelle de l'arbre. Le modèle servira par la suite d'outil pour tester la réaction du manguier à différentes stratégies de taille et sélectionner celle(s) qui correspondent à des objectifs fixés (conception de stratégies de taille assistée par modèle). D'autres pratiques culturales pourront être couplées au modèle, tel que l'éclaircissage des inflorescences et des fruits, afin de proposer des itinéraires techniques innovants dans le but de favoriser une démarche agroécologique.

Bibliographie

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Affholder, F., Tittonell, P., Corbeels, M., Roux, S., Motisi, N., Tixier, P., and Wery, J. (2012). Ad hoc modeling in agronomy: What have we learned in the last 15 years? Agron. J. *104*, 735–748.

Albarracín, V., Hall, A.J., Searles, P.S., and Rousseaux, M.C. (2017). Responses of vegetative growth and fruit yield to winter and summer mechanical pruning in olive trees. Sci. Hortic. 225, 185–194.

Allen, M., Prusinkiewicz, P., and DeJong, T. (2005). Using L−Systems for modeling the architecture and physiology of growing trees: The L−PEACH model. In *Proceedings of the 4th International Workshop on Functional−Structural Plant Models*, pp. 220−225.

Amouroux, P., Normand, F., and Vincenot, D. (2009). Le raisonnement de la conduite du verger. In Guide de Production Intégrée de Mangues à La Réunion, (Cirad et chambre d'agriculture de la Réunion, Saint-Pierre: Vincenot.D et Normand F.), pp. 75–104.

Anwar, R., Ahmad, S., Rajwana, I.A., Khan, A.S., Memon, N.-N., and Nafees, M. (2011). Phenological growth patterns and floral malformation. Pak. J. Agric. Sci. *48*, 107–113.

Asrey, R., Patel, V.B., Barman, K., and Pal, R.K. (2013). Pruning affects fruit yield and postharvest quality in mango (*Mangifera indica* L.) cv. Amrapali. Fruits *68*, 367–380.

Avilán, L., Martínez, G., Marín, R.C., Rodríquez, M., Ruíz, J., and Escalante, H. (2003). Square and pyramidal pruning effects on mango production. Agron. Trop. 53, 239–257.

Bawa, K.S. (1983). Patterns of flowering in tropical plants. In Handbook of Experimental Pollination, (New York: Jones CE, Little RJ), pp. 394–410.

Balandier, P., Lacointe, A., Le Roux, X., Sinoquet, H., Cruiziat, P., and Le Dizès, S. (2000). SIMWAL: A structural-functional model simulating single walnut tree growth in response to climate and pruning. Ann. For. Sci. *57*, 571–585.

Barbier, F.F., Lunn, J.E., and Beveridge, C.A. (2015). Ready, steady, go! A sugar hit starts the race to shoot branching. Curr. Opin. Plant Biol. *25*, 39–45.

Barthélémy, D., and Caraglio, Y. (2007). Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. Ann. Bot. *99*, 375–407.

Berman, M.E., and DeJong, T.M. (2003). Seasonal patterns of vegetative growth and competition with reproductive sinks in peach (*Prunus persica*). *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 78, 303–309.

Bhagawati, R., Bhagawati, K., Kumar Choudhary, V., Rajkhowa, D.J., and Sharma, R. (2015). Effect of pruning intensities on the performance of fruit plants under mid-hill condition of Eastern Himalayas: case study on Guava. Int. Lett. Nat. Sci. 46, 46–51.

Boardman, N.K. (1977). Comparative photosynthesis of sun and shade plants. Annu. Rev. Plant Physiol. *28*, 355–377.

Booker, J., Chatfield, S., and Leyser, O. (2003). Auxin acts in xylem-associated or medullary cells to mediate apical dominance. *Plant Cell* 15, 495–507.

Boudon, F., Pradal, C., Cokelaer, T., Prusinkiewicz, P., and Godin, C. (2012). L-Py: An L-System Simulation Framework for Modeling Plant Architecture Development Based on a Dynamic Language. Front. Plant Sci. *3*.

Boudon, F., Jestin, A., Fernique, P., Lauri, P.-E., Dambreville, A., Guédon, Y., and Normand, F. (2017). The role of structural and temporal factors in the architectural development of the mango tree: evidences from simulation. Acta Hortic. 1160, 83–90.

Brouwer, R. (1962). Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. Neth. J. Agric. Sci. *10*, 399–408.

Buck-Sorlin, G., Hemmerling, R., Kniemeyer, O., Burema, B., and Kurth, W. (2008). A Rule-based Model of Barley Morphogenesis, with Special Respect to Shading and Gibberellic Acid Signal Transduction. Ann. Bot. *101*, 1109–1123.

Buck-Sorlin, G.H., Burema, B., Vos, J., Lieth, J.H., Heuvelink, E., de Visser, P.H.B., and Marcelis, L.F.M. (2011). A functional-structural plant model for cut roses - new techniques for modelling manipulation of plant structure. Acta Hortic. 705–711.

Buck-Sorlin, G., and Delaire, M. (2013). Meeting present and future challenges in sustainable horticulture using virtual plants. Front. Plant Sci. *4*.

Bussi, C., Lescourret, F., Genard, M., and Habib, R. (2005). Pruning intensity and fruit load influence vegetative and fruit growth in an early-maturing peach tree (cv. Alexandra). Fruits *60*, 133–142.

Capelli, M. (2017). Décrypter l'irrégularité de production des fruitiers tropicaux via l'analyse des coûts de la reproduction: le cas du manguier (*Mangifera indica* L.). Thèse. Université Montpellier.

Capelli, M., Lauri, P.-É., and Normand, F. (2016). Deciphering the costs of reproduction in Mango – vegetative growth matters. Front. Plant Sci. *7*.

Casal, J.J., Sanchez, R.A., and Gibson, D. (1990). The significance of changes in the red/far-red ratio, associated with either neighbour plants or twilight, for tillering in Lolium multiflorum Lam. New Phytol. *116*, 565–572.

Chacko, E.. (1986). Physiology of vegetative and reproductive growth in mango (Mangifera indica L.) trees. In : Proceedings of the first Australian Mango research workshop. Melbourne: CSIRO. Proc. First Aust. Mango Res. Workshop 54–70.

Chacko, E.K., Reddy, Y.T.N., and Ananthanarayanan, T.V. (1982). Studies on the relationship between leaf number and area and fruit development in mango (*Mangifera indica* L.). J. Hortic. Sci. *57*, 483–492.

Chacko, K., Singh, R.N., and Kachru, R.B. (1972). Studies on the physiology of flowering and fruit growth in Mangifera indica L. VI.- hormonal control of fruit development and its possible significance to biennial bearing. Acta Hortic. 155–163.

Champagnat, P. (1965). Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons: dominance apicale et phénomènes analogues. *Enc. Plant Physiol.* 15, 1106-1164.

Charbonnier, F., Roupsard, O., le Maire, G., Guillemot, J., Casanoves, F., Lacointe, A., Vaast, P., Allinne, C., Audebert, L., Cambou, A., et al. (2017). Increased light-use efficiency sustains net primary productivity of shaded coffee plants in agroforestry system: NPP and LUE in a coffee agroforestry system. Plant Cell Environ. *40*, 1592–1608.

Charles-Edwards (1976). Shoot and root activities during steady-state plant growth. Ann. Bot. *40*, 767–772.

Chelle M, Hanan JS, and Autret H. (2004). Lighting virtual crops: the CARIBU solution for open 1-systems. In: Godin C,Hanan JS, Kurth W, Lacointe A, Takenaka A, Prusinkiewicz P, Dejong T, Beveridge C,Andrieu B, eds. 4th International Workshop on Functional-Structural Plant Models. Montpellier, France. 194.

Cline, M.G., and Sadeski, K. (2002). Is auxin the repressor signal of branch growth in apical control? Am. J. Bot. *89*, 1764–1771.

Connor, D.J., and Fereres, E. (2005). The physiology of adaptation and yield expression in olive. *Hortic. Rev.* 31, 155–229.

Corelli-Grappadelli, L., and Lakso, A.N. (2004). Fruit development in decidious tree crops as affected by physiological factors and environmental conditions (keynote). Acta Hortic. 425–441.

Corelli Grappadelli, L., and Lakso, A.N. (2007). Is maximizing orchard light interception always the best choice? Acta Hortic. 507–518.

Costes ,E., Fournier, F., and Salles, J.C. (2000). Changes in primary and secondary growth as influenced by crop load in ‘Fantasme’ apricot trees. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 75, 510–519.

Costes, E., Lauri, P.-E., and Regnard, J.-L. (2006). Analysing fruit tree architecture - consequences for tree management and fruit production. Hortic. Rev. *32*, 1–61.

Costes, E., Smith, C., Renton, M., Guédon, Y., Prusinkiewicz, P., and Godin, C. (2008). MAppleT: simulation of apple tree development using mixed stochastic and biomechanical models. Funct. Plant Biol. *35*, 936.

Crane, J.. (2008). Mangifera indica. In The Encyclopedia of Fruit & Nuts, (Janick, J., Paull, R.E.), pp. 15–20.

Crane, J.., Salazar-García, S., Lin, T.-S., de Queiroz Pinto, A.C., and Shü, S.-H. (2009). Crop production: management. In The Mango: Botany, Production and Uses, 2nd Edition, (CAB International, Wallingford: Litz,R.E), pp. 432–483.

Da Silva, D., Liqi Han, and Costes, E. (2012). Light interception efficiency of apple trees: a multi-scale computational study based on MappleT model. Acta Hortic. 231–238.

Dambreville, A. (2012). Croissance et développement du manguier (Mangifera indica L.) in natura : approche expérimentale et modélisation de l'influence d'un facteur exogène, la température, et de facteurs endogènes architecturaux. Thèse. Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc.

Dambreville, A., Lauri, P.-É., Trottier, C., Guédon, Y., and Normand, F. (2013a). Deciphering structural and temporal interplays during the architectural development of mango trees. J. Exp. Bot. *64*, 2467–2480.

Dambreville, A., Normand, F., and Lauri, P.-É. (2013b). Plant growth co-ordination in natura: a unique temperature-controlled law among vegetative and reproductive organs in mango. Funct. Plant Biol. *40*, 280.

Dambreville, A., Normand, F., and Lauri, P.-E. (2014). Alternating patterns of mango-quantification at the growth unit level on four cultivar. Acta Hortic. *1058*, 277–284.

Dambreville, A., Lauri, P.-É., Normand, F., and Guédon, Y. (2015). Analysing growth and development of plants jointly using developmental growth stages. Ann. Bot. 115, 93–105.

Dauzat, J., Griffon, S., Roupsard, O., Vaast, P., and Rodrigues, G. (2013). Building the foundations of a *Coffea arabica* FSPM. In : Proceedings of the 7th International Conference on Functional-Structural Plant Models, Saariselkä, Finland, 2013.

Davenport, T.L. (2000). Processes influencing floral initiation and bloom: the role of phytohormones in a conceptual flowering model. HortTechnology *10*, 733–739.

Davenport, T.L. (2003). Management of flowering in three tropical and subtropical fruit tree species. *38*, 5.

Davenport, T.L. (2006). Pruning strategies to maximize tropical mango production from the time of planting to restoration of old orchards. HortScience *41*, 544–548.

Davenport, T.L. (2007). Reproductive physiology of mango. Braz. J. Plant Physiol. 19, 363–376.

Davenport, T.L. (2009). Reproductive physiology. In The Mango: Botany, Production and Uses, 2nd Edition, (Wallingford: Litz RE), pp. 97–169.

Davenport, T.L., Ying, Z., Kulkarni, V., and White, T.L. (2006). Evidence for a translocatable florigenic promoter in mango. Sci. Hortic. *110*, 150–159.

Davie, S.J., and Stassen, P.J.C. (1997). Mango model: starch distribution in different tissues of "Sensation" mango trees of varying ages. Acta Hortic. 143–150.

De Reffye, P., Edelin, C., Françon, J., Jaeger, M., and Puech, C. (1988). Plant models faithful to botanical structure and development. In Proceedings of the 15th Annual Conference on Computer Graphics and Interactive Techniques - SIGGRAPH '88, pp. 151–158.

De Wit, C.T. (1959). Potential photosynthesis of crop surfaces. Neth. J. Agr. Sci. *7*, 141–149.

DeJong, T.M., Negron, C., Favreau, R., Day, K.R., Costes, E., Lopez, G., and Guédon, Y. (2012). Using concepts of shoot growth and architecture to understand and predict responses of peach trees to pruning. Acta Hortic. 225–232.

Dun, E.A., Ferguson, B.J., and Beveridge, C.A. (2006). Apical Dominance and Shoot Branching. Divergent Opinions or Divergent Mechanisms? Plant Physiol. *142*, 812–819.

Elkhishen, M.A. (2015). Effect of pruning severity on flowering and fruiting of mango (*Mangifera indica*) cv. Alphonso in off-year season. Egypt. J. Hortic. *42*, 10.

Evers, J.B., Vos, J., Andrieu, B., and Struik, P.C. (2006). Cessation of tillering in spring wheat in relation to light interception and red : far-red ratio. Ann. Bot. *97*, 649–658.

Fadhilnor, A., and Tengku ab. Malik, T.M. (2018). Manipulation of branching and architectural structures of mango trees by shoot pruning. J. Trop. Agric. Food Sci. *46*, 47–54.

Ferree, D.C., and Schupp, J.R. (2003). Pruning and training physiology. In Apples: Botany, Production, and Uses, (New York, NY: CABI Pub), pp. 319–343.

Field, C., and Mooney, H.A. (1983). Leaf age and seasonal effects on light, water, and nitrogen use efficiency in a California shrub. Oecologia 56, 348–355.

Forshey, C.., Elfving, D.., and Stebbings, R.. (1992). Training and pruning apple and pear trees (Alexandria, Virginia, USA).

Fournier, C., Andrieu, B., Ljutovac, S., and Saint-Jean, S. (2003). ADEL-Wheat: a 3D architectural model of wheat development. In Plant Growth Modeling and Applications, B.-G. Hu, and M. Jaeger, eds. (Springer Verlag), pp. 54–63.

Fox, J., and Weisberg, S. (2011). A R companion to applied regression. Sage Publication.

Frak, E., Le Roux, X., Millard, P., Dreyer, E., Jaouen, G., Saint-Joanis, B., and Wendler, R. (2001). Changes in total leaf nitrogen and partitioning of leaf nitrogen drive photosynthetic acclimation to light in fully developed walnut leaves. Plant Cell Environ. 24, 1279–1288.

Fumey, D., Lauri, P.-E., Guedon, Y., Godin, C., and Costes, E. (2011). How young trees cope with removal of whole or parts of shoots: An analysis of local and distant responses to pruning in 1-year-old apple (Malus x domestica; Rosaceae) trees. Am. J. Bot. *98*, 1737–1751.

Gaaliche, B., Lauri, P.-E., Trad, M., Costes, E., and Mars, M. (2011). Interactions between vegetative and generative growth and between crop generations in fig tree (Ficus carica L.). Sci. Hortic. 131, 22–28.

Génard, M., Baret, F., and 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. Ecol. Modell. *128*, 197–209.

Gerbaud, P. (2015). Dossier mangue. FruiTrop *230*, 26–70.

Gerbaud, P. (2018). Dossier mangue. FruiTrop *255*, 44–88.

Girault, T., Bergougnoux, V., Combes, D., Viemont, J.-D., and Leduc, N. (2008). Light controls shoot meristem organogenic activity and leaf primordia growth during bud burst in *Rosa* sp. Plant Cell Environ. *31*, 1534–1544.

Girault, T., Abidi, F., Sigogne, M., Pelleschi-Travier, S., Boumaza, R., Sakr, S., and Leduc, N. (2010). Sugars are under light control during bud burst in *Rosa* sp.: Photocontrol of sugars during bud burst. *Plant, Cell Environ.* 33, 1339-1350.

Godin, C. (2000). Representing and encoding plant architecture: A review. Ann. For. Sci. *57*, 413–438.

Godin, C., and Caraglio, Y. (1998). A multiscale model of plant topological structures. J. Theor. Biol. *191*, 1–46.

Godin, C., Costes, E., and Sinoquet, H. (1999). A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. Ann. Bot. *84*, 343–357.

Godin, C., and Sinoquet, H. (2005). Functional–structural plant modelling. New Phytol. *166*, 705–708.

Goguey-Muethon, T. (1995). Approche architecturale des mécanismes de la croissance aérienne et de la floraison du manguier. Thèse. Université Montpellier II.

Goguey, T. (1997). Architectural approach of the mechanisms of canopy growth and flowering of mango trees, Acta Hortic. 455, 124-131.

Goldschmidt, E.E., and Golomb, A. (1982). The carbohydrate balance of alterate-bearing citrus trees and the significance of reserves for flowering and fruiting. J. Am. Soc. Hortic. Sci. *107*, 206–208.

Gopu, B., Balamohan, T.N., Soman, P., and Jeyakumar, P. (2014). Canopy management in mango (Mangifera indica L.) cv. Alphonso with reference to flowering, yield and quality characters under ultra high density planting. J. Appl. Hortic. 16, 50–53.

Grochowska, M.J., Karaszewska, A., Jankowska, B., and Maksymiuk, J. (1984). dormant pruning influence on auxin, gibberellin and cytokinin levels in apple trees. J. Am. Soc. Hort. Sci. *109*, 312–318.

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

Hallé, F., Oldeman, R.A.A., and Tomlinson, P.B. (1978). Tropical trees and forests: An architectural analysis (Springer Science & Business Media).

Hemmerling, R., Kniemeyer, O., Lanwert, D., Kurth, W., and Buck-Sorlin, G. (2008). The rule-based language XL and the modelling environment GroIMP illustrated with simulated tree competition. Funct. Plant Biol. *35*, 739–750.

Henry, C., Rabot, A., Laloi, M., Mortreau, E., Sigogne, M., Leduc, N., Lemoine, R., Sakr, S., Vian, A., and Pelleschi-Travier, S. (2011). Regulation of RhSUC2, a sucrose transporter, is correlated with the light control of bud burst in Rosa sp.: Sucrose transporter role in bud burst. Plant Cell Environ. *34*, 1776–1789.

Hill, S.J., Stephenson, D.W., and Taylor, B.K. (1987). Almond yield in relation to tree size. Sci. Hortic. *33*, 97–111.

Hoarau, I., Michels, T., and Vincenot, D. (2009). Le marché de la mangue. In Guide de Production Intégrée de Mangues à La Réunion, (Cirad et chambre d'agriculture de la Réunion, Saint-Pierre: Vincenot.D et Normand F.), pp. 39–44.

Holdsworth, M. (1963). Intermittent growth of the mango tree. J. West Afr. Sci. Ass. *7*, 163–171.

Hothorn, T., Bretz, F., and Westfall, P. (2008). Simultaneous inference in general parametric models. Biom. J. 50, 346–363.

Ims, R.A. (1990). The ecology and evolution of reproductive synchrony. Tree 5, 135–140.

Issarakraisila, M., Considine, J.A., and Turner, D.W. (1991). Pattern of vegetative and reproductive growth of mango trees in a warm temperate region of Western Australia. *Acta Hortic.* 291, 188-197.

Issarakraisila, M., Considine, J.A., and Turner, D.W. (1997). Vegetative and reproductive growth aspects of mango growing in a mediterranean climate in western Australia. Acta Hortic. 56–63.

Joas, J., and Léchaudel, M. (2009). La récolte et la conservation. In Guide de Protection Intégrée de Mangues à La Réunion, (Cirad et chambre d'agriculture de la Réunion, Saint-Pierre: Vincenot.D et Normand F.), pp. 105–118.

Jonkers, H. (1962). Pruning young apple trees and bending of branches. *Proc. XVIth Int. Hortic. Congr.* 3, 441–443.

Jonkers, H. (1982). Testing Koopmann's rules of apple tree pruning. Sci. Hortic. *16*, 209–215.

Karwowski, R., and Prusinkiewicz, P. (2003). Design and Implementation of the L+C Modeling Language. Electron. Notes Theor. Comput. Sci. *86*, 134–152.

Knight Jr, R.J., Campbell, R.J., and Maguire, I. (2009). Important mango cultivars and their descriptors. In The Mango: Botany, Production and Uses, 2nd Edition, (CAB International, Wallingford: Litz,R.E), pp. 42–66.

Koopmann, K. (1896). Grundlehren des Obstbaumschnittes. Paul Parey, Berlin, pp. 122.

Kurth, W. (1994). Morphological models of plant growth: Possibilities and ecological relevance. Ecol. Model. *75–76*, 299–308.

Lauri, P.-E. (2009). Developing a new paradigm for apple rraining. *42*, 4.

Lauri, P.-E. (2016). Concepts in fruit tree training and pruning, is there old versus new paradigms? Viewpoint of a biologist. In Des Fruits d'ici et d'ailleurs-Regards Sur l'histoire de Quelques Fruits Consommés En Europe, (Marie-Pierre Ruas), pp. 361–370.

Lauri, P.-E., et Lespinasse, J.-M. (1998). Apple tree training in France: current concepts and practical implications. Fruits *54*, 441–451.

Lauri, P.E., and Terouanne, E. (1991). Éléments pour une approche morphométrique de la croissance végétale et de la floraison : le cas d'espèces tropicales du modèle de Leeuwenberg. Can. J. Bot. *69*, 2095–2112.

RapportGratuit.com

Lauri, P.-E., and Térouanne, É. (1999). Effects of inflorescence removal on the fruit set of the remaining inflorescences and development of the laterals on one year old apple (*Malus domestica* Borkh) branches. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 74, 110–117.

Lauri, P.-E., and Trottier, C. (2004). Patterns of size and fate relationships of contiguous organs in the apple (Malus domestica) crown. New Phytol. 163, 533–546.

Lauri, P.-E., Willaume, M., Larrive, G., and Lespinasse, J.-M. (2004). The concept of centrifugal training in apple aimed at optimizing the relationship between growth and fruiting. Acta Hortic. 35–42.

Léchaudel, M. (2004). Croissance et qualité organoleptique de la mangue (*Mangifera Indica*) : analyse expérimentale et modélisation de l'effet de la disponibilité hydrique et carbonée. Thèse. Institut national agronomique Paris-Grignon.

Léchaudel, M., Génard, M., Lescourret, F., Urban, L., and Jannoyer, M. (2005). Modeling effects of weather and source-sink relationships on mango fruit growth. Tree Physiol. *25*, 583–597.

Léchaudel, M., and Joas, J. (2006). Quality and maturation of mango fruits of cv. Cogshall in relation to harvest date and carbon supply. Aust. J. Agric. Res. *57*, 419.

Léchaudel, M., and Joas, J. (2007). An overview of preharvest factors influencing mango fruit growth, quality and postharvest behaviour. Braz. J. Plant Physiol. 19, 287–298.

Léchaudel, M., Vercambre, G., Lescourret, F., Normand, F., and Genard, M. (2007). An analysis of elastic and plastic fruit growth of mango in response to various assimilate supplies. Tree Physiol. *27*, 219–230.

Lescourret, F., Ben Mimoun, M., and Génard, M. (1998). A simulation model of growth at the shoot-bearing fruit level: I. Description and parameterization for peach. Eur. J. Agron. *9*, 173–188.

Lescourret, F., Moitrier, N., Valsesia, P., and Génard, M. (2011). QualiTree, a virtual fruit tree to study the management of fruit quality. I. Model development. Trees *25*, 519–530.

Liang, J., Zhao, L., Challis, R., and Leyser, O. (2010). Strigolactone regulation of shoot branching in chrysanthemum (Dendranthema grandiflorum). J. Exp. Bot. *61*, 3069–3078.

Lindenmayer, A. (1968a). Mathematical models for cellular interactions in development I. Filaments with one-sided inputs. J. Theor. Biol. *18*, 280–299.

Lindenmayer, A. (1968b). Mathematical models for cellular interactions in development II. Simple and branching filaments with two-sided inputs. J. Theor. Biol. *18*, 300–315.

Lobit, P., Soing, P., Génard, M., and Habib, R. (2001). Effects of timing of nitrogen fertilization on shoot development in peach (*Prunus persica*) trees. *Tree Physiol.* 21, 35–42.

Lopez, G., Favreau, R.R., Smith, C., Costes, E., Prusinkiewicz, P., and DeJong, T.M. (2008). Integrating simulation of architectural development and source–sink behaviour of peach trees by incorporating Markov chains and physiological organ function submodels into L-PEACH. Funct. Plant Biol. *35*, 761.

Lovatt, C.J. (2010). Alternate bearing of 'Hass' avocado. *Calif. Avocado Soc. Yearb*. 93, 125-140.

M. Demirtas, N., Bolat, I., Ercisli, S., Ikinci, A., Handan, O., Mustafa, S., Mustafa, A., and Belgin, C. (2010). The Effects of different pruning treatments on seasonal variation of carbohydrates in 'Hacihaliloglu' apricot cultivar. Not. Bot. Horti Agrobot. Cluj-Napoca *38*.

Marini, R.P. (2002). Pruning peach trees. Virginia Cooperative Extension Publication no. 422-020, Blacksburg, Virginia, USA

Marini, R.P. (2003). Physiology of pruning fruit trees. Virginia Cooperative Extension Publication no. 422-025, Blacksburg, Virginia, USA

Mauget, J.-C. (1984). Comportement comparé des bourgeons de l'année et des bourgeons latents chez le noyer (Juglans regia L., cv. " Franquette "). Conséquences sur la morphogenèse de l'arbre. Agronomie *4*, 507–515.

McFadyen, L.M., Robertson, D., Sedgley, M., Kristiansen, P., and Olesen, T. (2011). Post-pruning shoot growth increases fruit abscission and reduces stem carbohydrates and yield in macadamia. Ann. Bot. 107, 993–1001.

Médiène, S., Jordan, M.O., Pagès, L., Lebot, J., and Adamowicz, S. (2002). The influence of severe shoot pruning on growth, carbon and nitrogen status in young peach trees (Prunus persica). Tree Physiol. *22*, 1289–1296.

Menzel, C.M., and Le Lagadec, M.D. (2017). Can the productivity of mango orchards be increased by using high-density plantings? Sci. Hortic. *219*, 222–263.

Michels, T., and Vincenot, D. (2009). Le verger de manguiers à La Réunion, intérêt économique. In Guide de Production Intégrée de Mangues à La Réunion, (Cirad et chambre d'agriculture de la Réunion, Saint-Pierre: Vincenot.D et Normand F.), pp. 27–38.

Mirás-Avalos, J.M., Egea, G., Nicolás, E., Génard, M., Vercambre, G., Moitrier, N., Valsesia, P., González-Real, M.M., Bussi, C., and Lescourret, F. (2011). QualiTree, a virtual fruit tree to study the management of fruit quality. II. Parameterisation for peach, analysis of growth-related processes and agronomic scenarios. Trees *25*, 785–799.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Mitra, S.K. (2016). Mango production in the world – present situation and future prospect. Acta Hortic. 287–296.

Miyaji, K.-I., Da Silva, W.S., and Alvim, P.D.T. (1997). Longevity of leaves of a tropical tree, Theobroma cacao, grown under shading, in relation to position within the canopy and time of emergence. New Phytol. *135*, 445–454.

Monselise, S. P., and Goldschmidt, E. E. (1982). Alternate bearing in fruit trees. In Horticultural Reviews, J. Janick, ed. (John Wiley & Sons, Inc.), pp. 128–173.

Morris, H. (2010). Tree pruning: a short history. Int. Dentrology Soc. Yearbook 2010, pp. 217–225.

Mukherjee, S.K., and Litz, R.E. (2009). Introduction: Botany and Importance. In The Mango: Botany, Production and Uses, 2nd Edition, (CAB International, Wallingford: Litz,R.E), pp. 1–18.

Naor, A., Flaishman, M., Stern, R., Moshe, A., and Erez, A. (2003). Temperature effects on dormancy completion of vegetative buds in Apple. J. Am. Soc. Hortic. Sci. *128*, 636–641.

Negrón, C., Contador, L., Lampinen, B.D., Metcalf, S.G., Guédon, Y., Costes, E., and DeJong, T.M. (2015). How different pruning severities alter shoot structure: a modelling approach in young 'Nonpareil' almond trees. Funct. Plant Biol. *42*, 325–335.

Niklas, K.J. (2005). Modelling below- and above-ground biomass for non-woody and woody plants. Ann. Bot. *95*, 315–321.

Nordey, T. (2014). Analyse expérimentale et modélisation de l'hétérogénéité de la qualité et de la maturité des mangues. Thèse. Université d'Avignon.

Normand, F. (2009). Le manguier. In Guide de Production Intégrée de Mangues à La Réunion, (Cirad et chambre d'agriculture de la Réunion, Saint-Pierre: Vincenot. D et Normand F.), pp. 45–58.

Normand, F., and Habib, R. (2001). Nitrogen fertilisation induces floriferous flush in strawberry guava (*Psidium cattleianum*). *Agronomie* 21, 735-742.

Normand, F., and Lauri, P.-E. (2012). Assessing allometric models to predict vegetative growth of mango (Mangifera indica; Anacardiaceae) at the current-year branch scale. Am. J. Bot. *99*, 425–437.

Normand, F., and Lauri, P.-É. (2018). Advances in understanding mango tree growth and canopy development. In Burleigh Dodds Series in Agricultural Science, Instituto Canario de Investigaciones Agrarias (ICIA), Spain, V. Galán Saúco, and P. Lu, eds. (Burleigh Dodds Science Publishing), pp. 87–119.

Normand, F., Bissery, C., Damour, G., and Lauri, P.-E. (2008). Hydraulic and mechanical stem properties affect leaf-stem allometry in mango cultivars. New Phytol. *178*, 590–602.

Normand, F., Bello, A.K.P., Trottier, C., and Lauri, P.-É. (2009a). Is axis position within tree architecture a determinant of axis morphology, branching, flowering and fruiting? An essay in mango. Ann. Bot. *103*, 1325–1336.

Normand, F., Lagier, S., Escoutes, J., Verdeil, J.-L., and Mialet-Serra, I. (2009b). Starch localisation in mango tree: histological observations. Acta Hortic. 245–250.

Normand, F., Michels, T., Lechaudel, M., Joas, J., Vincenot, D., Hoarau, I., Desmulier, X., and Barc, G. (2011). Approche intégrée de la filière mangue à La Réunion. Innov. Agron. *17*, 67–81.

Normand, F., Capelli, M., and Lauri, P.-E. (2016). The costs of reproduction in plants: a novel approach to study irregular bearing of fruit crops. Acta Hortic. 207–214.

Núñez-Elisea, R., and Davenport, T.L. (1983). Abscission and ethylene production in mango (*Mangifera indica* L.) fruit cv. Tommy Atkins. Proc. Fla. State Hortic. Soc. 96, 185–188.

Núñez-Elisea, R., and Davenport, T.L. (1995). Effect of leaf age, duration of cool temperature treatment, and photoperiod on bud dormancy release and floral initiation in mango. Sci. Hortic. *62*, 63–73.

Obeso, J.R. (2002). The costs of reproduction in plants. New Phytol. *155*, 321–348.

Oosthuyse, S.. (1994). Pruning of Sensation mango trees to maintain their size and effect uniform and later flowering. South Afr. Grow. Assoc. Yearb. *14*, 1-6.

Oosthuyse, S.. (1997a). Tree size maintenance pruning of mango trees after harvest: Is cropping negatively affected or not? Mango Grow. Assoc. Yearb. *17*, 33–36.

Oosthuyse, S.. (1997b). Flowering synchronization of Sensation mango trees by winter pruning. South Afr. Grow. Assoc. Yearb. *17*, 47:52.

Oosthuyse, S.A. (1997c). Some principles pertaining to mango pruning, and the adopted practices of pruning mango trees in South Africa. Acta Hortic. 413–421.

Persello, S., Grechi, I., Boudon, F., Normand, F. (2019). Nature abhors a vacuum: deciphering the vegetative reaction of the mango tree to pruning. Eur. J. Agron. 104, 85-96.

Pinheiro, J.C., and Bates, D.M. (2000). Mixed-effects models in S and S-PLUS (New York: Springer).

Pradal, C., Dufour-Kowalski, S., Boudon, F., Fournier, C., and Godin, C. (2008). OpenAlea: A visual programming and component-based software platform for plant modeling. Funct. Plant Biol. *35*, 751–760.

Pratap, B., Sharma, H.C., Goswali, A.M., Singh, S.K., and Mishra, L.N. (2003). Effect of pruning on photosynthetic rate, canopy microclimate and yield in mango cv: Amrapali under high density planting. Indian J. Hortic. *60*, 339–342.

Preston, A.P. (1973). Pruning experiments with pears. J. Hortic. Sci. *48*, 195–201.

Prusinkiewicz, P. (1986). Graphical applications of L-systems. Proc. Graph. Interface ’86 - Vis. Interface ’86 247–253.

Prusinkiewicz, P. (1999). A look at the visual modeling of plants using L-systems. Agronomie *19*, 211–224.

Prusinkiewicz, P., and Runions, A. (2012). Computational models of plant development and form: Tansley review. New Phytol. *193*, 549–569.

Quilici, S., Vincenot, D., and Franck, A. (2003). Les auxiliaires des cultures fruitières à l’île de la Réunion (CIRAD - Chambre d’Agriculture de La Réunion).

R Development Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. https://www.r-project.org/

Rabot, A., Henry, C., Ben Baaziz, K., Mortreau, E., Azri, W., Lothier, J., Hamama, L., Boummaza, R., Leduc, N., Pelleschi-Travier, S., et al. (2012). Insight into the role of sugars in bud burst under light in the Rose. Plant Cell Physiol. *53*, 1068–1082.

Ram, S., and Sirohi, S.C. (1991). Feasibility of high density orcharding in Dashehari mango. Acta Hortic. 207–212.

Ramírez, F., Davenport, T.L., Fischer, G., and Pinzón, J.C.A. (2010). The stem age required for floral induction of synchronized mango trees in the tropics. HortScience *45*, 1453–1458.

Reddy, Y.T.N., and Kurian, R.M. (1993). Effect of different leaf area and leaf number on fruit growth of alternate and regular bearing cultivars of mango (Mangifera indica L.). Gartenbauwissenschaft *58*, 42–45.

Reddy, Y.T.N., and Kurian, R.M. (2011). Studies on rejuvenation of old, unproductive “Alphonso” mango trees in orchards. J.Hortl.Sci. *6*, 145–147.

Reddy, Y.T.N., and Kurian, R.M. (2015). Rejuvenation of old unproductive “Alphonso” mango trees by pruning. Acta Hortic. 123–128.

Rehman, A., Malik, A.U., Ali, H., Alam, M.W., and Sarfraz, B. (2015). Preharvest factors influencing the postharvest disease development and fruit quality of mango. J. Environ. Agric. Sci. 6.

Robert, C., Andrieu, B., Fournier, C., Gouache, D., Gate, P., and Ney, B. (2009). Septo3D: un modèle pour analyser les effets de la structure des couverts de blé sur les épidémies de septoriose. 9ème conférence internationale sur les maladies des plantes, Tours 2009 472–482.

Rom, C.R., and Ferree, D.C. (1986). The influence of fruiting and shading of spurs and shoots on spur performance. J. Am. Soc. Hortic. Sci. *111*, 352–356.

Salomão, L.C.C., Siqueira, D.L. de, and Silva, D.F.P. da (2018). Production of 'Ubá' mango tree submitted to rejuvenation pruning and fertilized with nitrogen. Rev. Bras. Frutic. *40*.

Sandip, M., Barad, A., and Nawade, B. (2015). Physiology of flowering-the case of mango. Int. J. Appl. Res. *1*, 1008–1012.

Sansavini, S., and Corelli-Grappadelli, L. (1997). Yield and light efficiency for high quality fruit in apple and peach high density planting. Acta Hortic. 559–568.

Sarkhosh, A., McConchie, C., and Khadivi, A. (2018). The effects of different tip-pruning times on flowering, yield, and maturity of two mango cultivars in subtropical climate of Northern Territory (Katherine region) from Australia. Sci. Hortic. *234*, 140–145.

Sarlikioti, V., de Visser, P.H.B., and Marcelis, L.F.M. (2011). Exploring the spatial distribution of light interception and photosynthesis of canopies by means of a functional–structural plant model. Ann. Bot. *107*, 875–883.

Schaffer, B., and Gaye, G.O. (1989). Effects of pruning on light interception, specific leaf density and leaf chlorophyll content of mango. Sci. Hortic. *41*, 55–61.

Schaffer, B., Urban, L., Lu, P., and Whiley, A.W. (2009). ecophysiology. In The Mango: Botany, Production and Uses, 2nd Edition, (CAB International, Wallingford: Litz,R.E), pp. 170–209.

Scholefield, P.B., Oag, D.R., and Sedgley, M. (1986). The relationship between vegetative and reproductive development in the mango in northern Australia. Aust. J. Agric. Res. *37*, 425–433.

Schreiner, I.H., and Nafus, D.M. (1991). Defoliation of mango trees by the mango shoot caterpillar (Lepidoptera: Noctuidae) and its effect on foliage regrowth and flowering. Environ. Entomol. *20*, 1556–1561.

Sharma, R.R., Singh, R., and Singh, D.B. (2006). Influence of pruning intensity on light penetration and leaf physiology in high-density orchards of mango trees. Fruits *61*, 117–123.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K., and Kira, T. (1964). A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. Jpn. J. Ecol. *14*, 133–139.

Sievänen, R., Nikinmaa, E., Nygren, P., Ozier-Lafontaine, H., Perttunen, J., and Hakula, H. (2000). Components of functional-structural tree models. Annals of Forest Science *57*, 399–412.

Simon, S., Lauri, P.E., Brun, L., Defrance, H., and Sauphanor, B. (2006). Does manipulation of fruit-tree architecture affect the development of pests and pathogens? A case study in an organic apple orchard. J. Hortic. Sci. Biotechnol. *81*, 765–773.

Simmons, S.L., Hofman, P.J., Whiley, A.W., and Hetherington, S.E. (1998). Effects of leaf: fruit ratios on fruit growth, mineral concentration and quality of mango (Mangifera indica L. cv. Kensington Pride). J. Hortic. Sci. Biotechnol. 73, 367–374.

Singh, L., and Khan, A.A. (1940). Forcing mango trees to bear regularly. Indian Farming *1*, 380–383.

Singh, S.K., Singh, S.., Sharma, R.., and Patel, V.B. (2010). Influence of pruning intensity on flowering, fruit yields and floral malformation in three mango cultivars planted under high density. Indian J. Hortic. *67*, 84–89.

Sinoquet, H., and Bonhomme, R. (1992). Modeling radiative transfer in mixed and row intercropping systems. Agric. For. Meteorol. *62*, 219–240.

Sinoquet, H., Le Roux, X., Adam, B., Ameglio, T., and 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 Environ. *24*, 395–406.

Smith, H.M., and Samach, A. (2013). Constraints to obtaining consistent annual yields in perennial tree crops. I: Heavy fruit load dominates over vegetative growth. Plant Sci. *207*, 158–167.

Smith, C., Costes, E., Favreau, R., Lopez, G., and DeJong, T. (2008). Improving the architecture of simulated trees in L-PEACH by integrating Markov chains and responses to pruning. Acta Hortic. 201–208.

Springmann, S., Rogers, R., and Spiecker, H. (2011). Impact of artificial pruning on growth and secondary shoot development of wild cherry (Prunus avium L.). For. Ecol. Manag. *261*, 764–769.

Stassen, P.J.C., Grove, H.G., and Davie, S.J. (1999). Tree shaping strategies for high density mango orchards. J. Appl. Hortic. *1*, 1–4.

Stassen, P.J.C., Grové, H.G., and Davie, S.J. (2000). Tree shaping strategies for higher density mango orchards. South Afr. Mango Grow. Assoc. Yearb. Vol. 19 Amp 20 1999-2000 106–109.

Strauss, S.Y., and Agrawal, A.A. (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. Trends Ecol. Evol. *14*, 179–185.

Sturrock, D. (1948). Proceedings of the Florida mango forum.

Szilard, A.L., and Quinton, R.E. (1979). An interpretation for DOL systems by computer graphics. Sci. Terrapin 8–13.

Thimann, K.V., and Skoog F. (1933). Studies on the growth hormones of plants. III. The inhibition action of growth substance on bud development. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, USA 19, 714–716.

Thornley, J.H.M. (1972). A balanced quantitative model for root: shoot ratios in vegetative plants. Ann. Bot. New Ser. *36*, 431–441.

Uddin, M.S., Hossain, M.F., Islam, M.S., Hossain, M.M., and Uddin, M.S. (2014). Effect of post-harvest pruning on the control of tree size and yield of mango. Bull Inst Trop Agr Kyushu Univ *37*, 41–46.

Urban, L., Le Roux, X., Sinoquet, H., Jaffuel, S., and Jannoyer, M. (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.

Vincenot, D. (2009). Les variétés d'intérêt agronomique. In Guide de Production Intégrée de Mangues à La Réunion, (Cirad et chambre d'agriculture de la Réunion, Saint-Pierre: Vincenot. D et Normand F.), pp. 59–64.

Vincenot, D., and Normand, F. (2009). Guide de production intégrée de mangues à la Réunion.

Vos, J., Evers, J.B., Buck-Sorlin, G.H., Andrieu, B., Chelle, M., and de Visser, P.H.B. (2010). Functional–structural plant modelling: a new versatile tool in crop science. J. Exp. Bot. *61*, 2101–2115.

Wertheim, S.J. (2005). Pruning. In Fundamentals of Temperate Zone Tree Fruit Production, (J Tromp, AD Webster et SJ Wertheim), pp. 176–189.

Whiley, A.W., Rasmussen, T.S., Saranah, J.B., and Wolstenholme, B.N. (1989). Effect of temperature on growth, dry matter production and starch accumulation in ten mango (*Mangifera indica* L.) cultivars. J. Hortic. Sci. *64*, 753–765.

Wilkie, J.D., Sedgley, M., and Olesen, T. (2008). Regulation of floral initiation in horticultural trees. J. Exp. Bot. *59*, 3215–3228.

Wilson, J.B. (1988). A review of evidence on the control of shoot : root ratio, in relation to models. Ann. Bot. *61*, 433–449.

Wilson, B.F. (2000). Apical control of branch growth and angle in woody plants. Am. J. Bot. *87*, 601–607.

Wilson, K.B., Baldocchi, D.D., and Hanson, P.J. (2000). Quantifying stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation resulting from leaf aging and drought in mature deciduous tree species. Tree Physiol. 20, 787–797.

Yeshitela, T., Robbertse, P.J., and Stassen, P.J.C. (2003). The impact of panicle and shoot pruning on inflorescence and yield related developments in some mango cultivars. J. Appl. Hort. *5*, 69–75.

Yeshitela, T., Robbertse, P.J., and Stassen, P.J.C. (2005). Effects of pruning on flowering, yield and fruit quality in mango (*Mangifera indica*). Aust. J. Exp. Agric. *45*, 1325–1330.

Annexes

Rapport-Gratuit.com

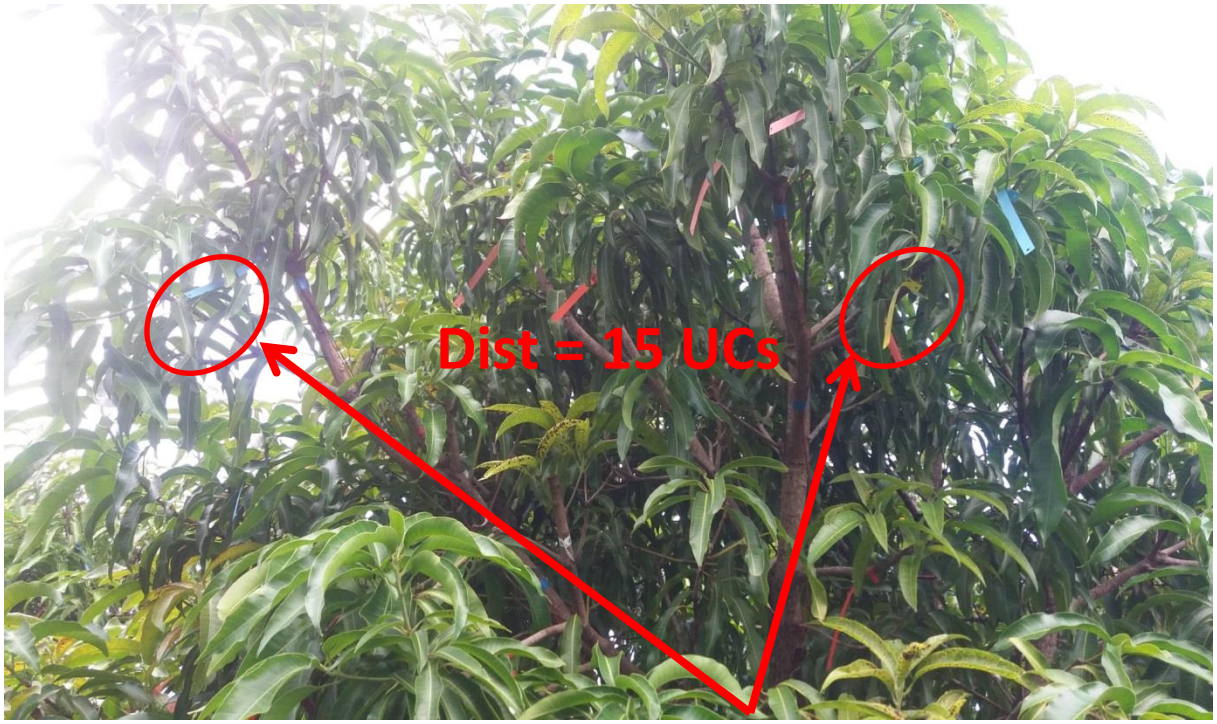
Annexe 1: superposition des cycles de croissance à l'échelle d'un arbre

Annexe 2 : exemple du nombre d'UCs taillées à proximité de 10 UCs non taillées sur un arbre faiblement taillé (T1) et intensément taillé (T3), en considérant une distance entre l'UC taillée et non taillée supérieure ou égale à 5, 10 ou 15 UCs.

intensité de taille : T1			
UC non taillée	**≤5 UCs**	**≤10 UCs**	**≤15 UCs**
1	1	1	1
2	1	1	1
3	0	0	0
4	1	1	1
5	0	0	1
6	0	0	0
7	0	0	0
8	0	1	1
9	0	0	0
10	0	2	2
intensité de taille : T3			
UC non taillée	**≤5 UCs**	**≤10 UCs**	**≤15 UCs**
1	0	1	7
2	0	2	5
3	0	1	2
4	0	5	5
5	0	0	0
6	1	9	12
7	1	2	4
8	0	4	7
9	1	2	5
10	0	4	5

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Annexe 3 : exemple d'une UC taillée et d'une UC non taillée distantes de 15 UCs.



Annexe 4 : How different pruning intensities and severities affect vegetative growth processes in "Cogshall" mango trees

Ces travaux ont été présentés au XII International Mango Symposium qui a eu lieu à Baise, en Chine (2017) lors d'une communication orale. Ils feront l'objet d'une publication dans *Acta Horticulturae*.

S. Persello[1,3], I. Grechi[1,3], F. Boudon[2,3] and F. Normand[1,3]

[1] CIRAD, UPR HortSys, F-97455 Saint-Pierre, Réunion Island, France; [2] CIRAD, UMR AGAP, F-34398 Montpellier, France; [3] Univ Montpellier, F-34090 Montpellier, France

Abstract

Pruning is one of the most important management practices for the mango tree. It enables to control tree size, to improve fruit quality, and to obtain more regular and high yield in the long term by avoiding canopy overcrowding. However, the detailed response of the mango tree to pruning has not been much studied. The objective of this study was to quantify the local and distant effects of pruning on the subsequent vegetative growth. An experiment combining two factors, pruning intensity and pruning severity, was conducted in Reunion Island with the Floridian cultivar Cogshall. Pruning severity was defined as the depth of pruning along the axis. Three modalities were considered by pruning under the last, second to last or third growth unit of an axis. Pruning intensity was defined by the amount of removed fresh matter (leaves and wood) at the tree level. Four modalities were considered, unpruned, light, moderate and intense pruning, adjusted by different numbers of repetitions of each pruning severity within each tree. Sixteen trees were considered, four per pruning intensity. The probability of burst, the number of new growth units and the delay between pruning and burst were recorded on 30 pruned axes, 10 per pruning severity, and 30 unpruned terminal growth units per tree. Pruning intensity affected positively the probability of burst of pruned axes and unpruned growth units and synchronize burst of new growth units but did not affect their number. Light pruning stimulated vegetative growth locally, on the pruned axes, whereas intense pruning stimulated vegetative growth throughout the canopy. By contrast, pruning severity had a positive effect on both probability of burst and number of new growth units. As a next step, the impact of pruning on the reproductive processes should be studied to characterize more completely its effect on the mango growing cycle.

Keywords: growth unit, canopy management, *Mangifera indica*, local effect, distant effect

INTRODUCTION

Pruning is one of the most important management practices for the mango tree. Different kind of pruning can be applied, according to the desired effect on trees. Most growers prune to shape the canopy and control the size of the trees, to facilitate fruit harvest, and to improve pest management and light interception. Pruning can also rejuvenate large trees and encourage flowering (Davenport, 2006) or improve yield and fruit quality in the long term (Asrey et al., 2013).

The response of mango fruit production to pruning can be very variable. Depending on the studies, yield can be higher (Avilán et al. 2003; Reddy and Kurian 2011), similar (Oosthuyse, 1994) or lower (Oosthuyse, 1997) on pruned trees than on unpruned trees. Pruning stimulates vegetative growth (Menzel and Le Lagadec, 2017), and vegetative growth may positively affect flowering and fruiting (Capelli et al., 2016). This suggests that the effect of pruning on fruit production is partly driven by the effect of pruning on vegetative growth. However, most experiments have focused only on the effects of pruning on mango fruit yield and quality.

Pruning can be characterized at the tree scale as the amount of removed fresh matter, and at the axis scale as the depth of pruning. In most of the studies (Singh et al., 2010; Asrey et al., 2013; Uddin et al., 2014), these two factors are nested, the amount of removed fresh matter being linked to the depth of pruning which is applied. It is therefore not possible to identify the specific effect of each factor on the tree response.

The response of the tree to pruning can be local, on the pruned axes, or distant, on unpruned axes (Fumey et al., 2011). The distinction between these two kinds of response may suggest hypotheses on the processes underlying, and the factors affecting the tree response to pruning.

The purpose of this study was to characterize the effects of pruning on mango vegetative growth. This is a first step to better understand its impact on yield and on the variability of the tree response to pruning. We aimed to determine how pruning stimulates vegetative growth, in terms of occurrence, intensity and temporality. The design of our study aimed to uncouple the amount of fresh matter removed and the depth of pruning in order to better understand their respective effects on vegetative growth. We also evaluated the tree response on pruned and unpruned axes in order to evaluate if the response to pruning is local and/or distant.

MATERIALS AND METHODS

The study was carried out on an experimental mango orchard located at the French Agricultural Research Center for International Development (CIRAD) research station in Saint-Pierre, Réunion Island. It comprises 153 trees of the Floridian cultivar 'Cogshall', grafted onto the rootstock 'Maison Rouge' and planted in 2004.

Pruning was characterized by two factors, pruning severity and pruning intensity. Pruning severity was defined at the axis scale as the depth of pruning, measured as the number of growth units from the axis distal end under which the cut was performed. A growth unit (GU) is defined as a portion of the axis developed during an uninterrupted period of growth (Hallé and Martin, 1968). Three levels of pruning severity were considered by pruning below the first (n1), the second (n2) or the third (n3) GU from

the distal end of the axis. Pruning intensity was defined at the tree scale as the amount of fresh matter (leaves and wood) removed per unit of canopy volume. Four levels were considered: unpruned (T0), light (T1: 0.14±0.03 kg fresh matter removed per m^3 canopy volume), moderate (T2: 0.30±0.06 kg fresh matter removed per m^3 canopy volume) and intense (T3: 0.51±0.06 kg fresh matter removed per m^3 canopy volume) pruning. The same number of axes was pruned per level of pruning severity (n1, n2, n3) within each tree, this number increasing with increasing pruning intensity level. Pruning treatments were applied on 16 trees (four trees per pruning intensity) randomly chosen in the orchard within those having a similar and low fruit load during the previous growing cycle. Trees were pruned in January 2016, after harvest.

For each tree, 30 pruned GUs (10 GUs per level of pruning severity) and 30 unpruned terminal GUs were randomly selected and labelled. Vegetative growth was monitored on these 60 GUs per tree from January to June 2016 (beginning of the period of vegetative rest) by collecting the burst date of each GU appearing on the labelled GUs and called daughter GUs.

Vegetative growth of each GU was decomposed at the scale of pruned and unpruned GUs into three elementary processes: occurrence (binary variable, does the GU give at least a daughter GU?), intensity (number of daughter GUs per GU which burst) and temporality (duration, expressed in days, between the date of pruning and the date of burst of the first daughter GU). To study the effect of pruning on vegetative growth occurrence and intensity, Generalized Linear Models (GLMs) were used with binomial and Poisson error distribution, respectively, followed by an analysis of deviance with a chi-square test. If significant effects were found, multiple comparisons were performed to determine the significant differences between levels of factors with the glht function of the R multcomp package (Hothorn et al., 2008). The duration between the date of pruning and the burst date of the first daughter GU was assumed to follow a mixture of Poisson distributions and we used the flexible mixture modeling method to determine the characteristics of the different Poisson distributions according to levels of pruning intensity and severity (Leisch, 2004).

Because of large samples (360 GUs in total), the level of statistical test significance was considered at $p=0.01$. All statistical analyses and graphs were performed with the R software, version 3.2.5 (R Core Team, 2016).

RESULTS

No vegetative growth occurred on the GUs monitored on the unpruned trees (T0). Consequently unpruned trees were not included in the analyses.

Effect of pruning on vegetative growth occurrence: burst rate

Burst rate of pruned GUs increased with pruning intensity ($p<0.001$, Table 1). The trees with intense pruning (T3) had significantly higher burst rate than trees with light (T1) or moderate (T2) pruning. However, the burst rate of pruned GUs was similar on trees with light and moderate pruning ($p=0.21$). Burst rate also increased with pruning severity ($p<0.001$, Table 1). The most severely pruned axes (n3) had significantly higher burst rate than the less severely pruned axes (n1). Axes pruned with the n2 level of

pruning severity showed intermediate values of burst rate. There was no interaction between pruning severity and pruning intensity (p=0.99).

Table 1. Burst rate of pruned growth units according to pruning intensity and severity.

	Pruning intensity			
Pruning severity	**T1**	**T2**	**T3**	**Average**
n1	0.45 c	0.53 bc	0.90 ab	0.63 B
n2	0.53 bc	0.68 abc	0.95 a	0.72 AB
n3	0.75 abc	0.83 abc	1.00	0.86 A
Average	0.58 β	0.68 β	0.95 α	0.73

Within the main table values (lower case letters) and for each vector of average values (upper case letters and Greek letters), values with different letters are significantly different at p<0.01 (Simultaneous Tests for General Linear Hypotheses). T3-n3 could not be compared to the other levels because all the growth units burst.

Burst rate of unpruned terminal GUs was also positively stimulated by pruning intensity (p<0.001; Table 2). It was similar for light (T1) and moderate (T2) pruning intensity levels (p=0.15), and significantly higher with intense pruning (T3) (p<0.001). Burst rate was on average significantly higher for pruned GUs than for unpruned GUs (0.73 and 0.48, respectively; p<0.001).

Table 2. Burst rate of unpruned terminal growth units according to pruning intensity.

Pruning intensity	**T1**	**T2**	**T3**	**Average**
Burst rate	0.43 a	0.32 b	0.70 a	0.48

Values with different letters are significantly different at p<0.01 (Simultaneous Tests for General Linear Hypotheses).

Effect of pruning on vegetative growth intensity: number of daughter GUs per bursting GU

For pruned GUs, there was no effect of pruning intensity (p=0.23) and a significant and positive effect of pruning severity (p<0.001) on the number of daughter GUs per bursting GU. The number of daughter GUs produced per bursting GU did not differ for the n1 and n2 levels of pruning severity (p=0.52; Table 3), and it increased significantly for the deepest n3 level of pruning severity (p<0.001; Table 3).

Table 3. Number of daughter growth units (± standard deviation) per pruned growth unit which burst according to pruning severity.

Pruning severity	n1	n2	n3	Average
Number of daughter GUs	2.9±1.7 b	2.7±1.3 b	4.1±2.5 a	3.3±2.0

Values with different letters are significantly different at p<0.01 (Simultaneous Tests for General Linear Hypotheses).

Pruning intensity had no effect on the number of daughter GUs per bursting GU for unpruned terminal GUs (p=0.02). On average, the number of daughter GUs per bursting GU was significantly (p<0.001) higher on pruned GUs (3.3±2.0) than on unpruned GUs (1.4±0.8).

Effect of pruning on vegetative growth temporality: duration between the date of pruning and burst date of the first daughter GU

For pruned GUs, pruning intensity had an effect on the duration between pruning and burst of the first daughter GU (Figure 1). Vegetative growth occurred in two flushes with similar weights for the lightly pruned trees (T1) and in only one flush for the intensively pruned trees (T3). Vegetative growth occurred in two flushes for the moderately pruned trees (T2), as for the lightly pruned trees T1, but the second flush was weaker than the first one. Moreover, the average date of the first flush was delayed by increasing pruning intensity: 22 days after pruning for T1 trees, 30 days for T2 trees, and 32 days for T3 trees (Figure 1).

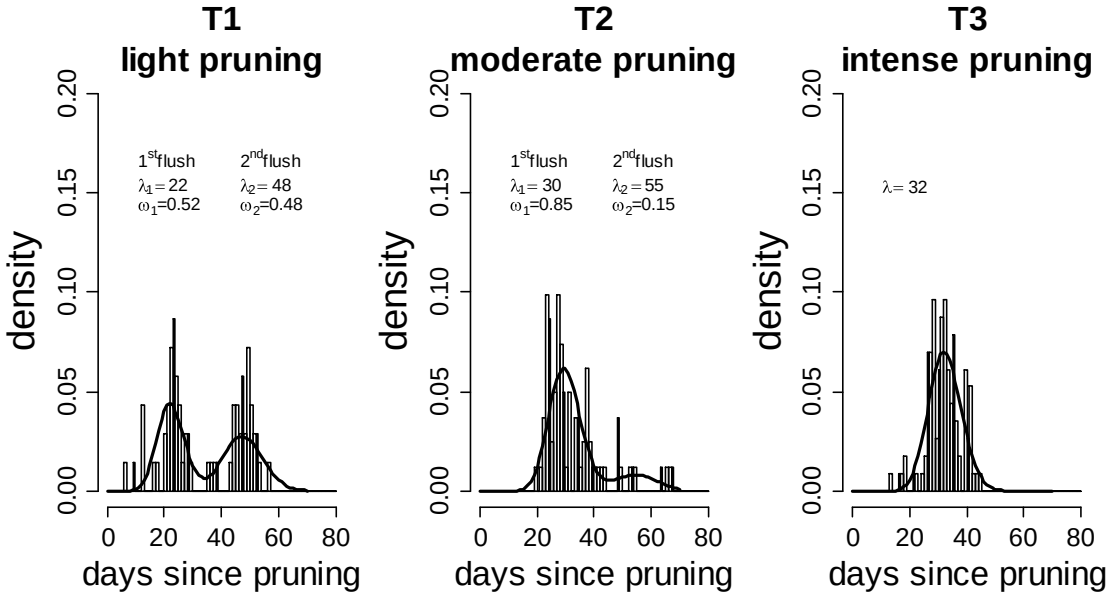


Figure 1: Distributions of the durations between pruning and burst of the first daughter growth unit according to pruning intensity for pruned growth units. Distributions are fitted with a mixture of Poisson distributions with means λ_1, λ_2 or λ and weight of each distribution ω_1 and ω_2.

Pruning severity had an effect on the duration between pruning and burst of the first daughter GU, but only for lightly pruned trees T1 (Figure 2). In this case, vegetative growth occurred in two flushes for each level of pruning severity, but daughter GUs appeared mostly during the second flush for low pruning severity (n1) whereas they appeared mostly during the first flush for severe pruning (n3). For intermediate pruning severity (n2), daughter GUs appeared equally during the two flushes (Figure 2).

For moderately pruned trees (T2), vegetative growth also occurred in two flushes. Most of the daughter GUs burst during the first flush, independently of pruning severity (data not shown). For intensively pruned trees (T3), vegetative growth occurred in one flush, synchronized for the three levels of pruning severity (data not shown).

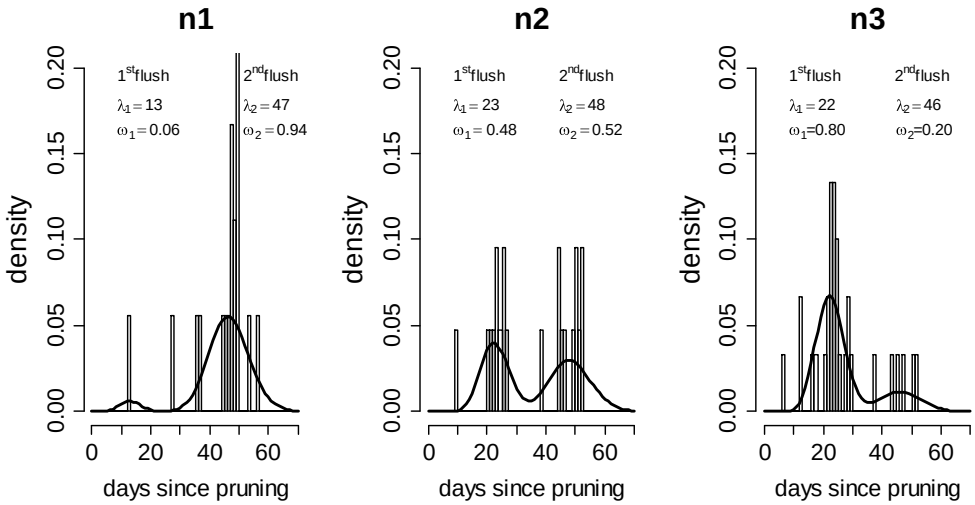


Figure 2: Distributions of the durations between pruning and burst of the first daughter growth unit of pruned growth units according to pruning severity of trees which were lightly pruned (T1). Distributions are fitted with a mixture of Poisson distributions with means λ_1 and λ_2 and weight of each distribution ω_1 and ω_2.

For unpruned terminal GUs, the more intensively pruned the trees were, the earlier vegetative burst occurred (Figure 3). There was a difference of five to six days in the average duration between pruning and burst of the first daughter GU between each level of pruning intensity.

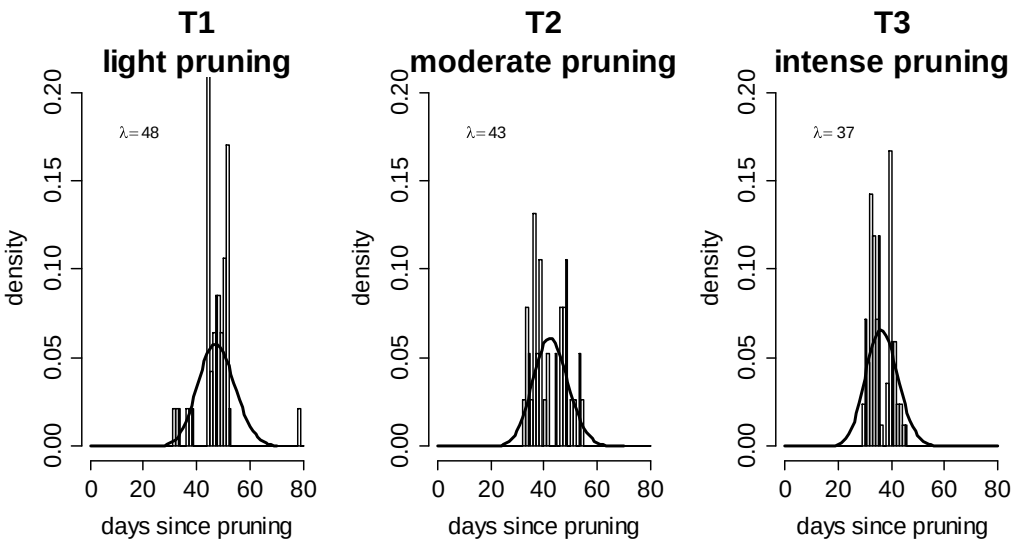


Figure 22: Distributions of the durations between pruning and burst of the first daughter GU of unpruned GUs according to pruning intensity. Distributions are fitted with a Poisson distribution with mean λ.

When comparing the dynamics of vegetative growth for pruned and unpruned GUs (Figures 1,2,3), we can notice that on trees with light pruning (T1), vegetative growth on unpruned terminal GUs occurred at the same time than the second period of vegetative growth on pruned GUs (Figures 2,3). On trees with moderate pruning (T2), vegetative growth of unpruned terminal GUs occurred between the two flushes of vegetative

growth on pruned GUs (Figures 1,3). On trees with intense pruning (T3), vegetative growth occurred about simultaneously on pruned and unpruned GUs (Figures 1,3).

DISCUSSION

Our results showed that pruning promoted vegetative growth, in terms of occurrence and intensity. The two factors studied, pruning severity and pruning intensity, had both effects which were identified. Pruning severity, which corresponds to the depth of pruning along the axis, had a positive effect on occurrence and intensity of vegetative growth, whereas pruning intensity, which represents the amount of fresh matter removed from the canopy, had only an effect on the occurrence of vegetative growth. Burst rate of pruned GUs was on average 0.58 when 0.14 kg of fresh matter per m^3 canopy (T1) was removed, and it reached 0.95 when 0.51 kg of fresh matter per m^3 canopy (T3) was removed.

The stimulation of burst of pruned GUs is generally explained by the removal of apical dominance when the apical bud is pruned, allowing the development of several lateral GUs (Singh et al., 2010;Fumey et al., 2011). Cline and Sadeski (2002) defined apical dominance as the repression of the burst of lateral buds by apical bud. According to these authors, it is probably controlled by auxin and gibberellins. However, other mechanisms are probably involved for unpruned terminal GUs whose burst is stimulated by pruning other GUs in the canopy since their apical bud is not removed.

Since the number of daughter GUs per bursting GU is affected by pruning severity and not by pruning intensity, we can assume that the number of lateral daughter GUs is related to local factors, likely available carbohydrate reserves. The more severely (= the deeper) the axis has been pruned, the larger the diameter of the remaining GU was at the pruning point (data not shown). One hypothesis could be that a larger diameter at the pruning point allowed a larger local capacity of storage for carbohydrate reserves, which could be favorable to the development of new GUs. The tree could also compensate locally the loss of fresh matter removed by pruning by stimulating vegetative growth. The more severely the axis has been pruned, the more important was locally stimulated vegetative growth. Further research is needed to identify the mechanisms involved in the positive effect of pruning severity on the number of daughter GUs.

Pruning intensity had a global effect on the canopy because burst rate of pruned and unpruned GUs increased with the amount of fresh matter removed. The stimulation of burst of unpruned GUs shows that the response of mango tree to pruning was not only local. Fumey et al. (2011) also noticed a distant response of pruning in the apple tree, notably a significant increase of proleptic branching on the main stem after heading or thinning cuts of laterals. Niklas (2005) showed a scaling relationship between below- and above-ground plant biomass. The balance between canopy and roots is broken by pruning and our results suggest that the tree probably tends to produce new above-ground biomass to recover this balance.

Pruning had also an effect on temporality of vegetative growth. The more intensely trees have been pruned, the more synchronized was vegetative growth into a single flush. By removing 0.51 kg of fresh matter per m^3 canopy, vegetative growth of pruned and unpruned GUs was synchronized in one flush. On the contrary, less intensely pruned

Rapport-Gratuit.com

trees displayed a vegetative growth dynamics in two flushes, due to different dynamics generated by the levels of pruning severity and by pruned and unpruned GUs. Mango trees are characterized by phenological asynchronisms within and between trees (Sakai, 2001; Dambreville et al., 2013), and a certain level of pruning intensity appears as a way to synchronize vegetative growth.

CONCLUSIONS

This study showed that pruning intensity and severity had different effects on vegetative growth triggered by pruning. Pruning intensity had a global effect by stimulating burst rate of pruned and unpruned GUs, whereas pruning severity had a more local effect, by increasing the intensity of vegetative growth of the pruned GUs. The effects of pruning intensity and severity have been identified, but the underlying processes are still unknown. The next step would be to determine the impact of pruning intensity and severity on subsequent flowering, fruiting and yield. The results will be integrated in a model of mango fruit yield and quality development at the tree scale (Boudon et al., 2017). The model will be used to address production issues such as fruit yield and canopy management.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to thank Muriel Sinatamby, Olivier Ferrere, Doralice Jessu, Gilles Maillot and Bruno Maillot for their assistance during field work and Pierre Fernique for advices in statistics. This work has been carried out as part of the Cirad DPP COSAQ agronomical research program (activity 2015-2018) funded by a grant from European Community (FEDER working program), the Regional Council of Réunion Island and CIRAD, and as part of the ECOVERGER project. This last action is led by the Ministry for Agriculture and Food and the Ministry for an Ecological and Solidary Transition, with the financial support of the French Biodiversity Agency on “Resistance and Pesticides” research call, with the fees for diffuse pollution coming from the Ecophyto plan.

Literature cited

Asrey, R., Patel, V.B., Barman, K., and Pal, R.K. (2013). Pruning affects fruit yield and postharvest quality in mango (Mangifera indicaL.) cv. Amrapali. Fruits *68*, 367-380 https://doi.org/10.1051/fruits/2013082

Avilán, L., Martínez, G., Marín, R.C., Rodríquez, M., Ruíz, J,. and Escalante, H. (2003). Square and pyramidal pruning effects on mango production. Agron. Trop. *53*, 239–257.

Boudon, F., Persello, S., Jestin, A., Briand, A.S., Fernique, P., Guédon, Y., Léchaudel, M., Grechi, I., and Normand, F. (2017). An FSPM approach for modeling fruit yield and quality in mango trees. EEE International Conference on Functional-Structural Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (FSPMA 2016), Nov 2016, Qingdao, China. http://fspma2016.csp.escience.cn/dct/page/

Cline, M.G., and Sadeski, K. (2002). Is auxin the repressor signal of branch growth in apical control? Am. J. Bot *89*, 1764-1771 https://doi.org/10.3732/ajb.89.11.1764

Capelli, M., Lauri, P-É., and Normand, F. (2016). Deciphering the costs of reproduction of mango – Vegetative growth matters. Front. Plant Sci. *7*(1531) https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01531

Dambreville, A., Lauri, P.-É., Trottier, C., Guédon, Y. and Normand, F., (2013). Deciphering structural and temporal interplays during the architectural development of mango trees. J. Exp. Bot. *64*, 2467–80 https://doi.org/10.1093/jxb/ert105

Davenport, T.L. (2006). Pruning strategies to maximize tropical mango production from the time of planting to restoration of old orchards. HortScience *41*, 544-548

Fumey, D., Lauri, P-É., Guédon, Y., Godin, C., and Costes, E. (2011). How young trees cope with removal of whole or parts of shoots: An analysis of local and distant responses to pruning in 1-year-old apple (Malus ×domestica; Rosaceae) trees. Am. J. Bot *98*, 1737-1751 https://doi.org/10.3732/ajb.1000231

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

Hothorn, T., Bretz, F., and Westfall, P. (2008). Simultaneous inference in general parametric models. Biom.J. *50*, 346-363

Leisch, F. (2004). FlexMix: A General Framework for Finite Mixture Models and Latent Class Regression in R. J. Stat. Softw. *11*, 1-18

Menzel, C.M., and Le Lagadec, M.D. (2017). Can the productivity of mango orchards be increased by using high-density plantings? Sci.Hortic. *219*, 222-263

Niklas, K.J. (2005). Modelling below- and above-ground biomass for non-woody and woody plants. Ann. Bot. *95, 315*-321 https://doi.org/10.1093/aob/mci028

Oosthuyse, S.A. (1994). Pruning of Sensation mango trees to maintain their size and effect on uniform and later flowering. South Afr. Mango Grow. Assoc. Yearb. *14*, 1–6.

Oosthuyse, S.A (1997). Tree size maintenance pruning of mango trees after harvest: is cropping negatively affected or not? South Afr. Mango Grow. Assoc. Yearb. *17*, 33–36.

R Development Core Team (2016). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. https://www.r-project.org/

Reddy, Y.T.N., and Kurian, R.M. (2011). Studies on rejuvenation of old, unproductive 'Alphonso' mango trees in orchards. J. Hortic. Sci. (India) *6*, 145–147.

Sakai, S. (2001). Phenological diversity in tropical forests. Population Ecol. *43*, 77–86.

Singh, S.K., Singh, S.K. and Sharma, R.R. (2010). Effects of pruning on the biochemical status of shoot buds in three mango (Mangifera indica L.) cultivars planted at high density. J. Hortic. Sci. Biotechnol. *85*, 483–490.

Uddin, M.S., Hossain, M.F., Islam, M.S., Hossain, M.M., and Uddin, M.S. (2014). Effect of post-harvest pruning on the control of tree size and yield of mango. Bull. Inst. Trop. Agro. *37*, 41-46 https://doi.org/10.11189/bita.37.41

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Annexe 5 : Architectural factors affect fruit set in mango: evidence and modelling.

Ces travaux ont été présentés au 30th International Horticultural Congress qui a eu lieu à Istanbul, en Turquie (2018). Il fera l'objet d'une publication dans *Acta Horticulturae*.

S. Persello[1,3], I. Grechi[1,3], F. Boudon[2,3] and F. Normand[1,3]

[1] CIRAD, UPR HortSys, 97455 Saint-Pierre, Réunion Island, France; [2] CIRAD, UMR AGAP & INRIA Virtual Plants team, 34095 Montpellier, France; [3] University of Montpellier, Montpellier, France

Abstract

Fruit set, the transition from the flower to the growing fruit, is an essential step for fruit production. This process can be affected by environmental factors and by endogenous factors at the tree scale. The identification of these factors is important to improve cultivation practices and increase fruit set and fruit production. In this study, we focused on the identification of architectural factors affecting fruit set, with the mango tree as a case study. The hypothesis is that topological, phenological and morphological characteristics of the flowering terminal growth unit affect its fruit set rate. Two datasets describing the vegetative and reproductive development of mango trees in two orchards during two and three years, respectively, were analyzed. Generalized linear models were used to test the effects of the characteristics of the terminal growth units on their fruit set rate. The effects of factors at a scale larger than the growth unit, such as the tree or the year were also tested. The date of burst of the terminal growth unit, i.e. its age at the time of flowering, its topological position, apical or lateral, and the number of inflorescences borne by the growth unit affected significantly its fruit set rate during most of the years. Fruit set rate was also affected by the year, by the orchard and by the previous year tree yield, suggesting that factors at the tree scale and environmental factors were involved in fruit set. These results are useful to design cultivation practices aiming to improve mango tree fruit set. They will be integrated in a model of mango fruit yield and quality at the tree scale to simulate more accurately fruit set and fruit production.

Keywords: flowering, growth unit, inflorescence, *Mangifera indica*, tree architecture, yield

INTRODUCTION

Fruit set is the transition from the flower to the growing fruit and corresponds to a succession of processes, among which pollination, ovule fertilization and early fruit development. For a flowering plant, fruit set rate is a main component of the reproductive success during a given year, and therefore a component of yield for cultivated plants. It is particularly true for fruit tree species, for which fruit set rate may vary widely among individuals, varieties, orchards and years (e.g., de Reffye et al., 1978;

Davenport, 2009). A better knowledge of factors affecting fruit set could be a way to improve cultivation practices in order to maximize fruit yield.

Factors affecting fruit set are exogenous and endogenous. Without detailing all the factors related to each individual process in fruit set, exogenous factors are mainly pollen availability, satisfactory pollination conditions (effective pollinators, wind) and weather conditions (temperature, rainfall). Endogenous factors are genetic, related to the reproductive system of the species and the level of self-compatibility of each individual, and physiological, involving hormones, carbohydrates and nutrients availability (e.g., Gómez-Cadenas et al., 2000; Bermejo et al., 2018). Architectural traits may also affect fruit set rate. For example, fruit set rate of mango flowering growth units depends on growth unit topology and basal diameter (Normand et al., 2009).

The identification of these factors is also important to integrate them in fruit tree models. Fruit tree models are scarce and related to temperate fruit trees like peach (L-Peach, Allen et al., 2005; Qualitree, Mirás-Avalos et al., 2011), apple (MAppleT, Costes et al., 2008) or almond (L-Almond, DeJong et al., 2017). They do not model explicitly fruit set, but consider an average fruit set rate or set a number of growing fruits after flowering. It is then assumed that fruit set is about constant among trees and years in standard cultivation conditions, or that it is not a limiting step for yield and the number of growing fruits is set by thinning practices. On the other hand, pollination, fertilization and fructification have been specifically modelled for fruit trees requiring cross-pollination, like the apple tree (Brain and Landsberg, 1981), the almond tree (DeGrandi-Hoffman et al., 1989) or the kiwi vine (Lescourret et al., 1998). As fruit set is variable in the mango tree and may be a limiting step for mango production (Davenport, 2009), it has to be considered in a model of mango tree.

The objective of the study was to identify factors affecting fruit set at different scales in the mango tree, and in particular architectural factors at the scale of the growth unit, in order to integrate their effects in a model of mango tree yield developed at this elementary growth unit scale (Boudon et al., 2017). Datasets used for this study enabled to evaluate as well the effects of tree, previous yield, orchard and year on fruit set. The results and the integration of fruit set in the model are discussed.

MATERIAL AND METHODS

Data were collected in two orchards located at the French Agricultural Research Centre for International Development (Cirad) research stations in Saint-Pierre, Réunion Island. Orchard 1 (21°18'S, 55°30'E, 285 m a.s.l.) and orchard 2 (21°19'S, 55°29'E, 155 m a.s.l.) were planted in 2001 and 2004, respectively, with mango trees grafted onto the polyembryonic rootstock 'Maison Rouge'. Orchard 1 was an evaluation plot for eight mango cultivars, including 'Cogshall'. Orchard 2 was planted with the single cultivar 'Cogshall' and did not receive any experiment during the first years after planting. Consequently, all the trees in each orchard were submitted to the same cultivation practices. Trees have not been pruned since planting so that they could express their natural vegetative and reproductive development. Data were recorded on the Floridian cultivar 'Cogshall' for which the model of mango yield and quality development is parameterized (Boudon et al., 2017).

In Réunion Island, vegetative growth occurs in mango trees from the end of flowering in August-September up to the end of the hot and rainy season in April. The most important period for vegetative growth is after harvest, from January to April. Vegetative growth is rhythmic and asynchronous within and between trees (Normand and Lauri, 2018). New growth units (GU), i.e. leafy axes stemming from a single bud, appear at different dates. They reach their final size in about 10-12 days and remain quiescent until they produce new GUs or inflorescences. Flowering occurs during winter, from July to September. Inflorescences appear in terminal position, on the most distal GUs of the tree architecture. Some inflorescences only produce fruits. The others become dry and fall.

In each orchard, vegetative growth, flowering and fruiting were recorded at the scale of the GU. In orchard 1, data were collected exhaustively (on all the terminal GUs) on three trees in 2004 and 2005, respectively the second and third production years. In orchard 2, data were collected on five trees in 2007, 2008 and 2009, respectively the first, second and third production years. Sixty terminal GUs were labelled on each of these five trees in June 2007 during vegetative rest before flowering. Flowering and fruiting were recorded on these GUs in 2007, and vegetative growth, flowering and fruiting were recorded on the descendants of these GUs in 2008 and 2009.

During the period of vegetative growth, the month of burst and the position (apical or lateral with respect to the previous GU) of each new GU were recorded. During the flowering period, the reproductive behavior of each terminal GU was recorded: number (including 0 if flowering did not occur) and date of burst of inflorescences. One month before harvest, when natural fruit drop has ceased, the number of fruits per terminal GU was counted. At harvest, the number of fruits per tree and their mass were recorded.

Since mango inflorescences are composed by several hundreds of flowers and since the terminal GU is an entity whose characteristics affect fruiting (Normand et al., 2009), fruit set was considered at the scale of the terminal GU and not at the scale of the individual flower. Fruit set rate was considered as the ratio between the number of terminal GUs bearing at least one fruit and the number of flowering terminal GUs. Basic data followed a binary distribution (presence/absence of fruit per flowering terminal GU). Generalized linear models (GLM) with a binomial distribution were used to test the effects of factors on this response variable. The tested factors were the orchard, the year, the production year, the tree, tree fruit yield during the previous year, and architectural factors related to the terminal GU (position, burst month, number of inflorescences). Each factor was tested individually. Because of the large sample size (> 200 GUs), the significance level was set at P=0.01. Statistical analyses were carried out with the R software (R Core Team, 2015).

RESULTS

Fruit set rate (Pfru) varied significantly (P<0.001) between orchards, between production years and between years. It was on average higher in orchard 1 (Pfru=0.302) than in orchard 2 (Pfru=0.187), and it decreased as production year increased (Pfru=0.341; 0.253; 0.227 for the first, second and third production years, respectively). It varied among years between 0.137 in 2008 and 0.396 in 2004 (Table 1).

Table 1. Number of terminal flowering growth units sampled on the studied 'Cogshall' mango trees (Nb GUs) and average fruit set rate (Pfru) for each year. The orchard and the production year (Prod. year) are indicated.

	2004	2005	2007	2008	2009
Orchard	1	1	2	2	2
Prod. year	2	3	1	2	3
Nb GUs	570	1230	214	701	1003
Pfru	0.396	0.259	0.341	0.137	0.188

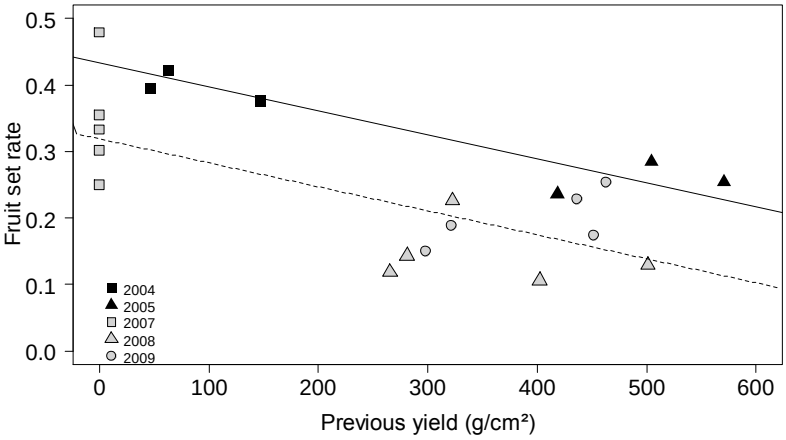


Figure 1. Relationship between fruit set rate at the tree scale and fruit yield during the previous year during five years with data recorded in two orchards (orchard 1: black characters, orchard 2: grey characters). The linear adjustments with a common slope and different y-intercepts for the two orchards are represented (analysis of covariance model).

Fruit set rate variability among years was partly explained by the orchard and by fruit yield during the previous year (Figure 1). Fruit set rate was linearly and negatively related to fruit yield during the previous year ($P<0.001$). The slope of the relationship was similar for the two orchards, and the y-intercept was higher for orchard 1 (analysis of covariance, $P=0.67$ for the slope, $P=0.002$ for the y-intercept).

For a given year, fruit set rate did not vary significantly among trees. Consequently, the effects of architectural factors on fruit set rate were tested for each year with pooled data of the different trees. The results are presented in Table 2.

Table 2. P-values of the generalized linear models testing the individual effect of growth unit (GU) position, burst date or number of inflorescences on GU fruit set rate for 'Cogshall' mango trees during five years. GU burst dates are not available in 2007 (NA). Significant P-values ($P<0.01$) are in bold.

Factors	2004	2005	2007	2008	2009
GU Position	**< 0.001**	0.06	0.08	**0.009**	0.014
GU Burst date	**< 0.001**	0.13	NA	**0.003**	0.76
GU Nb inflo	**< 0.001**	0.07	0.08	**< 0.001**	**< 0.001**

Each year, fruit set rate was higher on apical GUs than on lateral GUs, but the difference was significant in 2004 and 2008 only (Figure 2). Fruit set rate was 2.2 times and 1.6 times higher on apical GUs in 2004 and 2008, respectively.

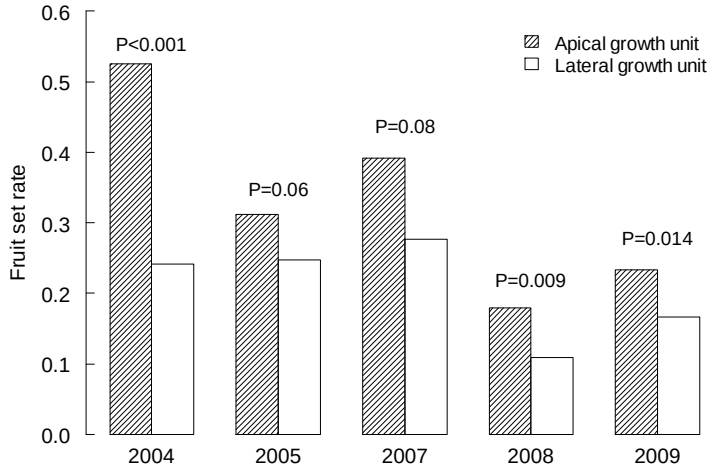


Figure 2. Effect of the terminal flowering growth unit position, apical or lateral, on the growth unit fruit set rate during five years (significant effect if P<0.01).

Fruit set rate increased with the number of inflorescences borne by terminal GUs (Figure 3). The relationship was significant (Table 2) and about linear during years when the range of number of inflorescences per GU was large (2004, 2008, 2009). In 2005 and 2007, the distribution of number of inflorescences per GU was strongly unbalanced (96.9% and 77.1% of terminal GUs bore only one inflorescence, respectively). But during these two years, fruit set rate was significantly lower (P<0.001) on GUs bearing one inflorescence, compared to those bearing two or more inflorescences.

The relationship between fruit set rate and the number of inflorescences was independent of GU position (analysis of covariance, P>0.11), except in 2004. During this year, fruit set rate was significantly higher on apical GUs than on lateral GUs only in the case of GUs bearing one inflorescence.

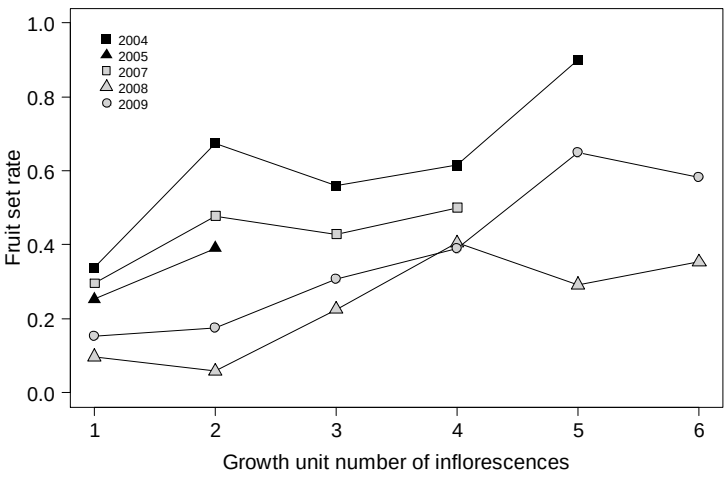


Figure 3. Relationships between fruit set rate and the number of inflorescences borne by terminal growth units during five years.

GU position strongly affected the number of inflorescences borne by GU (GLM with a Poisson distribution, P<0.001). A larger proportion of apical GUs (32.3%) bore more than one inflorescence compared to lateral GUs (6.0%). And the proportion of GUs with a large number of inflorescences was higher for apical GUs than for lateral GUs: 9.5% and 0.4%, respectively, of apical and lateral GUs bore five inflorescences and more. Consequently, the average number of inflorescences was higher on apical GUs (1.87 inflorescences on average) than on lateral GUs (1.11 inflorescences on average). The difference was however not significant in 2007, when lateral GUs bore more inflorescences than during the other years.

To simplify the results, GU burst months have been gathered into three periods, May-August, corresponding to vegetative rest and then flowering, September-December, when fruit growth occurs, and January-April, the main period of vegetative growth on the trees. Fruit set rate was in general higher for GUs that burst during the last period, with a significant increase in 2004 and 2008 (Figure 4).

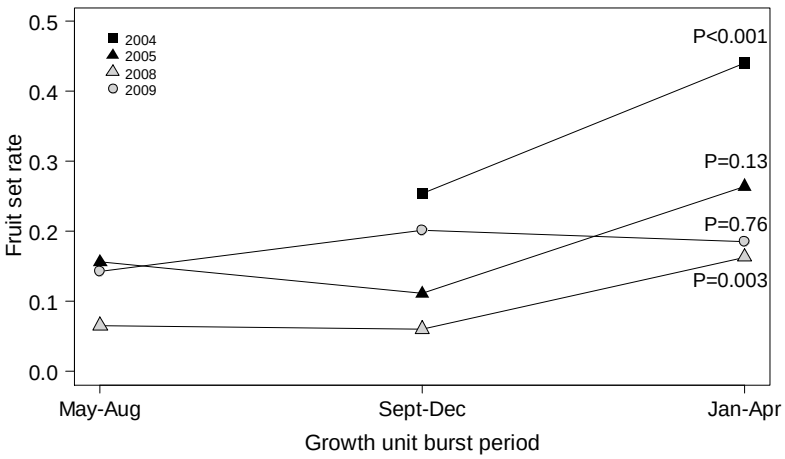


Figure 4. Effect of the period during which bursts a terminal flowering growth unit on its fruit set rate (significant effect if P<0.01).

DISCUSSION

Fruit set is affected by tree and environmental factors

Fruit set rate appeared highly variable at different scales in the mango tree: the terminal GU (Figures 2, 3, 4), the tree (Figure 1), the orchard (Figure 1) or the year (Table 1). The variability observed at the three latter scales, in particular the almost three times higher fruit set rate during 2004 in orchard 1 compared to 2008 in orchard 2, supports the idea that fruit set is a main component of mango yield (Davenport, 2009).

Fruit set rate variability between years could be decomposed into variability between the two orchards and variability between years for each orchard (Figure 1). Fruit set rate at the tree scale was linearly and negatively related to yield during the previous year, and this latter factor partly explained fruit set rate variability between years. This negative effect of fruit yield during the previous year could be a direct effect, due to non-restored carbohydrates levels even several months after high fruit yield (Capelli, 2017). This suggested that carbohydrates availability plays a role in mango fruit set. This role could be supported by the observed decreasing fruit set rate with increasing production years. This effect could also be indirect because fruit production leads mostly to lateral terminal GUs before flowering (Dambreville et al., 2013; Capelli et al., 2016), for which fruit set rate is lower (Figure 2). This indirect effect was supported by the higher proportion of terminal apical flowering GUs in 2004 (54.4%) and 2007 (56.1%), after a year with low or no fruit yield, as compared to those observed in 2005 (16.4%) and in 2008 (39.8%) and 2009 (32.1%) after a year with high fruit yield.

The orchard effect did not only affect the average fruit set rate in each orchard, but it also affected the linear relationship between fruit set rate and fruit yield during the previous year. Two hypotheses could be considered for the higher fruit set rates observed in orchard 1. The most likely is that orchard 1 was an evaluation plot with eight cultivars, enabling an effective cross-pollination. Complete or partial self-incompatibility has been reported in mango cultivars (Davenport, 2009) and fruit set is expected to be higher in an orchard mixing several cultivars (e.g., orchard 1) than in an orchard with only one cultivar (e.g., orchard 2). Assuming this hypothesis is true, 'Cogshall' appears as a partially self-incompatible cultivar, and higher fruit set and yield could be achieved by mixing cultivars in a single orchard. The second hypothesis is related to climate. It was however less likely since temperature was cooler during flowering in orchard 1 because of its higher elevation compared to orchard 2, and cool temperatures reduce pollen viability (Issarakraisila and Considine, 1994). Weather data analysis should be carried out to test this hypothesis.

Fruit set is affected by architectural factors

The position, the burst date and the number of inflorescences of the terminal flowering GU affected its fruit set rate (Table 2). The results at the GU scale were all the more convincing that they were consistent across most orchard and year conditions, which themselves affected fruit set at a higher scale. On the other hand, fruit set variability among years could be partly explained by architectural factors (see above).

The effect of GU position on fruit set was evidenced by Normand et al. (2009). They showed a linear and positive relationship between fruit set rate and GU basal diameter, which was independent of GU position, and differences in basal diameter between apical and lateral GUs explained the effect of GU position on fruit set rate.

Our results suggested the same scenario with the number of inflorescences. The positive relationship between fruit set rate and the number of inflorescences was independent of GU position, indicating that for a given number of inflorescences, fruit set rate was similar on apical and lateral GUs. Apical GUs bore on average more inflorescences (Dambreville et al., 2013; our results), and their higher fruit set rate was likely related to their larger number of inflorescences. The effect of GU position seemed therefore more related to the number of inflorescences of terminal GUs than to their position itself.

The number of inflorescences was the most significant factor in our study. Positive and about linear relationships were evidenced during three years among five (Figure 3). More adapted sampling procedure should be used to test if these relationships are found each year. Several hypotheses must be investigated to understand this regular increase in fruit set with increasing number of inflorescences per GU: more individual flowers per GU, modified balance between hermaphrodite and male flowers, global reproductive ability of the GU.

The burst date of a terminal GU affects its probability of flowering in mango (Davenport, 2009; Dambreville et al., 2013). This study showed that it also affects fruit set rate, although the burst date effect was not always significant. GUs appeared during the period of vegetative growth after harvest have on average a higher fruit set rate than GUs appeared earlier. This strengthens the role of vegetative growth phenology in yield development in the mango tree.

Modelling fruit set

Fruit set rate was affected by architectural traits, including topology, morphology and phenology, of the mango terminal GU, and by factors at larger structural (tree, orchard) and temporal (year) scales. As suggested above, the effects of these latter factors could be related to the variability among trees or years in the architectural characteristics of the flowering terminal GUs, caused by the strong interplays between vegetative growth and reproduction (Normand and Lauri, 2018). Modelling fruit set at the scale of the terminal GU and integrating the effects of architectural factors appears therefore relevant.

The model of mango yield and quality development (Boudon et al., 2017) simulates the vegetative and reproductive development of a mango canopy at the GU scale on the basis of the structural and temporal traits of each GU. During a growing cycle, vegetative development is simulated first (date, number and location of new GUs) leading to a population of terminal GUs during vegetative rest with specific architectural traits. Occurrence, number of inflorescences and date of inflorescence burst are then simulated according to these terminal GU traits. Vegetative and flowering traits could then be used to model fruit set at the GU scale according to our results. The next step is to identify the

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

factors affecting the number of fruits per fruiting GU and model this variable in order to simulate the number of fruits per tree.

The model is partly based on the interactions between vegetative growth and reproduction and is able to simulate successive growing cycles on a tree. It could then simulate changes in vegetative growth intensity and phenology, and in terminal GUs traits, caused by fruit production during the previous growing cycle. However, its ability to reproduce the negative relationship between fruit set rate at the tree scale and fruit yield during the previous year must be investigated.

Modelling fruit set on the basis of architectural factors is relevant and may account for several indirect, endogenous effects. But it is probably not sufficient since our results suggest that environmental factors, such as the presence of other cultivars in the orchard, might affect fruit set. Further investigations are needed to better understand and integrate these factors in the model.

Acknowledgements

The authors would like to thank Doralice Veillant for her assistance during fieldwork. This work was carried out as part of the Cirad DPP COSAQ agronomical research program (activities 2015-2018) funded by a grant from European Union (ERDF) and the Conseil Régional de La Réunion.

Literature cited

Allen, M.T., Prusinkiewicz, P., and DeJong, T.M. (2005) Using L-systems for modeling source–sink interactions, architecture and physiology of growing trees: the L-PEACH model. New Phytol. *166*, 869–880 http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01348.x

Bermejo, A., Granero, B., Mesejo, C., Reig, C., Tejedo, V., Agustí, M., Primo‐Millo, E., and Iglesias, D.J. (2018). Auxin and gibberellin interact in citrus fruit set. J. Plant Growth Regul. *37*, 491–501 http://dx.doi.org/10.1007/s00344-017-9748-9

Boudon, F., Jestin, A., Briand, A.-S., Fernique, P., Lauri, P.-É., Dambreville, A., Guédon, Y., Grechi, I., and Normand, F. (2017). The role of structural and temporal factors in the architectural development of the mango tree: evidences from simulation. Acta Hortic. *1160*, 83-90 https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2017.1160.12

Brain, P., and Landsberg, P.P. (1981). Pollination, initial fruit set and fruit drop in apples: analysis using mathematical models. J. Hortic. Sci. *56*, 41-54.

Capelli, M., Lauri, P.-É., and Normand, F. (2016). Deciphering the costs of reproduction in mango – Vegetative growth matters. Frontiers in Plant Science *7*,1531 http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2016.01531

Capelli, M. (2017). Décrypter l'irrégularité de production des fruitiers tropicaux via l'analyse des coûts de la reproduction. Le cas du manguier (*Mangifera indica* L.). PhD dissertation, University of Montpellier, France.

Costes, E., Smith, C., Renton, M., Guédon, Y., Prusinkiewicz, P., and Godin C. (2008). MAppleT: simulation of apple tree development using mixed stochastic and biomechanical models. Funct. Plant. Biol. *35*, 936-950. http://dx.doi.org/10.1071/FP08081

Dambreville, A., Lauri, P.-É., Trottier, C., Guédon, Y., and Normand, F. (2013). Deciphering structural and temporal interplays during the architectural development of mango trees. J. Exp. Bot. *64*, 2467-2480 http://dx.doi.org/10.1093/jxb/ert105

Davenport, T.L. (2009). Reproductive physiology. In The Mango, Botany, Production and Uses, 2nd edn, R.E. Litz, ed. (Seattle,WA, USA: CAB International), p.97-169.

DeGrandi-Hoffman, G., Roth, S.A., and Loper, G.M. (1989). ALMOPOL: A cross-pollination and nut set simulation model for almond. J. Am. Soc. Hortic. Sci. *114*, 170-176.

DeJong, T.M., Da Silva, D., Negron, C., Cieslak, M., and Prusinkiewicz, P. (2017). The L-ALMOND model: a functional-structural virtual tree model of almond tree architectural growth, carbohydrate dynamics over multiple years. Acta Hortic. *1160*, 43-50 https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2017.1160.7

Gómez-Cadenas, A., Mehouachi, J., Tadeo, F.R., Primo-Millo E., and Talon M. (2000). Hormonal regulation of fruitlet abscission induced by carbohydrate shortage in citrus. Planta *210*, 636-643 https://doi.org/10.1007/s004250050054

Issarakraisila, M., and Considine, J.A. (1994). Effects of temperature on pollen viability in mango cv. 'Kensington'. Ann. Bot. *73*, 231-240.

Lescourret, F., Habib, R., Génard, M., Agostini, D., and Chadœuf, J. (1998). Pollination and fruit growth models for studying the management of kiwifruit orchards. I. Models description. Agric. Syst. *56*, 67-89.

Mirás-Avalos, J.M., Egea, G., Nicolás, E., Génard, M., Vercambre, G., Moitrier, N., Valsesia, P., González-Real, M.M., Bussi, C., and Lescourret, F. (2011). QualiTree, a virtual fruit tree to study the management of fruit quality. II. Parameterisation for peach, analysis of growth-related processes and agronomic scenarios. Trees Struct. Funct. *25*, 785-799 http://dx.doi.org/ 10.1007/s00468-011-0555-9

Normand, F., Pambo Bello, A.K., Trottier, C., and Lauri, P.-É. (2009). Is axis position within tree architecture a determinant of axis morphology, branching, flowering and fruiting? An essay in mango. Ann. Bot. *103*, 1325-1336 http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcp079

Normand, F., and Lauri, P.-É. (2018). Advances in understanding mango tree growth and canopy development. In Achieving sustainable cultivation of mangoes, V. Galan Sauco, and P. Lu, eds. (Cambridge, UK: Burleigh Dodds Science Publishing), p.87-119.

R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria https://www.R-project.org/

de Reffye, P., Parvais, J.P., Mossu, G., and Lucas, P. (1978). Influence des aléas de la pollinisation sur les rendements du cacaoyer. Modèle mathématique et simulation. Café Cacao Thé *22*, 251-274.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Annexe 6 : An FSPM approach for modeling fruit yield and quality in mango trees

Ces travaux ont été présentés lors du FSPMA qui a eu lieu à Qingdao en Chine (2016).

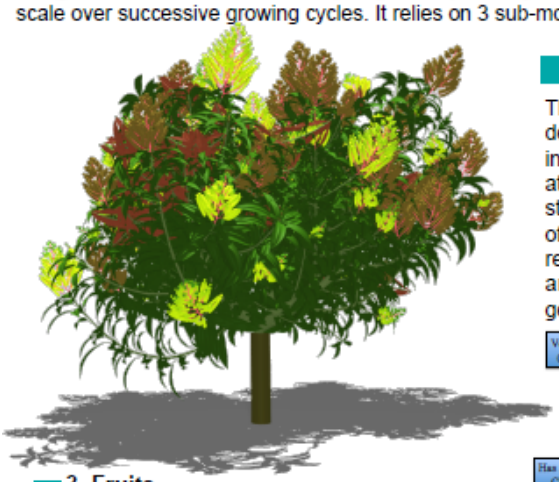
An FSPM approach for modeling fruit yield and quality in mango trees

F. Boudon[1], S. Persello[2], A. Jestin[2], A.-S. Briand[2], P. Fernique[1], Y. Guédon[1], M. Léchaudel[2], I. Grechi[2], F. Normand[2]

[1] CIRAD, UMR AGAP & Inria Virtual Plants team, 34095 Montpellier Cedex 5, France
[2] CIRAD, UPR HortSys, 97455 Saint-Pierre, La Réunion, France
frederic.boudon@cirad.fr; frederic.normand@cirad.fr

FSPMA 2016
7 - 11 November, 2016
Qingdao, China

We developed an integrative model synthesizing the knowledge acquired on the vegetative and reproductive development of mango tree architecture and fruit quality built-up. Its objective was to simulate yield and fruit quality of mango trees at the tree scale over successive growing cycles. It relies on 3 sub-models.



1. Tree architecture

The appearance of the growth units (GU) and inflorescences was decomposed into elementary events describing the occurrence, the intensity and the timing of vegetative and reproductive development at the growth unit scale (Fig. 1). These events are affected by structural and temporal architectural factors (position and burst date of the mother growth unit and position and nature (quiescent or reproductive) of the terminal growth unit during the previous cycle) and the corresponding probabilities were estimated using generalized linear models.

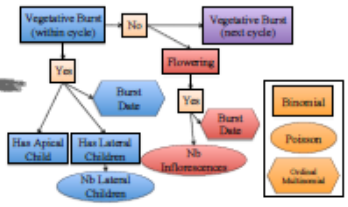


Fig. 1: The different developmental processes simulated using GLM.

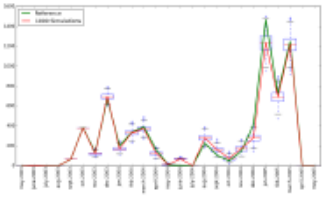


Fig. 2: The demography of the simulated growth unit population.

2. GU and inflorescences

Daily growth and development of growth units (GU) and inflorescences were modelled using empirical size distributions and thermal time. Structural factors such as the position of the growth unit and its mother affect the morphology of the growth units.

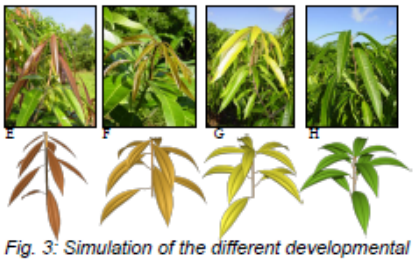


Fig. 3: Simulation of the different developmental stages of a GU with changes in leaf morphological traits (colour, orientation, size)

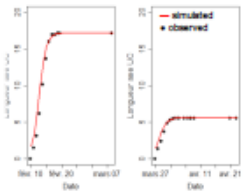


Fig. 4: Example of simulated extensions of GU axis length

3. Fruits

Fruit growth and quality are simulated by the process-based ecophysiological model [1,2]. It takes into account the effects of the environment and considers carbon- (i.e., leaf photosynthesis, mobilization/storage of reserves, respiration, demand for growth and carbon allocation) and water-related (i.e., water flows driven by stem and fruit water potentials and fruit transpiration) processes occurring at the branch level during fruit growth.

Tree	Cycle	Simulated yield (kg)	Measured yield (kg)
B10	3	10.7 ± 0.4	12.1
B10	4	39.6 ± 0.8	34.5
B12	3	5.5 ± 0.3	5.3
B12	4	47.3 ± 1.2	42
F2	3	5.4 ± 0.6	6
F2	4	50.2 ± 1.1	41

Fig. 5: Simulated versus measured fruit yield on fixed architecture with stochastic GU growth and development.

Conclusion

Simulation gives an integrative view of the dynamics of the population of growth units, inflorescences and fruits at the tree scale during a growing cycle. The model enables to investigate the variability of fruit quality within the tree, considering the different architectural context of each fruits. The next step is to include the effects of cultural practices, in particular pruning, on the mango tree development and reproduction.

cirad
LA RECHERCHE AGRONOMIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT

[1] Léchaudel et al., 2005. Modeling effects of weather and source-sink relationships on mango fruit growth. Tree Physiology 25,583-597.
[2] Léchaudel et al., 2007. An analysis of elastic and plastic fruit growth of mango in response to various assimilate supplies. Tree Physiology 27(2), 219-230.

Résumé
La taille est une pratique culturale courante en arboriculture. Pourtant ses effets sur le rendement sont variables et peu prévisibles. Dans cette thèse, nous proposons d'étudier les effets de la taille sur la croissance végétative et la reproduction du manguier (*Mangifera indica* L.), à l'échelle de l'axe et de l'arbre, afin de mieux comprendre comment s'élabore le rendement suite à la taille. La taille a été caractérisée par deux facteurs : l'intensité de taille, définie à l'échelle de l'arbre comme la quantité de biomasse retirée par volume de canopée, et la sévérité de taille, définie à l'échelle de l'axe comme la profondeur de taille le long de l'axe. A l'échelle de l'axe, l'intensité et la sévérité de taille ont eu des effets sur l'occurrence, l'intensité et la dynamique de la croissance végétative. Nous avons aussi mis en évidence un rôle important du diamètre de l'axe taillé sur l'occurrence et l'intensité de la croissance végétative. La croissance végétative qui résulte de la taille a conduit à l'apparition de nouvelles populations d'axes dont les proportions dépendent de l'intensité de taille des arbres. La floraison de ces différentes populations d'axes diffère en termes d'occurrence, d'intensité et de dynamique et est affectée négativement par l'intensité et la sévérité de taille. A l'échelle de l'arbre, les rendements ont eu tendance à être plus faibles sur les arbres modérément et intensément taillés du fait d'une diminution du taux de floraison et/ou du poids moyen des fruits. Les arbres faiblement taillés ont eu des rendements similaires à ceux des arbres non taillés. Les effets de la taille sur la croissance végétative, aux niveaux structurel et temporel, ont été intégrés dans un modèle structure-fonction d'élaboration du rendement et de la qualité de la mangue, afin de caractériser les effets de la taille à l'échelle plus globale de l'arbre. Ce modèle nous a montré que le nombre d'axes et la surface foliaire retirés au moment de la taille sont largement compensés par la stimulation de la croissance végétative qui a suivi. L'intégration des effets de la taille sur la reproduction dans le modèle permettra de concevoir des itinéraires techniques intégrant les pratiques de taille afin de répondre aux problèmes agronomiques rencontrés sur le manguier, tels que les asynchronismes ou les irrégularités de production.

Mots clés : architecture des plantes, croissance végétative, reproduction, phénologie, pratique culturale, modèle structure-fonction

Summary
Pruning is a common practice in tree fruit crops. However, its effects on the yield are variable and hardly predictable. In this thesis, we propose to study the effects of pruning on vegetative growth and reproduction for the mango tree (Mangifera indica L.), at the axis and at the tree scales, in order to better understand how fruit yield built-up following pruning. Pruning was characterized by two factors: pruning intensity, defined at the tree scale as the amount of fresh biomass removed per unit volume of canopy, and pruning severity, defined at the axis scale as the depth of pruning along the axis. At the axis scale, pruning intensity and severity had an effect on the occurrence, intensity and dynamics of vegetative growth. We also highlighted a major role of the diameter of the pruned axis on the occurrence and intensity of vegetative growth. The vegetative growth which results from pruning led to the emergence of new populations of axes whose proportions depend on pruning intensity. Flowering of these different populations of axes differ in terms of occurrence, intensity and dynamics and was affected negatively by pruning intensity and severity. At the tree scale, yields tended to be lower on moderately and intensively pruned trees as a result of a decrease of flowering rate and/or average weight of fruits. Lightly pruned trees had similar yields compared to unpruned trees. The effects of pruning on the vegetative growth, at the structural and temporal levels, were integrated in a functional-structural model of fruit yield and quality built-up. The model has shown that the number of axes and the leaf area removed at the pruning time were widely compensated by the vegetative growth stimulation that followed. The integration of the effects of pruning on reproduction will allow developing crop management techniques integrating pruning techniques in order to respond to agronomic issues related to mango tree as asynchronisms and irregular bearing.

Keywords: plant architecture, vegetative growth, reproduction, phenology, horticultural practices, functional-structural model