HAL
open science

Modélisation dynamique des interactions plante-environnement : application à l'étude des interactions entre les relations sources-puits et les processus de développement chez la vigne

Benoît Pallas

To cite this version:

Benoît Pallas. Modélisation dynamique des interactions plante-environnement : application à l'étude des interactions entre les relations sources-puits et les processus de développement chez la vigne. Sciences agricoles. Ecole Centrale Paris, 2009. Français. NNT : 2009ECAP0027 . tel-00448756v2

HAL Id: tel-00448756

https://theses.hal.science/tel-00448756v2

Submitted on 4 Feb 2010

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

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

Numéro d'ordre : 2009 ECAP 0027

ÉCOLE CENTRALE DES ARTS
ET MANUFACTURES
« ÉCOLE CENTRALE PARIS »

THÈSE

présentée par

Benoît PALLAS

pour l'obtention du

GRADE DE DOCTEUR

Spécialité : Sciences de l'Ingénieur

Laboratoire d'accueil : Laboratoire MAS (Mathématiques appliquées aux systèmes).

Modélisation dynamique des interactions plante-environnement. Application à l'étude des interactions entre les relations sources-puits et les processus de développement chez la vigne.

Date de soutenance : 22 Septembre 2009

devant un jury composé de :

M. Paul-Henry	COURNEDE	Examinateur
M. Michael	DINGKUHN	Rapporteur
M. Eric	GARNIER	Examinateur
M. François	HOULLIER	Rapporteur
M. Jérémie	LECOEUR	Directeur de Thèse
M. Philippe	DE REFFYE	Directeur de Thèse
M. Philippe	VIVIN	Examinateur

Numéro d'ordre : 2009 ECAP 0027

ÉCOLE CENTRALE DES ARTS
ET MANUFACTURES
« ÉCOLE CENTRALE PARIS »

THÈSE

présentée par

Benoît PALLAS

pour l'obtention du

GRADE DE DOCTEUR

Spécialité : Sciences de l'Ingénieur

Laboratoire d'accueil : Laboratoire MAS (Mathématiques appliquées aux systèmes).

Modélisation dynamique des interactions plante-environnement. Application à l'étude des interactions entre les relations sources-puits et les processus de développement chez la vigne.

Date de soutenance : 22 Septembre 2009

devant un jury composé de :

M. Paul-Henry	COURNEDE	Examinateur
M. Michael	DINGKUHN	Rapporteur
M. Eric	GARNIER	Examinateur
M. François	HOULLIER	Rapporteur
M. Jérémie	LECOEUR	Directeur de Thèse
M. Philippe	DE REFFYE	Directeur de Thèse
M. Philippe	VIVIN	Examinateur

A mon grand-père

A mes parents

REMERCIEMENTS

Il est de tradition de commencer les premières lignes des manuscrits de thèse en remerciant tous les gens qui ont contribué à l'aboutissement des ces trois années de travail. Je me plierai d'autant plus volontier à cet exercice que cette thèse n'aurait jamais pu être réalisée sans l'appui, l'aide, l'enthousiasme et le professionnalisme des gens qui m'ont entouré.

Mes premiers remerciements s'adressent à Philippe De Reffye, qui m'a fait l'honneur de diriger ce travail. Votre enthousiasme et votre passion pour la modélisation du développement des plantes ne peuvent être que communicatifs et vos explications sur le modèle GreenLab sont toujours très instructives et aident tant à progresser.

Paul-Henry, quel courage tu as dû avoir pour supporter mes élucubrations de biologiste et mes comportements parfois en marge…Tu m'as fait confiance, même si tu as dû te poser bon nombre de questions. Tu as su me recadrer quand il le fallait, et ce fut pour moi une expérience très positive qui m'a permis de me frotter à la modélisation dynamique du développement des plantes. J'espère que dans l'avenir nous continuerons à échanger et à travailler ensemble.

Jérémie, beaucoup de temps a passé depuis que j'ai tapé à ta porte un matin d'Octobre 2005 pour t'exposer mon souhait de faire une thèse alors que peu de choses ne m'y destinaient… Des discussions toujours éclairées, et tes conseils précieux m'ont fait aimer l'écophysiologie et la modélisation. Tu as toujours essayé de m'inculquer ta vision de la science, de la rigueur scientifique et de la patience. Ce que je te dois pour ce travail et pour mon projet professionnel n'est pas mesurable. J'espère que grâce à ces quelques lignes j'aurais pu dire toute la reconnaissance et tout le respect que je te dois.

Angélique, tout au long de ce travail et ce, jusqu'à la rédaction finale du manuscrit, j'ai toujours pu compter sur ta disponibilité et ta précision dans tes remarques. Heureusement que tu as été là au jour le jour, pour améliorer ce travail et le rendre, je l'espère, lisible.

Je tiens à remercier MM. Michael Dingkuhn et François Houllier de m'avoir fait l'honneur d'accepter d'être rapporteurs de ce travail. Merci également à MM. Eric Garnier et Philippe Vivin d'avoir dégagé un peu de leur temps pour évaluer mon travail et en discuter.

Dans cette thèse plus de 50 000 organes ont été mesurés, découpés et pesés ; et plus de 100 000 feuilles ont été comptées. Ce travail n'aurait pas été possible sans l'aide de tous ceux qui ont participé à ces expérimentations. Il y a ceux qui ne sont restés que quelques mois, mais qui ont tant fait dans les périodes chargées estivales pour que les expérimentations se poursuivent. J'espère tous les citer : Marina Ferrand, Dorothée Rablat, Baptiste

Astoury, Emire Tuce Sumer, David Merabet, Adeline Séguard et Audrey Dardou. Avec tous ce fut un plaisir de travailler. Merci aussi aux deux irréductibles qui sont restés pendant toute la durée de ma thèse, Jonathan Mineau et Hubert Mallié. Jonathan tu as su être là quand il fallait, et tu n'as jamais craqué devant l'ingratitude du travail. Hubert, tu as suivi toutes ces expérimentations, été comme hiver, sous les vitres de la serre, ou sous le soleil accablant des étés montpelliérains. Ta bonne humeur et tes discussions enflammées sur la vie publique de certains de nos dirigeants, mais aussi, ta capacité à tout noter pendant des heures, m'ont permis de tenir des journées entières à compter des feuilles. Merci encore !

Je tiens également à remercier Véronique Letort qui a essayé de m'apprendre toutes les finesses du modèle GreenLab. Merci aussi à toi Cédric, avec qui j'ai eu des moments d'échange fructueux autour de la croissance de la vigne. Sans toi ce « fameux » simulateur, dont on a tant parlé avant qu'il ne voit le jour, n'aurait pas existé. Je tiens aussi à rendre hommage à Masahiro Kawatha, qui m'a permis de vivre les joies de l'encadrement. Tu auras été un travailleur acharné et d'une méticulosité rare. J'espère qu'un jour on pourra partager de nouveau quelques sushi, et pourquoi pas à Nagano !

Il y a encore beaucoup de monde à remercier et j'espère ne pas en oublier… Eric Lebon, pour ta gentillesse et ton expertise sans faille du développement de la vigne ; Gaétan Louarn pour ton travail précédent qui m'a permis de démarrer le mien sur des bases solides ; Christian Pons, pour ta disponibilité dès qu'il s'agit de s'occuper du vignoble ; Bernard Poinso pour m'avoir sauvé deux expérimentations durant cet été 2008 où les effets conjoints des désherbants, des attaques répétées d'oidium et de mildiou avaient fortement mis en danger mes expérimentations ; Benoît Suard, qui après que je lui ai demandé quarante fois de changer les consignes de la serre en une semaine m'a finalement expliqué comment ça fonctionnait. J'adresserai aussi des remerciements spéciaux aux étudiants de première année de SupAgro, pour m'avoir permis de changer d'air en donnant des TP et pour avoir collecté sans protester (la plupart du temps…) des données très utiles pour ma thèse.

Des remerciements spéciaux doivent bien sûr être adressés à mes deux compagnons de bureau Sébastien et Cathy. Même quand les temps étaient assez durs, je savais qu'on pourrait toujours passer un bon moment ensemble. Malgré tout, je pense que mes allers - retours à Paris vous ont permis de souffler un petit peu.

Enfin, merci à mes parents et à mon frère qui m'ont toujours aidé et soutenu pour concrétiser ce travail. Une grande partie de ce travail est le résultat de votre investissement incessant au cours des longues années de mes études supérieures. Je finirai enfin par toi Marie. Tu as toujours su canaliser mon angoisse incessante, et me faire positiver quand les jours étaient longs et durs. Tu as été un fin limier de recherche d'erreurs et de fautes dans mon manuscrit. J'ai toujours su que je pouvais compter sur toi.

Liste des abréviations

ANOVA : analyse de la variance

RMSE : root mean square error

r^2 : coefficient de corrélation

Cve : coefficient de variation de l'erreur

PAR : photosynthetic active radiation

TT : thermal time

VPD : vapor presure deficit

FTSW : fraction of transpirable soil water

RUE : radiation use efficiency

SLA : specific leaf area

SLW : specific leaf weight

P0/P1/P2 : classification des phytomères du rameau de vigne

Q/D : rapport offre/demande dans le modèle GreenLab

Certaines parties du document sont rédigées en anglais. Ces parties correspondent à des articles scientifiques déjà publiés ou à des projets d'article. Dans chacun des chapitre de ce document un article a été intégré.

-Chapitre I : **Pallas B, Louarn G, Christophe A, Lebon E, Lecoeur J. 2008.** Influence of intra-shoot trophic competition on shoot development of two grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.). *Physiologia Plantarum* 134: 49-63.

-Chapitre II : **Pallas B, Christophe A, Cournède PH, Lecoeur J. 2009.** Using a mathematical model to evaluate the trophic and non-trophic determinants of axis development in grapevine. *Functional Plant Biology* 36: 156-170.

-Chapitre III : **Pallas B, Loi C, Christophe A, Cournède PH, Lecoeur J. 2009.** A stochatic growth model of grapevine development with full retroaction between environment, trophic competition and plant development. *International symposium on plant growth modeling, simulation, visualization and their application (PMA09)* sous presse.

-Chapitre IV : **Pallas B, Christophe A, Lecoeur J.** Are the common assimilate pool and the trophic relationships adequate to deal with the observed plasticity of grapevine development ? soumis à *Annals of Botany*.

Dans chacune de ces parties rédigées sous forme d'article scientifique la numérotation des figures et des tableaux est indépendante du reste du manuscrit et propre à chaque article.

TABLE DES MATIERES

Introduction générale…… 1

CHAPITRE I. Nécessité d'une approche intégrative du développement de la vigne…. 7

1 Contexte agronomique…… 9

1.1 Importance de l'architecture du couvert…… 9

1.2 Importance des rapports « sources - puits »…...……... 12

2 Développement de la vigne : analyse et modélisation……... 16

2.1 Développement potentiel…….…….. 16

2.2 Principaux facteurs affectant le développement de la plante…… 30

2.3 Diagnostic des connaissances – démarche…… 38

3 Influence de la compétition trophique sur le développement du rameau de vigne 40

Manuscrit 1 : Influence of intra-shoot trophic competition on shoot development of two grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.)……...…..… …… 42

CHAPITRE II. Utilisation et adaptation du modèle GreenLab pour quantifier l'évolution de la compétition trophique dans le rameau de vigne …… 57

1 Approches de modélisation des flux de biomasse dans les plantes……..…….. 60

1.1 Les différents types de modèles……. 60

1.2 Le modèle GreenLab appliqué à la vigne…….. 73

2 Utilisation d'un modèle mathématique pour évaluer les déterminants trophiques et non trophiques du développement du rameau de vigne…….. 93

Manuscrit 2 : Using a mathematical model to analyse the trophic and non-trophic determinants of axis development in grapevine……... 95

Annexes…… 110

CHAPITRE III. Développement d'un modèle intégrant des interactions entre le développement de la plante, la compétition trophique et l'environnement……. 113

1 Couplage d'un modèle de développement et d'un modèle d'allocation de biomasse. 116

1.1 Introduction et objectifs……. 116

1.2 Nouvelles règles implémentées dans le simulateur GreenLab-vigne ……... 118

2 Un modèle stochastique de croissance de la vigne comprenant des interactions entre l'environnement, la compétition trophique et le développement de la plante…... 122

Manuscrit 3 : A stochastic growth model of grapevine development with full interaction between environment, trophic competition and plant development …… 124

CHAPITRE IV. Discussion sur les hypothèses de modélisation et voies possibles d'amélioration…… 133

1 Introduction……..... 135

2 Le pool commun de biomasse et les relations trophiques entre les organes sont-ils pertinents pour rendre compte de la plasticité observée du développement de la vigne?…….. 137

Manuscrit 4 : Are the common assimilate pool and trophic relationships appropriate for dealing with the observed plasticity of grapevine development ?…… 140

3 Conclusions- propositions d'un nouveau formalisme…… 169

3.1 Répartition de la biomasse dans le système…….. 170

3.2 Morphogenèse « potentielle » et demande en biomasse….……... 172

3.3 Organogenèse des axes…….. 173

3.4 Morphogenèse « réelle » et croissance en biomasse des organes……. 174

3.5 Autres possibilités de formalismes…… 175

Conclusion générale……... 177

Bibliographie…….. 185

INTRODUCTION GENERALE

La vigne (*Vitis vinifera* L.) est une des espèces pérennes les plus cultivées. La superficie mondiale du vignoble est de 8 millions d'hectares, et ses produits, essentiellement le vin, le jus de raisin et le raisin de table sont consommés dans le monde entier. Le raisin de table et le raisin de cuve représentent, respectivement, 21% et 76% de la production totale de raisin. Les 75 millions de quintaux de raisins consommés par an dans le monde en font le deuxième fruit le plus consommé après les agrumes. Le vin et ses produits dérivés se placent en deuxième position des alcools les plus consommés dans le monde, après la bière, représentant un chiffre d'affaire annuel mondial de 106 milliards de dollars (sources : OIV[1], FAO[2]).

Les premières traces archéologiques de la culture de la vigne remontent à 7000 ans avant notre ère en Asie Mineure, alors que les premières traces de production de vin datent de 2000 ans avant notre ère. Au cours des siècles les pratiques viticoles (modes de conduite) et œnologiques (procédés de vinification) ont évolué en fonction des régions viticoles, des cépages, et des types de produits. Ainsi, encore aujourd'hui, plus de 5000 variétés de vigne sont cultivées. En France, plus de 400 appellations d'origines contrôlées coexistent, résultant de traditions et de pratiques culturales spécifiques à des régions parfois très limitées géographiquement. Ces appellations fournissent des vins réputés pour leur originalité, leur typicité et leur appartenance à une culture commune à chaque aire d'appellation. Depuis 1960, cette multitude de traditions vitivinicoles est concurrencée par l'apparition de nouvelles firmes agro-industrielles, qui utilisent des procédés de plus en plus normalisés pour répondre aux demandes de consommateurs désireux d'acheter des produits plus faciles d'accès.

En viticulture, l'objectif de production est double. Il s'agit de produire des fruits en quantité suffisante et répondant à des critères organoleptiques déterminés. Or, ces deux objectifs peuvent être antagonistes suivant les conditions de production. La production en masse est souvent synonyme d'un raisin de mauvaise qualité alors que l'excellence qualitative est souvent obtenue lorsque le rendement est faible. Au niveau physiologique, l'élaboration de la qualité et du rendement est le résultat d'interactions complexes entre le développement de la plante, son environnement et le cépage (génotype) utilisé. Pour la vigne, la structure du couvert, la quantité d'eau disponible pour la plante et les équilibres trophiques entre les développements végétatif et reproducteur sont les trois principaux facteurs évoqués comme étant les déterminants principaux de la qualité et du rendement. Au vignoble,

[1] Organisation internationale de la vigne et du vin. http://www.oiv.int/uk/statistiques/index.htm
[2] Food and agricultural organisation. http://www.fao.org/crop/statistics/en/

de nombreuses interventions culturales telles que la taille, le palissage, l'élagage, l'effeuillage ou l'irrigation sont pratiquées pour tenter de piloter ces différents facteurs. Ces pratiques sont souvent le produit de connaissances empiriques alors que, paradoxalement, de très nombreux résultats expérimentaux existent. Le principal frein au transfert de ces résultats expérimentaux au développement de nouvelles pratiques au vignoble vient du fait que ces expérimentations sont réalisées dans des conditions spécifiques d'une année et d'une zone géographique et sont donc peu généralisables.

Depuis quelques années, notamment au sein de l'équipe MAPI (Modélisation et Analyse des Phénotypes Intégrés) de l'UMR LEPSE (Laboratoire d'Ecophysiologie des Plantes sous Stress Environnementaux, SupAgro-Montpellier - INRA), des projets de recherche sur le développement de la vigne ont été entrepris. Ces projets qui utilisent une approche intégrative depuis l'organe jusqu´au couvert, visent à modéliser le développement de la vigne en réponse à son environnement en se basant sur des résultats expérimentaux obtenus en situations contrôlées. Dans un premier temps, ces projets ont essentiellement traité de l'évaluation de l'interception du rayonnement pour différents modes de conduite (Louarn *et al.*, 2008 (a)(b)), ainsi que de la mise en place de la surface foliaire en réponse aux conditions environnementales (température (Lebon *et al.*, 2004) ; déficit hydrique (Pellegrino *et al.*, 2005 ; Lebon *et al.*, 2006)). Ces approches ne tiennent cependant pas compte de l'évolution des équilibres trophiques au sein de la plante et de leurs conséquences sur son développement. Cette absence de prise en compte résulte avant tout de la difficulté d'évaluer et de simuler, tout au long du cycle de développement de la plante, les flux de biomasse entre tous les organes. Une plante de vigne est constituée de plusieurs centaines d'organes qui apparaissent progressivement au cours du cycle de développement et qui sont en compétition interne pour les assimilats. Il est ainsi réducteur de quantifier l'équilibre trophique de la plante au travers d'un rapport fixe entre la surface foliaire et la masse de grappes (Murisier, 1996). Ce postulat est pourtant couramment admis dans la pratique viticole actuelle. Les grappes sont alors implicitement considérées comme les seuls compétiteurs. Or, les parties pérennes qui stockent de la biomasse et les axes végétatifs sont aussi d'importants compétiteurs. De plus, le développement de ces parties de la plante est très plastique en conditions environnementales et trophiques contrastées.

Depuis le début des années 2000, l'équipe Digiplante (INRIA-Ecole Centrale de Paris) développe un projet de modélisation (GreenLab) initié par Philippe de Reffye ((de) Reffye et Hu, 2003). Ce projet a permis de construire de nouveaux outils de modélisation dynamique du développement des plantes. Une famille de modèles dynamiques de croissance des plantes reposant sur une vision botanique de la plante a été développée pour de nombreuses espèces. La plante est alors vue comme une somme d'unités élémentaires (les phytomères) apparaissant selon des rythmes définis et échangeant de la biomasse au travers de relations « sources - puits ». Le modèle GreenLab permet de simuler, quelle

que soit l'espèce, à partir de fonctions décrivant la capacité des organes à attirer la biomasse provenant des sources (force de puits), la part de la biomasse allouée à chaque organe au cours de son développement. Les formalismes de représentation des flux de biomasse basés sur la théorie du « pool commun » (Heuvelink, 1995), et sur la notion de similarité entre différentes structures (Yan *et al.*, 2004, Cournède *et al.*, 2006), ainsi que les outils d'optimisation associés au modèle (Zhan *et al.*, 2003) permettent des estimations rapides et précises des caractéristiques de croissance en biomasse des organes. Le modèle GreenLab apparait ainsi comme de puissants outils pour estimer les flux de biomasse entre les organes et le niveau de compétition trophique qui en résulte à l'échelle de la plante. Ces approches ont montré leur capacité à rendre compte des flux de biomasse pour de nombreuses plantes annuelles et pérennes (Yan *et al.*, 2004 ; Letort *et al.*, 2008 (a)). Cependant, elles souffrent, par souci de généricité, d'un manque de prise en compte (i) de certains processus de développement, (ii) de certaines rétroactions entre le fonctionnement de la plante et son développement et (iii) de certaines réponses de la plante à l'environnement. Ainsi, l'absence de prise en compte des rétroactions entre la compétition trophique et l'organogenèse des axes ne permet pas de simuler, pour des conditions trophiques variables, le développement de plantes à développement indéterminé, pour lesquelles les processus d'organogenèse sont très plastiques (e.g. Turc et Lecoeur, 1997). Des approches permettant de simuler certains processus d'organogenèse en fonction du fonctionnement de la plante ont été développées (Mathieu *et al.*, 2009). Ces approches manquent encore d'une confrontation à des données expérimentales et d'une analyse écophysiologique fine de l'impact de la compétition trophique sur l'ensemble des processus de développement. Les formalismes utilisés dans ces approches pour reproduire le développement des parties pérennes (racines et tronc), sont aussi absents ou trop simplificateurs. Enfin, le modèle GreenLab ne tient pas compte à l´heure actuelle, des effets des contraintes abiotiques sur le développement de la plante, puisque ces effets n´ont pas encore été formalisés.

Ce travail est positionné à l'interface entre la biologie végétale, l'écophysiologie et les mathématiques appliquées à la modélisation dynamique des systèmes biologiques. Ce travail avait donc pour objectif, pour les biologistes, d'utiliser et d'adapter les outils de modélisation GreenLab afin d'analyser finement le développement des plantes. En ce qui concerne l´écophysiologie, ce travail s'articule essentiellement sur l'analyse de l'effet de la compétition trophique sur les processus de développement de la vigne. En terme de modélisation, l'objectif était de tester sur un système branché tel que la vigne, le domaine de validité des hypothèses du modèle GreenLab et de proposer de nouveaux formalismes. Pour ceci ce travail devait s'appuyer sur une importante base de données expérimentales. En termes d'applications possibles, l´idée est d'aboutir au développement d'un outil d'aide à la décision, permettant de tester la pertinence de différents modes de conduite et de différentes pratiques culturales dans des conditions environnementales contrastées. Ce travail a été organisé en collaboration entre l'équipe MAPI de l'UMR LEPSE et le laboratoire MAS (Mathématiques Appliquées aux Systèmes)

de l'Ecole Centrale de Paris. Le travail expérimental et l'analyse écophysiologique des résultats ont été réalisés au sein de l'équipe MAPI alors que la partie implémentation et adaptation des modèles a été réalisée au laboratoire MAS.

Ce document est organisé en cinq parties. Dans le chapitre I, est décrit le contexte agronomique dans lequel s'inscrit ce travail. Une synthèse bibliographique a été faite pour exposer l'état des connaissances sur les modalités d'analyse et de modélisation des différents processus de développement de la plante en réponse aux conditions environnementales et à la compétition trophique. Une analyse écophysiologique de l'influence de la compétition trophique sur le développement de la plante complète ce chapitre.

Dans le chapitre II, une synthèse bibliographique des différents modèles d'allocation de la biomasse a été réalisée. Cette synthèse bibliographique a permis de positionner le modèle GreenLab parmi les différentes approches proposées et a permis de justifier son choix pour cette étude. Le modèle GreenLab et les formalismes associés qui ont été utilisés pour la vigne ont ensuite été présentés. Une analyse couplée d'écophysiologie et de modélisation à l'aide du modèle GreenLab complète ce chapitre. Dans cette approche le modèle GreenLab a été utilisé comme un solveur des relations « sources - puits ». Cette utilisation du modèle GreenLab a permis de confronter les indicateurs de la compétition trophique calculés par inversion du modèle aux observations expérimentales sur l'organogenèse des axes. Des relations quantitatives entre les processus d'organogenèse des axes et les estimations du niveau de la compétition trophique ont pu être établies.

Dans le chapitre III, un simulateur du développement de la vigne est proposé. De nouveaux formalismes établis à partir des relations quantitatives calculées dans le chapitre II ont été implémentés. Ce simulateur a eu pour but de rendre compte du développement de plantes dont l'architecture végétative n'a pas été modifiée, pour des conditions environnementales variées (incluant le déficit hydrique édaphique). Dans ce simulateur, le principal moteur du développement est le niveau de compétition trophique à l'échelle de la plante entière. Les résultats des simulations ont été confrontés aux résultats expérimentaux obtenus dans des conditions environnementales variées. Une analyse de sensibilité du modèle en réponse aux variables environnementales complète cette analyse.

Dans le chapitre IV, une approche expérimentale regroupant des données recueillies au cours de six expérimentations a permis de tester la pertinence de certaines hypothèses du modèle GreenLab pour simuler le développement de plantes dont l'architecture a été fortement modifiée. Une analyse précise de l'effet de pratiques classiquement réalisées au vignoble d'effeuillage et d'élagage sur les différents processus de développement a ainsi été réalisée. A la fin du chapitre est proposé un nouveau

formalisme de représentation de la plante et d'allocation de biomasse permettant de simuler l'effet des pratiques culturales sur le développement de la plante.

Enfin, dans une dernière partie conclusive, les principaux résultats de ce travail sont résumés et les perspectives envisagées à court et à long terme pour compléter ce travail sont exposées.

CHAPITRE I. Nécessité d'une approche intégrative du développement de la vigne

CHAPITRE I. Nécessité d'une approche intégrative du développement de la vigne

1 Contexte agronomique …… 9

1.1 Importance de l'architecture du couvert…… 9
1.2 Importance des rapports « sources - puits »……... 12

2 Développement de la vigne : analyse et modélisation…… 16

2.1 Développement potentiel……..…. 16
2.1.1 Structure du rameau de vigne…… 16
2.1.2 Organogenèse des axes végétatifs ……. 19
2.1.3 Morphogenèse des organes végétatifs……..…. 24
2.1.4 Croissance en biomasse des organes végétatifs.…… 25
2.1.5 Développement des grappes……..…. 26
2.1.6 Développement des parties pérennes……. 29

2.2 Principaux facteurs affectant le développement de la plante…….…. 30
2.2.1 Température……..…. 31
2.2.2 Etat hydrique de la plante…….…. 31
2.2.3 Compétition trophique……..…. 35

2.3 Diagnostics des connaissances-priorités……. 38

3 Influence de la compétition trophique sur le développement du rameau de vigne 40

Manuscrit 1 : Influence of intra-shoot trophic competition on shoot development of two grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.)……..…... 42

1 Contexte agronomique

L'élaboration du rendement et de la qualité du raisin est le résultat d'interactions complexes entre la plante, les variables de l'environnement et les pratiques culturales mises en place par le viticulteur. Chez la vigne, les déterminants principaux du rendement et de la qualité sont l'architecture du couvert, le nombre de grappes se développant sur les plantes et le microclimat. De nombreuses rétroactions entre le développement des parties végétatives (rameaux herbacés et parties pérennes) et reproductrices (grappes) existent et ne permettent pas de prédire précisément le développement de ces deux ensembles de manière simple et indépendante. Pour le viticulteur, la maîtrise combinée des développements végétatif et reproducteur est un facteur essentiel de l'élaboration de la qualité et de la quantité de la récolte. Cet objectif a entraîné le développement de nombreuses pratiques agronomiques, différentes d'une région viticole à une autre, et qui contribuent à la singularité de la culture de la vigne. Malgré leurs grandes diversités, toutes ces pratiques ont pour but principal de maîtriser l'architecture du couvert et de limiter le développement végétatif par rapport au développement reproducteur. Ceci est indicateur de l'importance des équilibres trophiques en viticulture.

1.1 Importance de l'architecture du couvert

Pour comprendre le rôle joué par l'architecture du couvert sur la quantité d'assimilats produits par la plante, une approche énergétique du fonctionnement du couvert végétal peut être utilisée. Monteith (1977) a proposé un formalisme énergétique de la production de biomasse d'un couvert végétal en considérant le couvert végétal comme un système biologique qui se développe en interceptant du rayonnement, et en le convertissant en biomasse. Ce fonctionnement est formalisé par l'équation suivante :

$$MS = \int_{t_1}^{t_2} PAR_i.\varepsilon_i.\varepsilon_b.dt \qquad \text{(I.1)}$$

où PAR_i, rayonnement photosynthétiquement actif incident ($mol.m^{-2}.s^{-1}$) ; ε_i, efficience d'interception du rayonnement par le couvert ; ε_b, l'efficience biologique de conversion du rayonnement intercepté en biomasse ($g.mol^{-1}$) ; MS, quantité de biomasse produite ($g.m^{-2}.s^{-1}$)

Selon ce formalisme, la quantité de biomasse produite est proportionnelle à l'efficience d'interception du rayonnement (ε_i) qui détermine la quantité d'énergie lumineuse interceptée pour un rayonnement donné incident (PAR_i). A l'échelle de la plante individuelle, cette efficience dépend de la surface foliaire, de l'agencement des feuilles dans l'espace et des propriétés optiques des feuilles (Smart, 1973). A l'échelle de la parcelle, cette efficience est souvent directement reliée à l'indice foliaire (m^2 de feuillage par m^2 de sol) (Watson, 1947). Cet indice foliaire dépend beaucoup, chez la vigne, de la disposition des plantes. En effet, le couvert de vigne est un couvert hétérogène, le plus souvent disposé en rangs bien différenciés. Les caractéristiques de la plantation, en terme d'orientation et de disposition des rangs et des plantes sont considérées comme les facteurs ayant le plus de poids (Champagnol, 1984).

En dehors de l'interception lumineuse, la structure du couvert joue sur le microclimat des grappes et affecte l'élaboration du rendement. Le microclimat thermique et lumineux à proximité au sein du couvert l'année précédant le cycle végétatif détermine la fertilité de ces bourgeons, et ainsi le nombre potentiel de grappes par rameau et de baies par grappe se développant au cours du cycle de développement annuel (Buttrose, 1974). Plus controversé, car résultant sans doute d'une combinaison de facteurs, un effet du microclimat sur le volume final des baies a aussi été mis en évidence (Reynolds *et al.,* 1986). La structure du couvert, l'entassement des grappes et l'humidité au sein du couvert ont un impact sur l'occurrence des maladies cryptogamiques, notamment pour les infections par le champignon *Botrytis cinerea* (Gubler *et al.,* 1987 ; Smithyman *et al.,* 1997). Toutes les mesures prophylactiques visant à réduire l'entassement du feuillage et des grappes permettent de limiter les infections et de rendre plus efficaces les traitements phytosanitaires pour limiter les pertes de rendement liées aux infections multiples.

Le microclimat à proximité des grappes est un des facteurs déterminant les concentrations en métabolismes primaires et secondaires et, par conséquent, les qualités organoleptiques des baies (Berqvist *et al.,* 2001). De nombreuses études ont montré que les grappes fortement exposées au soleil ont des teneurs en sucre et en polyphénols (anthocyanes) plus élevées que des grappes non exposées (Kliewer et Lieder, 1970 ; Crippen et Morrison, 1986 ; Reynolds *et al.,* 1996). Des effets positifs d'une bonne exposition des grappes ont aussi été mis en évidence sur la synthèse des composés impliqués dans la typicité aromatique du raisin, et, plus particulièrement, sur les terpénols (Navarre et Langlade, 2002). De même, les grappes fortement exposées ont des teneurs en acide malique et des PH plus faibles que celles peu exposées (Buttrose *et al.,* 1971 ; Berqvist *et al.,* 2001 ; Murisier et Ferreti, 2004). Cependant une forte exposition des grappes est souvent liée à une température plus forte des baies qui semble, par contre, avoir un effet négatif sur la concentration en anthocyane et sur la coloration des baies (Kliewer et Torres, 1972 ; Spayd *et al.,* 2002).

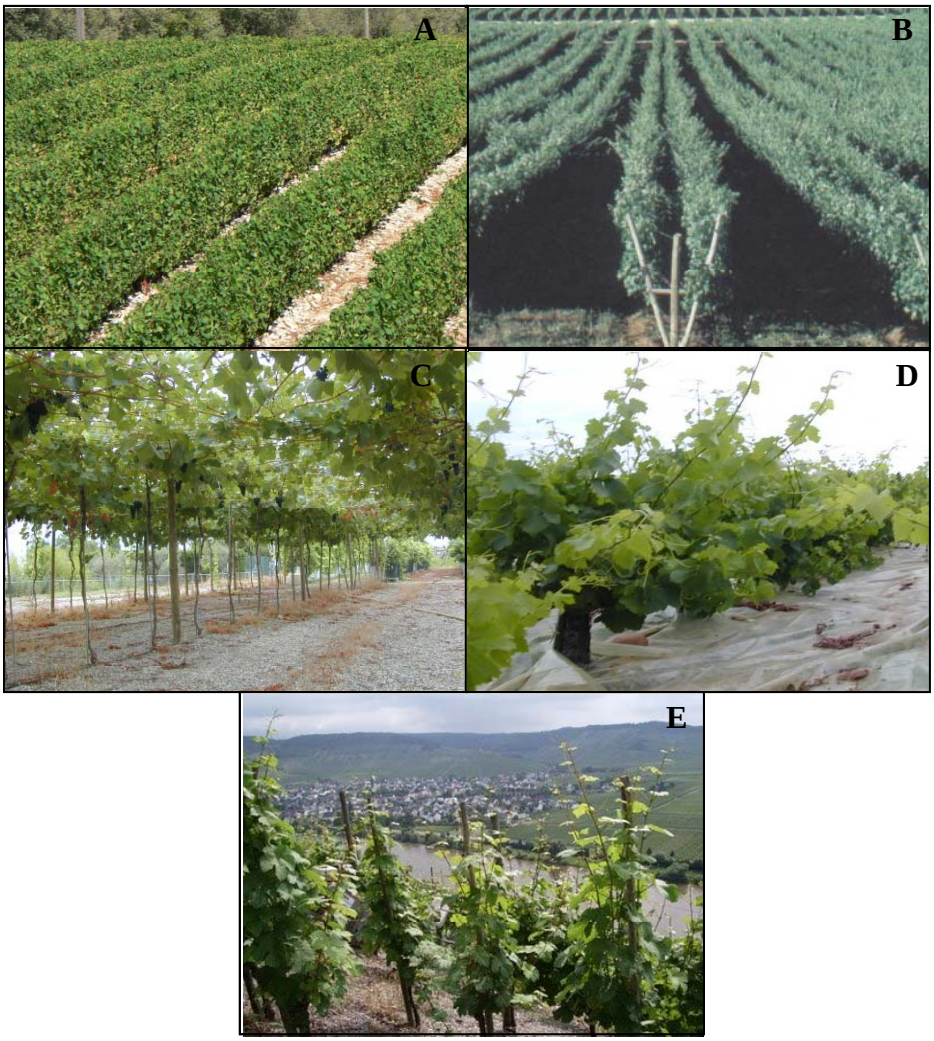


Figure I.1 : Exemples de modes de conduites contrastés
A. Espalier ; B. Lyre ouverte ; C. Pergola ; D. Goblet ; E. Echalas (d'après Carbonneau et Cargnello, 2003).

De nombreuses interventions culturales sont faites pour atteindre les objectifs déterminés par le viticulteur en terme de développement du couvert. Pour optimiser ces interventions, une réflexion est conduite dès l'établissement du vignoble. Elle porte essentiellement sur l'écartement des plantes sur le rang et sur l'inter-rang afin d'intercepter le maximum de rayonnement (Champagnol, 1984 ; Zufferey *et al.,* 1998), ainsi que sur le choix d'un mode de taille et de palissage améliorant le degré d'ouverture et la hauteur de la végétation (Carbonneau, 1995 ; Carbonneau et Cargnello, 2003 ; Gladstone et Dokoozlian, 2003 ; Murisier, 2007 ; Louarn *et al.,* 2008 (a)). Au cours du cycle végétatif, à l'échelle de la parcelle, des pratiques d'élagage sont aussi réalisées pour limiter l'auto-ombrage entre les rangs (Mabrouk *et al.,* 1997 ; Rives, 2000 ; Dry, 2008). A l'échelle de la plante individuelle, toutes les pratiques d'effeuillage et de palissage, concourent à une réduction de l'auto-ombrage entre les feuilles, et à une meilleure ouverture du feuillage. De nombreux indicateurs empiriques sont estimés afin d'optimiser la structure du couvert, mais ne tiennent généralement pas compte de l'auto-ombrage au

sein de la plante et du degré d'ouverture de la végétation. L'indicateur le plus utilisé est le rapport entre la hauteur du feuillage et l'écartement inter-rang. Pour cet indicateur, des valeurs proches de 0.8 sont préconisées (Pieri et Gaudillière, 2003 ; Carbonneau *et al.,* 2007). Cependant, malgré l'existence de ces indicateurs, un nombre très important de systèmes de conduites coexistent. Ainsi, Carbonneau et Cargnello (2003) ont récemment recensé plus de cinquante systèmes de conduite couramment utilisés en viticulture (Figure I.1). Ce nombre important de systèmes traduit probablement une part d'empirisme dans leur construction et un manque d'évaluation quantitative de leurs intérêts respectifs.

1.2 Importance des rapports « sources - puits »

La vigne est une espèce pérenne à développement indéterminé pour laquelle les développements végétatif et reproducteur sont concomitants. Ils sont donc en interaction tout au long du développement de la plante. De plus la vigne est une liane, susceptible, sans intervention culturale, d'avoir un développement végétatif très important (Bouquet, 2008). L'obtention d'un rendement acceptable, en termes de quantité et de qualité, passe donc nécessairement par la limitation du développement végétatif au profit du développement reproducteur, tout en maintenant une activité photosynthétique suffisante afin de subvenir aux besoins en assimilats des grappes.

En viticulture, de nombreux auteurs ont étudié l'influence des rapports « sources - puits » au travers d'indicateurs empiriques de l'équilibre « sources - puits », tel que le rapport « feuilles - fruits ». Ce rapport « feuilles - fruits » est généralement estimé comme le rapport entre la surface foliaire entre véraison et maturité et la masse fraîche de raisin à maturité. Les instituts techniques préconisent des rapports « feuilles - fruits » variant selon le cépage entre 0.8 et $1m^2.kg^{-1}$ (Murisier, 1996). Des rapports « feuilles - fruits » trop faibles limitent le nombre de baies se développant, par des phénomènes d'avortement à la nouaison (Edson *et al.,* 1993) et limitent la masse des baies (Nuzzo et Matthews, 2006 ; Dai, 2009). De même, des rapports « feuilles - fruits » faibles limitent le développement des parties végétatives. Cette limitation du développement végétatif entraîne de fait une baisse de la quantité d'assimilats disponible pour les grappes (Gal *et al.,* 1995) et une diminution de la quantité de biomasse allouée aux réserves du tronc et des racines (Petrie *et al.,* 2000). Toutefois, une diminution des rapports feuilles - fruits a tendance, à surface foliaire constante, à entraîner une augmentation de la production totale de biomasse, par l'augmentation de l'efficience biologique de conversion de la lumière (Naor *et al.,* 1997 ; Quereix *et al.,* 2001). Le rapport entre la charge en fruits et la surface foliaire intervient aussi directement sur l'élaboration de la qualité de la récolte. Ainsi, pour un génotype donné la teneur en sucre à maturité (Carbonneau, 1980) et la concentration en métabolites

secondaires apparaissent comme fortement pénalisées par des rapports feuilles - fruits trop faibles (Kliewer *et al.,* 2000 ; Kliewer and Dokoozlian, 2005).

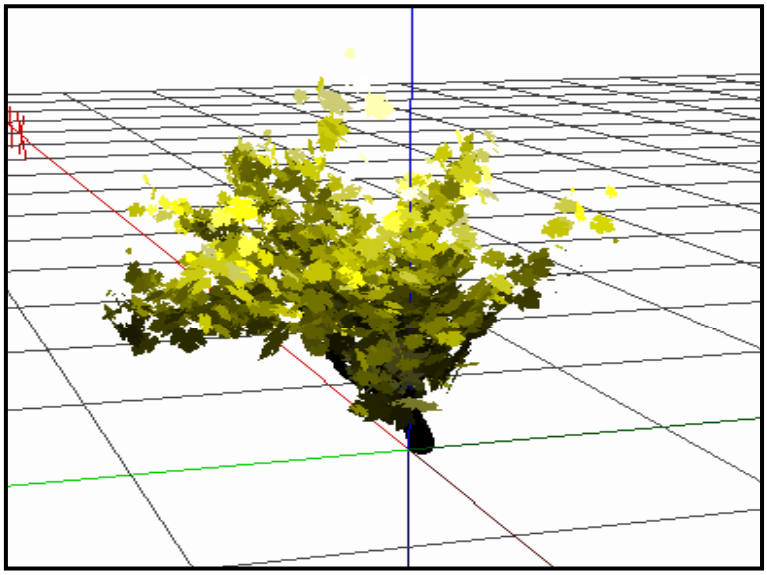


Figure I.2 : Représentation 3D d'une plante de vigne conduite en gobelet
La couleur des feuilles représente leur niveau d'éclairement (D'après Louarn, 2005).

Cette approche (« feuilles - fruits ») considère les rapports « sources - puits » uniquement au travers du rapport entre une surface foliaire et une quantité de raisin. Elle néglige, de ce fait, de nombreux aspects. Par définition, les rapports « sources - puits » sont le rapport entre l'activité totale des sources, au travers de la production de biomasse, et celle des puits, au travers de leurs besoins en assimilats pour réaliser leur croissance. Ainsi, l'activité des sources est plus liée à une combinaison entre le nombre de feuilles, la surface foliaire individuelle et le niveau d'éclairement qu'à une simple surface foliaire (Louarn *et al.,* 2008 (a)(b) (Figure I.2) ; Dai, 2009). En effet au sein du couvert le niveau d'éclairement varie fortement d'une feuille à l'autre. De même, une approche considérant l'activité des puits uniquement au travers de la biomasse de fruits néglige les autres puits comme les entrenœuds dont la croissance secondaire est importante chez la vigne (Louarn, 2005). Enfin, pour que l'approche soit complète, il est nécessaire de prendre en compte le compartiment « parties pérennes », qui stocke et remobilise de la biomasse et dont l'activité peut gommer l'impact des rapports « feuilles - fruits » (Etchebarne, 2008). Une réflexion sur le compartiment « partie pérenne » est tout aussi indispensable pour la pratique viticole à plus long terme, car de l'état de ce compartiment et de la quantité de réserves qu'il contient dépend la longévité d'une plante pérenne (Comas *et al.,* 2005).

Les pratiques viticoles font de la vigne cultivée un système très artificialisé dans lequel la balance entre les développements végétatif et reproducteur est maîtrisé durant tout le cycle de développement.

Le choix d'un mode de taille adéquat est essentiel pour limiter le nombre de rameaux et de grappes se développant sur une souche. La vigne est une espèce agronomique pour laquelle la limitation lors de taille hivernale du nombre de rameaux pouvant se développer est très importante. Dans les systèmes de taille classique, entre 90 et 95% des bourgeons latents sont éliminés lors de la taille d'hiver. Au cours du cycle de développement, les pratiques d'élagage, d'égrappage et d'effeuillage visent à piloter directement les rapports feuilles - fruits. D'autres pratiques peuvent également avoir un rôle indirect sur le développement végétatif, comme les pratiques d'enherbement concurrentiel (Van Leuween et Seguin 1994) ou de conduite de la vigne en déficit hydrique modéré (Pellegrino *et al.,* 2005 ; Carbonneau *et al.,* 2007). Un des principaux déterminants des rapports « sources - puits » au vignoble est le niveau de contrainte hydrique édaphique subi par la plante au cours de son développement. La contrainte hydrique a un double effet sur la physiologie de la plante, en réduisant, d'une part, la production de feuilles (Pellegrino, 2003), et, d'autre part, l'activité photosynthétique (Schultz, 1996 & 2003 ; De Souza *et al.,* 2003). Le niveau de contrainte hydrique pour lequel une réduction de l'activité photosynthétique est observée est supérieur à celui nécessaire à une diminution de la production de feuilles (Lebon *et al.,* 2006). De ce fait, la conduite de la vigne en déficit hydrique modéré est préconisée afin de diminuer la vigueur végétative du rameau, sans réduire drastiquement la photosynthèse de la plante, permettant ainsi un meilleur développement des organes reproducteurs.

Certaines pratiques agronomiques sont proposées afin de moins artificialiser le « système vigne ». La taille minimale en est un bon exemple. Cette pratique met en évidence des rétroactions complexes entre les développements végétatif et reproducteur. Elle consiste à augmenter le nombre de rameaux annuels se développant sur la plante et à déstabiliser par rapport à des tailles « classiques » la balance entre les développements végétatif et reproducteur. Ces pratiques conduisent au développement de parties végétatives beaucoup plus réduites, et à des grappes de tailles réduites, mais plus nombreuses. Les qualités organoleptiques des raisins sont réduites par ce genre de pratiques mais semblent être suffisantes pour permettre la production d'un raisin de moyenne gamme (Miller et Howell, 1998 ; Deloire *et al.,* 2004 ; Archer *et al.,* 2007) avec des coûts de production réduits.

Malgré une standardisation de plus en plus importante des pratiques viticoles et des modes de conduite existants, une grande variété de pratiques subsistent. Ces pratiques visent à manipuler les relations « sources - puits » au travers de l'architecture du couvert et de la charge en fruits. Elles dépendent souvent d´un d'une expertise acquise « empiriquement » pour chaque région ou « terroir » viticole. Elles ont pour objectif de maîtriser le développement de la vigne pour un objectif de production sans réflexion préalable sur les déterminants et les mécanismes d'établissement des rapports « sources - puits ». Les approches scientifiques existantes sont souvent centrées sur un processus en particulier sans prendre en compte les rétroactions existantes entre les différents processus de développement et les facteurs environnementaux.

Une approche intégrative pour comprendre l'effet des relations « sources - puits » sur l'établissement du rendement et de la qualité du raisin devrait permettre de mieux appréhender le fonctionnement de la plante entière et, à terme, de rationaliser les pratiques. Cette approche nécessite avant toute chose une connaissance des différents déterminants de la plasticité phénotypique du développement de la plante, ainsi qu'une analyse fine des rétroactions entre les développements végétatif et reproducteur.

2 Développement de la vigne : analyse et modélisation

2.1 Développement potentiel

La plante de vigne résulte des différents processus de développement qui vont générer sa structure et sa topologie. Après avoir présenté la structure ontogénique de la plante (§ 2.1.1), nous décrirons les bases physiologiques et les approches de modélisation des trois processus majeurs du développement des organes végétatifs annuels que sont, l'organogenèse (§ 2.1.2), la morphogenèse (§ 2.1.3) et la croissance en biomasse (§ 2.1.4). Enfin, nous analyserons les résultats expérimentaux existants sur le développement des grappes (§ 2.1.5) et celui des parties pérennes (§ 2.1.6). Dans cette partie, nous décrirons ces processus de développement pour des plantes se développant sans contrainte abiotique et sans modification importante de l'architecture de la plante.

2.1.1 Structure du rameau de vigne

L'étude des relations topologiques entre les organes est nécessaire afin de séparer les variations du développement de la plante liées aux processus de développement endogène de ceux résultant d'effets externes (Hallé et Odelman, 1970 ; Hallé, 2004 ; Costes *et al.,* 2006 ; Barthélémy et Caraglio, 2007). Cette étude est d'autant plus nécessaire pour la vigne que cette plante présente une grande plasticité de développement en relation avec les conditions environnementales (Champagnol, 1984).

La vigne cultivée (*Vitis vinifera* L.) est composée de racines et d'un tronc formant les parties pérennes de la plante ainsi que de rameaux herbacés annuels dont le développement est indéterminé. Chaque rameau herbacé provient du débourrement d'un bourgeon latent dont le développement est initié au cours de l'année précédant le cycle végétatif (Champagnol, 1984). Un rameau de vigne est composé d'un axe primaire, constitué de phytomères issus de l'activité méristématique de l'apex de l'axe primaire. Chaque phytomère comporte un entrenœud, une feuille, un complexe gemmaire à l'aisselle de chaque feuille et, éventuellement, un organe oppositifolié (vrille ou grappe) (Bugnon, 1953). Les 6 à 10 premiers phytomères du rameau sont préformés (Huglin, 1958). Les grappes se situent dans cette partie. Le nombre de grappes se développant sur chaque rameau dépend à la fois de l'âge de la plante et du génotype (Galet, 1971).

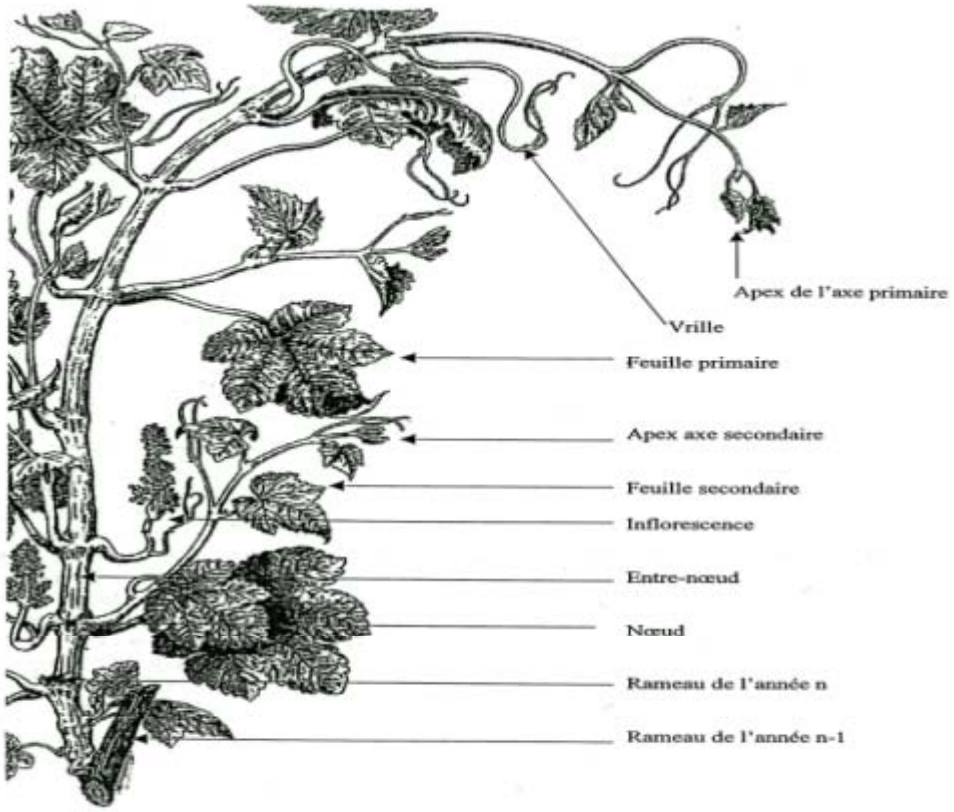


Figure I.3 : Structure du rameau de vigne (d'après Viala et Vermorel, 1910)

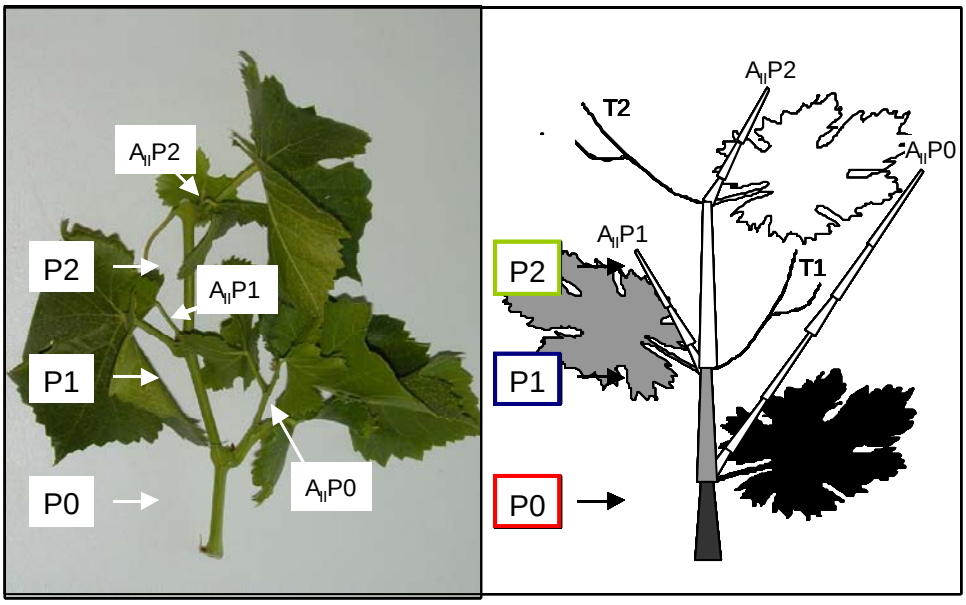


Figure I.4 : Organisation d'un axe de rameau de vigne
P0, P1, P2 représentent les différents phytomères de l'axe primaire. $A_{II}P0$, $A_{II}P1$, $A_{II}P2$ sont les différents axes secondaires issus respectivement du débourrement du prompt bourgeon des phytomères P0, P1, P2. T1 et T2 sont les vrilles respectivement des phytomères P1, P2. (d'après Lebon *et al.,* 2004)

A l'aisselle de chaque feuille de l'axe primaire, on trouve dans le complexe gemmaire deux types de bourgeons : (i) les bourgeons latents qui donneront naissance au cycle végétatif suivant aux rameaux herbacés et (ii) les prompt-bourgeons qui débourrent l'année même de leur formation et qui donnent naissance à des ramifications ou axes secondaires (Figure I.3). Ces axes secondaires présentent des caractéristiques morphologiques (succession de phytomères) et de croissance (indéterminée) similaires à celle de l'axe primaire. Sous certaines conditions (vigueur très forte), les axes secondaires portent également des ramifications issues des prompt-bourgeons présents à l'aisselle des feuilles de l'axe secondaire. Dans des conditions naturelles, la surface foliaire portée par les axes « tertiaires » est négligeable (Lebon *et al.,*, 2004).

Une des particularités du genre *Vitis* est la répartition discontinue des organes oppositifoliés (vrille ou grappe) le long des axes (Gerrath *et al.,* 2001). Pour *Vitis vinifera* L., le rameau est composé de phytomères répétés de façon régulière suivant un module appelé « P0-P1-P2 » (Jaquinet et Simon, 1971). Les phytomères P0 ne portent pas d'organe oppositifolié, les P1 portent un organe oppositifolié et suivent un P0, et les P2 portent un organe oppositifolié et suivent un P1 (Figure I.4). Des variations dans l'enchaînement de ces phytomères interviennent dans la partie préformée (correspondant aux 6 à 8 premiers phytomères (Jaquinet et Simon, 1971 ; Louarn *et al.,* 2007)). Ces variations sont par contre très rares dans la partie néoformée (Bouard, 1966 ; Galet, 1993). Dans cette partie néoformée, en moyenne, on observe, pendant toute la durée du développement des axes, moins d'une « erreur » dans l'enchaînement des phytomères P0-P1-P2 (Louarn *et al.,* 2007).

De nombreux auteurs ont débattu du caractère sympodial ou monopodial du développement des axes constituant le rameau de vigne. Pour certains auteurs, la production d'organes est de type sympodial. Il y a alternance de deux structures P2 et P0-P1 comprenant chacune respectivement un et deux phytomères. L'organe oppositifolié est l'extrémité de chacune des deux structures (Fournioux, 1995). Pour d'autres auteurs, le développement de la vigne est monopodial (Bugnon, 1953 ; Gerrath et Posluszny, 2007). La vrille et la grappe pourraient être issues d'un bourgeon axillaire de la feuille sous-jacente, éloigné d'elle par un fragment d'axe caulinaire de localisation inhabituelle (Bugnon et Bessis, 1968). Les observations préalables ne montrent pas de rythme discontinu d'émission de feuilles sur les axes, mais une production continue (Schultz, 1992 ; Lebon *et al.,* 2004). Ainsi, même si cette hypothèse monopodiale n'est pas totalement vérifiée, nous la retiendrons car elle rend bien compte des observations du fonctionnement des méristèmes.

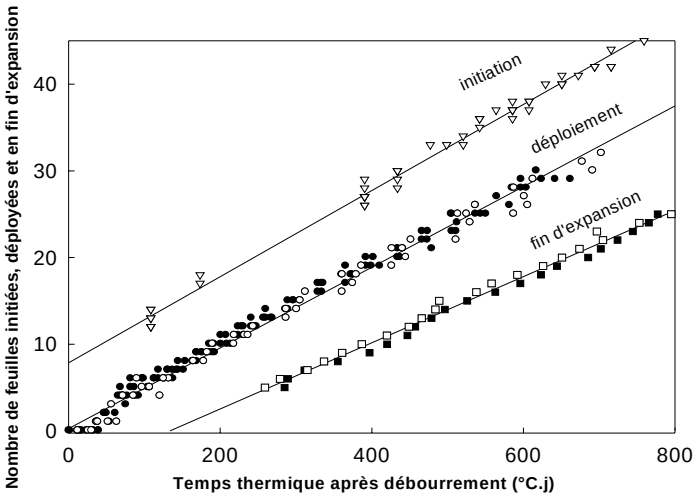


Figure I.5 : Modèle de développement de l'axe primaire du cépage Grenache N.
Les triangles représentent le nombre de feuilles initiées sur l'axe primaire en fonction du temps thermique. Les ronds et les carrés représentent le nombre de feuilles déployées et en fin d'expansion sur l'axe primaire. Les différentes couleurs des points représentent deux années d'expérimentations (d'après Lebon *et al.,* 2004).

2.1.2 Organogenèse des axes végétatifs

Les processus d'organogenèse chez les végétaux peuvent-être définis *stricto-sensu* comme l'ensemble des processus de formation des organes (e.g. Turc et Lecoeur, 1997). L'organogenèse des axes est le résultat de l'activité des zones méristématiques des bourgeons apicaux, qui mettent en place des primordia (Nougarède et Rembur, 1978).

L'activité des méristèmes caulinaires détermine le rythme de production des nouveaux organes (plastochrone). On observe une forte corrélation entre ce rythme de production et le rythme d'apparition des organes (phyllochrone) (Lebon *et al.,* 2004). Chez la vigne, comme pour la plupart des plantes ramifiées (Belaygue *et al.,* 1996), le nombre de feuilles initiées et apparues sur l'axe primaire est linéairement corrélé au temps thermique (Bonhomme, 2000) durant toute la durée du développement de l'axe. La température de base communément admise est de 10°C (Winkler *et al.,* 1974 ; Lebon *et al.,* 2004) (Figure I.5). Les vitesses d'apparition des feuilles varient faiblement entre génotype (Gutierrez *et al.,* 1985). Elles peuvent varier en fonction de l'architecture de la plante (Louarn, 2005), et des conditions environnementales (*cf.* § 2.2).

Le débourrement des axillaires donnant naissance aux axes secondaires est un phénomène quasi-obligatoire, hormis à la base du rameau (Figure I.6). Le débourrement intervient après un délai constant, lorsqu'il est exprimé en temps thermique, après l'apparition du phytomère de l'axe primaire qui le porte (Figure I.7). Après le débourrement des axillaires, le développement des axes secondaires, peut être modélisé par un couple (vitesse constante) x (durée) (Figure I.8). Des analyses statistiques ont montré qu'un formalisme utilisant une vitesse constante était celui qui s'ajustait le mieux aux données expérimentales (Louarn, 2005). Une grande variabilité au sein du rameau de ces couples vitesse x durée a été mise en évidence (Figure I.9). Il existe un gradient décroissant, de la base du rameau vers l'apex aussi bien pour les vitesses que pour les durées (Figure I.10, I.11). Ce gradient est borné par des vitesses et des durées de développement maximales correspondant à celles de l'axe primaire. Les vitesses et les durées de développement des axes secondaires varient également selon le type de phytomère axillant. Les axes secondaires P0 (issus des P0), ont, au sein du module P0-P1-P2, des vitesses de croissance plus importantes et des durées de développement plus longues que les axes secondaires de types P1 ou P2 (issus des P1 ou P2) (Ordovas *et al.,* 1983 ; Louarn, 2005 ; Louarn *et al.,* 2007) (Figure I.10, I.11). Le développement des axes secondaires varie plus fortement que celui de l'axe primaire avec le génotype (Louarn *et al.,* 2007) et les conditions environnementales (*cf.* § 2.2).

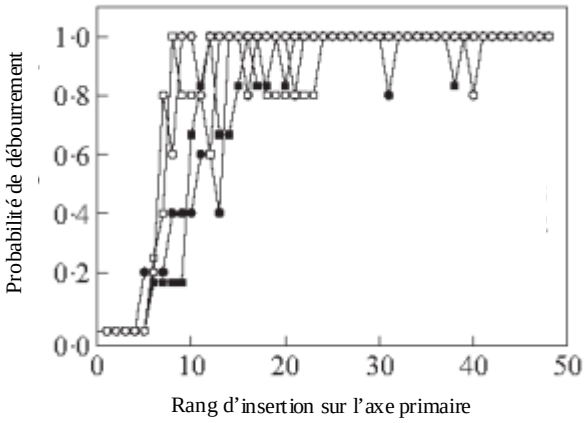


Figure I.6 : Probabilités de débourrement des axes secondaires
Chaque point représente les probabilités de débourrement des axes secondaires en fonction de leur rang d'insertion sur l'axe primaire. Les points blancs représentent des données recueillies pour le Grenache N. et les points noirs pour la Syrah (d'après Louarn *et al.,* 2007).

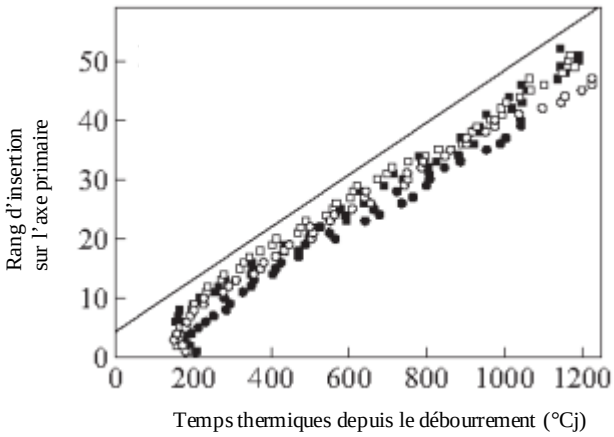


Figure I.7 : Dates de débourrement des axes secondaires
Chaque point représente la date de débourrement des axes secondaires en fonction de leur rang d'insertion sur l'axe primaire. La droite représente le nombre de feuilles déployées sur l'axe primaire. Les points blancs représentent des données recueillies pour le Grenache N. et les points noirs pour la Syrah (d'après Louarn *et al.,* 2007).

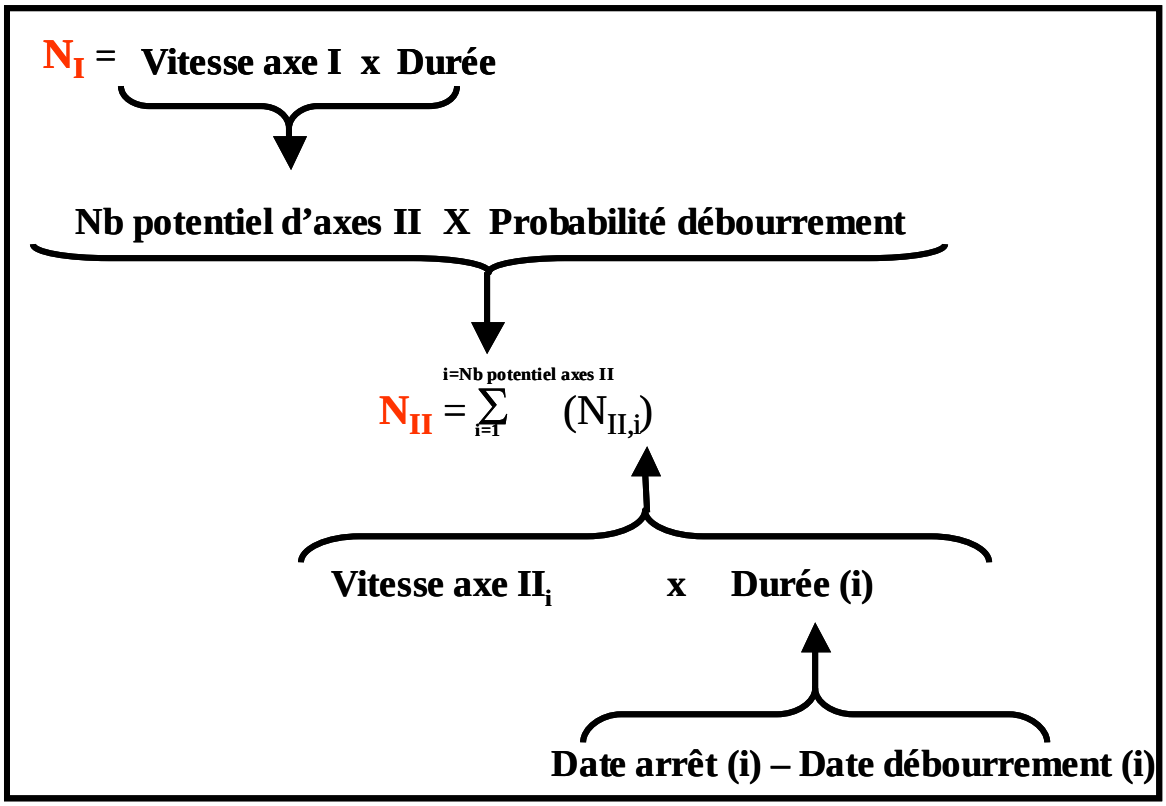


Figure I.8 : Décomposition analytique du développement du rameau de vigne
Principales variables permettant de décomposer les processus d'organogenèse du rameau. N_I et N_{II} représentent respectivement le nombre de phytomères total sur l'axe primaire et les axes secondaires. $N_{II,i}$ représente le nombre de phytomères sur l'axe secondaire de rang d'insertion i sur l'axe primaire.

Figure I.9 : Variabilité des vitesses de développement des axes secondaires
Vitesse moyenne de développement des axes secondaires en fonction de leur rang d'insertion sur l'axe primaire. Les données présentées ont été collectées sur deux cépages, durant deux années d'expérimentations et sur des plantes ayant des modes de conduite différents (charges en fruits, écimage) (adapté de Louarn, 2005 et de Pallas, 2006).

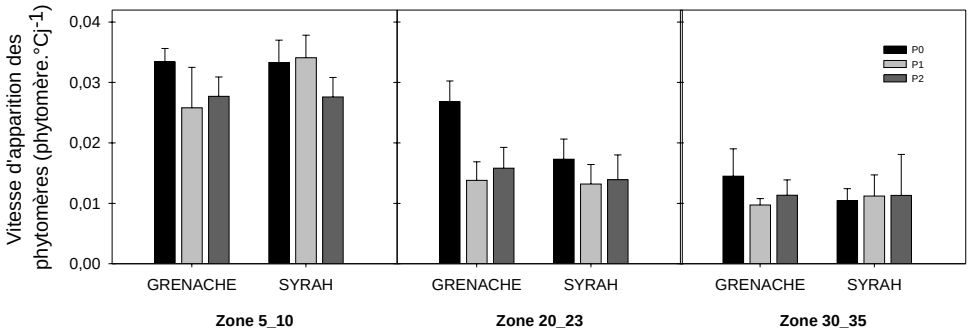


Figure I.10 : Variations des vitesses de production des phytomères par les axes secondaires
Effet du type de phytomère axillant, du rang d'insertion des axes secondaires, et du cépage (Syrah, Grenache) sur les vitesses de développement des axes secondaires. Les zones 5-10 ; 20-23 ; 30-35 représentent trois zones d'insertion des axes secondaires sur l'axe primaire. Les phytomères de l'axe primaire sont numérotés depuis la base du rameau (d'après Louarn, 2005).

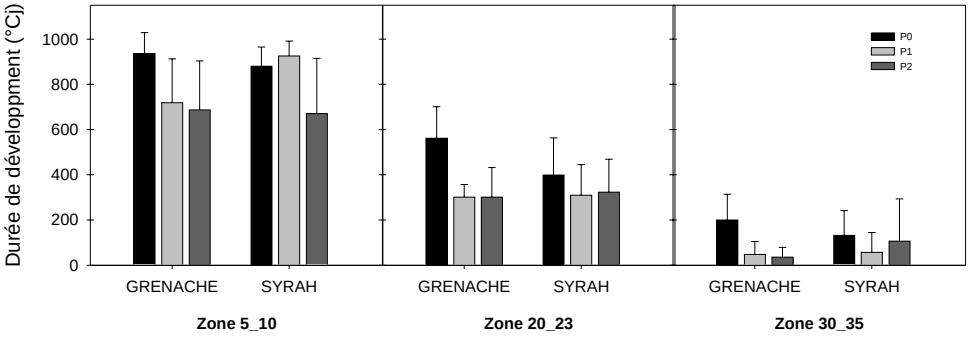


Figure I.11 : Variations des durées de production des phytomères par les axes secondaires
Effet du type de phytomère axillant, du rang d'insertion des axes secondaires, et du cépage (Syrah, Grenache) sur les durées de développement des axes secondaires. Les zones 5-10 ; 20-23 ; 30-35 représentent trois zones d'insertion des axes secondaires sur l'axe primaire. Les phytomères de l'axe primaire sont numérotés depuis la base du rameau (d'après Louarn, 2005).

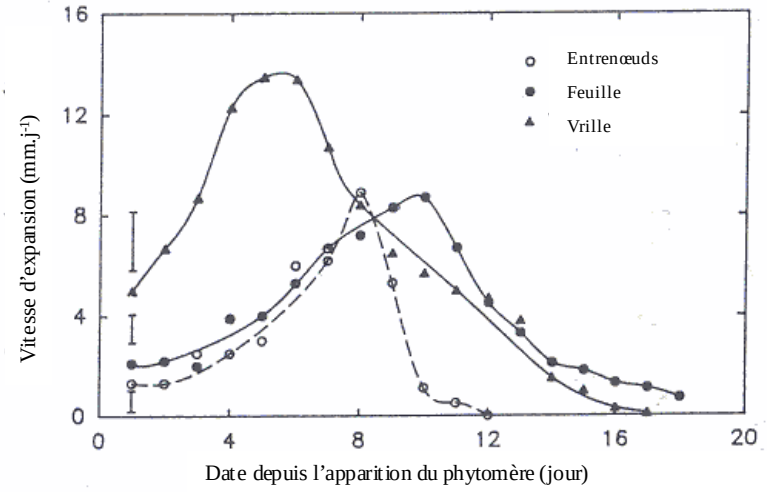


Figure I.12 : Dynamique d'élongation des organes végétatifs
Vitesse d'expansion des limbes, entrenœuds, et vrilles en fonction du temps depuis leur apparition (d'après Schultz et Matthews, 1988).

2.1.3 Morphogenèse des organes végétatifs

Nous désignerons par morphogenèse des organes l'ensemble des processus d'expansion des tissus et des organes, entraînant une augmentation de leur taille et n'incluant pas les phénomènes de croissance secondaire. De nombreux travaux ont été conduits sur l'expansion des limbes que ce soit sur la vigne ou sur d'autres dicotylédones. Ces travaux sont plus rares sur les entrenœuds, et pratiquement inexistants sur les pétioles et les vrilles. Pourtant ces trois derniers types d'organes conditionnent la disposition des feuilles dans l'espace et l'architecture générale de la plante, centrales dans la culture de la vigne

L'expansion foliaire chez les dicotylédones résulte des processus de division et d'expansion cellulaires qui coexistent pendant une longue partie de la phase d'expansion des limbes (Lecoeur *et al.,* 1995 ; Granier et Tardieu, 1999). Lecoeur *et al.* (1996) proposent, au niveau cellulaire, une division de l'expansion foliaire en 3 phases communes pour l'ensemble des dicotylédones. Lors de la première phase, l'expansion foliaire est liée à la fois à des processus de division et d'expansion cellulaire. La deuxième phase correspond, à une phase de diminution de la vitesse des divisions cellulaires, alors que les vitesses d'expansion restent constantes. Enfin lors de la troisième phase aucun processus de division cellulaire n'est observé et les vitesses d'expansion cellulaire diminuent au cours du temps pour aboutir à la fin de la croissance du limbe (Granier *et al.,* 2002).

Au niveau de l'organe, la surface foliaire évolue en suivant une courbe sigmoïdale en fonction de la température (via le temps thermique) pour l'ensemble des dicotylédones incluant la vigne (e.g. Wolf *et al.,* 1986 ; Schultz et Matthews, 1988 (Figure I.12)). La vitesse d'expansion suit une courbe en cloche pour laquelle la vitesse maximale d'expansion correspond à la vitesse observée au niveau du point d'inflexion de la sigmoïde.

Chez les dicotylédones, l'évolution de la surface foliaire finale des limbes avec leur rang d'insertion sur les axes suit généralement une courbe en cloche. Les surfaces foliaires des premières feuilles augmentent avec le rang d'insertion. Les feuilles du milieu du profil sont celles qui présentent les plus grandes surfaces foliaires. Les feuilles les plus apicales ont des surfaces foliaires qui diminuent en se rapprochant du méristème apical (Karamanos *et al.,* 1982 ; Lecoeur *et al.,* 1995 &1996 ; Dosio *et al.,* 2003 ; Chenu *et al.,* 2008). Ces différences de développement relèvent à la fois de variations de vitesse maximale d'expansion (Cookson *et al.,* 2007) et de durée d'expansion entre les feuilles (Dosio *et al.,* 2003). Ces variations s'expliquent assez facilement en considérant les différences de dates de développement et les compétitions trophiques possibles notamment avec l'appareil reproducteur (Cookson *et al.,* 2007). Pour la vigne, des variations de l'ordre de 50% ont été observées pour les

surfaces de feuilles sur un même axe ayant terminé son développement (Louarn, 2005). La surface foliaire individuelle est également très variable entre cépages (Galet, 1971). Elle n'est pas affectée par les différences ontogéniques au sein du module P0-P1-P2 (Lebon *et al.,* 2004).

Au niveau cellulaire, l'élongation des entrenœuds résulte comme pour les limbes de processus à la fois de division et d'agrandissement cellulaire (Ripetti *et al.,* 2008). Une première phase de division cellulaire rapide, suivie d'une deuxième phase d'accroissement cellulaire a souvent été observée pour les entrenœuds (e.g. Millet, 1974, Fournier et Andrieu, 2000 (a) et Birch *et al.,* 2002). Au niveau de l'organe, pour le tournesol, l'évolution de la longueur des entrenœuds a été modélisée à l'aide d'une fonction sigmoïdale en fonction du temps thermique. Cette évolution comprend une première phase exponentielle, une deuxième phase quasi-linéaire et une phase de ralentissement jusqu'à l'arrêt (Rey, 2003). Chez la vigne, au vu des résultats à notre disposition, l'élongation des entrenœuds serait bien reliée au temps thermique et un formalisme sigmoïdal semblerait assez pertinent (Fournioux et Bessis, 1984 ; Schultz et Matthews, 1988 ; Naor et Wample, 1996 ; Fournioux, 1997 ; Kadir, 2006 , Figure I.12). L'élongation des entrenœuds est aussi très variable entre génotypes (Galet, 1971 ; Wample *et al.,* 1987 ; Louarn *et al.,* 2007). Contrairement aux limbes, les entrenœuds issus des différents types ontogéniques de phytomères présentent des différences de longueurs (Zimmerman, 1954). Les entrenœuds P2 ont des longueurs plus importantes que les entrenœuds P0 ou P1 (Lebon *et al.,* 2004).

Mis à part Rey (2003) qui a analysé l'élongation des pétioles du tournesol à l'aide d'un formalisme sigmoïdal, à notre connaissance aucune autre analyse cinétique de la croissance des pétioles n'a été entreprise. L'élongation des pétioles apparaît cependant comme étant très plastique en réponse à des conditions d'éclairements variables (Balocchi et Phillips, 1997 ; Gianoli, 2001). De même, à notre connaissance, seul Schultz et Matthews, (1988) (Figure I.12) ont entrepris une étude cinétique de la croissance des vrilles. Dans cette étude, la vitesse d'expansion des vrilles est représentée par une courbe en cloche, comme pour les autres organes du phytomère.

2.1.4 Croissance en biomasse des organes végétatifs

Les processus de croissance en biomasse des organes indépendamment des processus de morphogenèse peuvent être considérés comme résultant du remplissage d'un volume d'organe déterminé par la morphogenèse. La variabilité observée de la croissance en biomasse des organes résulte de la variabilité de croissance secondaire et de densité des organes. Les variations de masse des organes indépendamment des processus d'expansion résultent donc des variations des masses par unité de surface pour les limbes ou par unité de longueur pour les entrenœuds. Quelques études ont souligné

une grande plasticité de ces variables aussi bien pour les entrenœuds (Collet *et al.,* 2001) que pour les limbes (Jurick, 1986). Cette plasticité peut être plus forte que celle observée pour l'expansion (Collet *et al.,* 2001).

Pour les limbes, la variable la plus étudiée, liée à la croissance en biomasse, est la surface foliaire spécifique ou surface massique (en anglais specific leaf area, *SLA*, $cm^2.g^{-1}$). La *SLA* est très variable entre les espèces (Poorter et Dejong, 1999). Elle est aussi très variable au sein d'une même espèce pour des conditions environnementales contrastées (Meziane et Shipley, 1999 ; Burns, 2004). Au sein d'une même plante, la *SLA* varie spatialement. Les feuilles les plus exposées aux radiations ont les *SLA* les plus faibles (Marshall et Moserud, 2003). Pour une même feuille, la *SLA* varie aussi temporellement, à l'échelle du cycle de développement (Wermelinger et Koblet, 1990, Christophe *et al.,* 2008), et à l'échelle de la journée (Tardieu *et al.,* 1999). Pour les entrenœuds, de nombreuses variables ont été utilisées pour rendre compte des phénomènes de croissance en biomasse, indépendamment des processus d'élongation. La variabilité de croissance en biomasse des entrenœuds est en grande partie le résultat de la variabilité observée pour les processus de croissance secondaire. C'est pourquoi des variables comme le diamètre ou la densité des entrenœuds ont souvent été plus utilisées qu'une variable plus intégrative de masse par unité de longueur. Une grande variabilité de ces variables est observée en fonction de l'âge des entrenœuds, de leur position dans l'espace (Makëla et Hari, 1986), du climat (Fournier et Andrieu, 2000 (b)) ou des relations « sources - puits » dans la plante (Louarn, 2005). Chez, la vigne d'importantes variations de croissance en biomasse des organes ont été observées, aussi bien pour les entrenœuds que pour les limbes (Wermelinger et Koblet, 1990). Ces variations sont probablement liées à des phénomènes de stockage plus ou moins réversibles d'amidon ou d'autres sucres dans les organes (Winkler et Williams, 1945 ; Ehdaie *et al.,* 2006).

2.1.5 Développement des grappes

La grappe de raisin est une inflorescence composée d'un ensemble de baies charnues (Coombe, 1976) reliées entre elles par une rafle. Le nombre de ramifications et les différents ordres de ramifications existant au sein de l'inflorescence déterminent l'architecture des grappes et sont très dépendants du génotype considéré (May, 2000). Le développement des grappes de vigne suit un développement complexe en plusieurs phases. La masse finale de la grappe est déterminée, à la fois, l'année précédant son développement, en termes de potentiel, et, l'année même du développement végétatif du rameau, en termes de réalisation de ce potentiel.

L'année précédant le développement végétatif, les structures inflorescentielles sont initiées sous forme de primordia dans les bourgeons latents. Cette initiation florale détermine le nombre potentiel de grappes par rameau et de baies par grappe pouvant se développer l'année du développement végétatif (Huglin, 1986 ; May, 2000). Le nombre de primordia d'inflorescences initiés dans les bourgeons est dépendant de la position du bourgeon latent sur l'axe primaire (Carolus, 1970) et des conditions environnementales et trophiques au moment de cette initiation (Bugnon et Bessis, 1968 ; Pouget, 1981). Après le débourrement du rameau, les inflorescences poursuivent leur différenciation. Les stades phénologiques des organes inflorescentiels ont été classés selon une échelle de notation proposée par Coombe (1995) (Figure I.13)

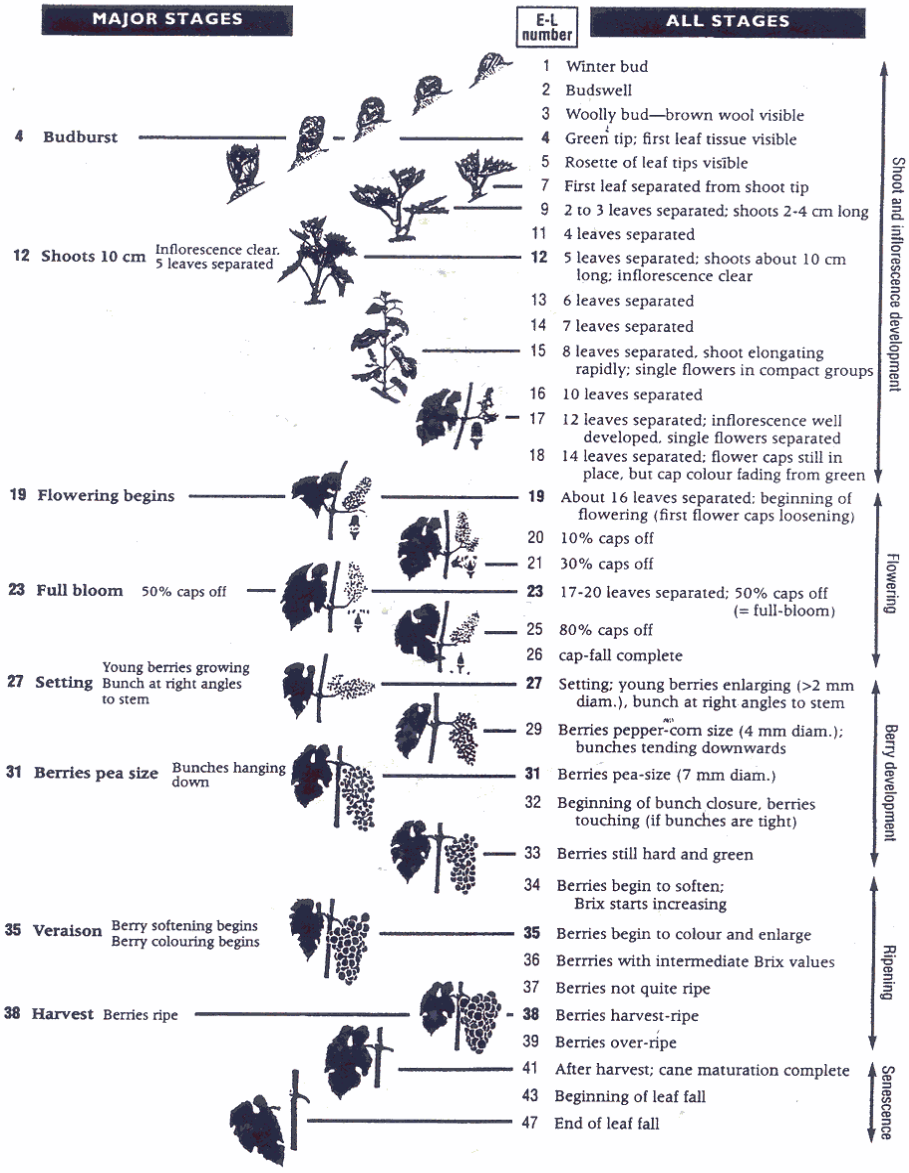


Figure I.13 : Stades phénologiques de la vigne – échelle de Eichorn-Lorenz modifiée (d'après Coombe, 1995).

A partir de l'apparition du phytomère de l'axe primaire qui les porte, les inflorescences sont visibles et la différenciation des fleurs commence. Les inflorescences sont complètement formées environ 20 phyllochrones après l'émission du phytomère qui les porte. La fécondation, phénomène essentiellement autogame chez la vigne (Heazlewood et Wilson 2004), a alors lieu. La période entre la fécondation et le stade limite d'avortement des baies est capitale pour déterminer le nombre final de baies. Durant cette période, deux phénomènes distincts vont influencer le nombre final de baies : la réussite de la fécondation (pourcentage de fleurs fécondées) et la coulure. La coulure correspond à la chute de fleurs fécondées avant qu'elles atteignent 2 mm de diamètre (stade limite d'avortement). Le taux de coulure et la réussite de la fécondation sont très dépendants des conditions environnementales (Staudt, 1981 ; Maigre, 2005 ; Carbonneau *et al.,* 2007) et trophiques (Carbonneau et Ollat, 1993). Après le stade limite d'avortement, toutes les baies encore présentes vont se développer et suivre un modèle de développement semblable (Figure I.14).

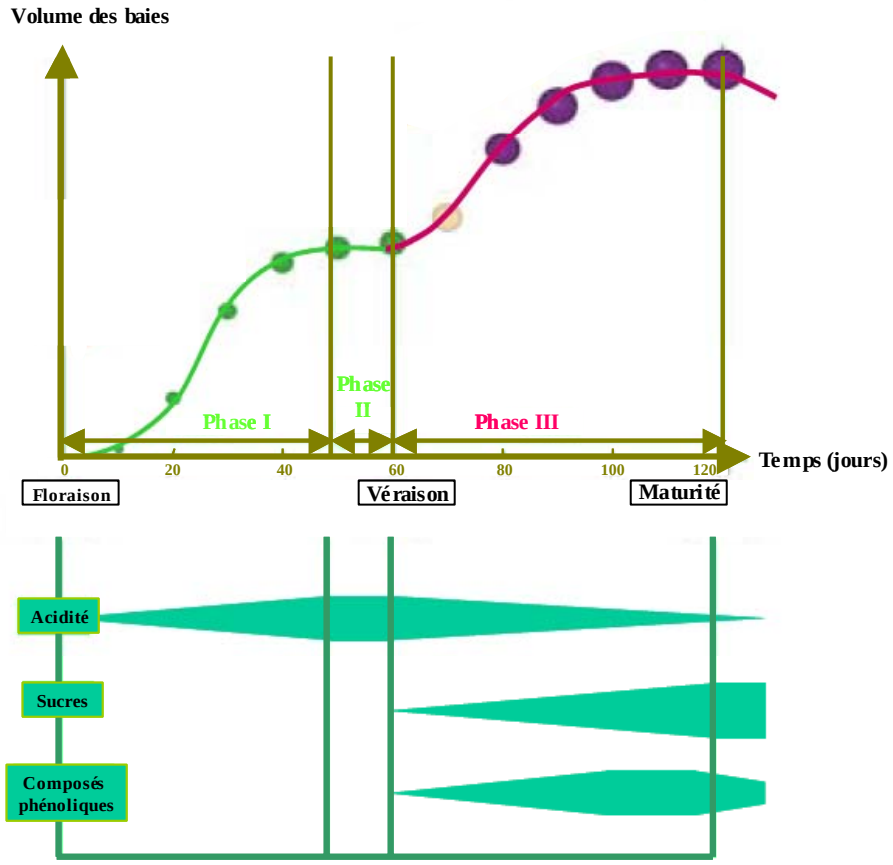


Figure I.14 : Évolution du volume des baies et des principaux composés impliqués dans la qualité (d'après Ollat *et al.,* 2002)

L'évolution de la croissance des baies suit une double sigmoïde avec une phase de latence du développement (Ollat *et al.,* 2002) (Figure I.14). Ce type de modèle de développement est caractéristique de la plupart des fruits charnus (Coombe, 1976). Durant la première phase de développement (phase I ou « croissance herbacée ») la baie présente une activité chlorophyllienne, mais son bilan en carbone est largement négatif car elle importe de nombreux éléments élaborés en provenance des feuilles (Frieden *et al.,* 1987). Cette phase est marquée par une forte activité de division et d'expansion cellulaire (Ojeda *et al.,* 1999). Au niveau biochimique, la baie stocke essentiellement, durant cette phase, des acides organiques notamment malique et tartrique (Possner et Kliewer, 1985). Durant cette phase la croissance en masse et en volume des baies a été modélisée en utilisant un formalisme logistique (Ollat et Gaudilliere, 1998, Dai, 2009). Selon ces formalismes la vitesse d'accumulation des assimilats augmente progressivement après floraison pour ensuite diminuer et devenir quasi-nulle à la fin de cette phase de « croissance herbacée ».

Après une phase de latence (phase II ou « plateau herbacé »), pendant laquelle la baie n'accumule plus d'assimilat, la phase de maturation commence (phase III). Cette phase III commence au moment du stade « véraison ». Durant la phase III, la baie stocke alors des sucres, sous forme de glucose et de fructose (Coombe et McCarthy, 1999), et son acidité totale diminue (Possner et Kliewer, 1985). En parallèle des composés phénoliques sont synthétisés au niveau de la pellicule (Ojeda *et al.,* 2002). L'acidité tend aussi à diminuer à cause de la dégradation de l'acide malique et du fait des phénomènes de dilution liés à l'augmentation du volume des baies. Au niveau cellulaire seuls des processus d'expansion interviennent durant cette phase (Ojeda *et al.,* 1999). Pendant cette phase de maturation, la croissance en masse et en volume des baies a été modélisée par une fonction logistique (Ollat et Gaudillière, 1998). L'accumulation des assimilats dans les baies est alors beaucoup plus rapide que pendant la première phase de croissance, et la vitesse maximale d'accumulation est atteinte juste après véraison (Ollat et Gaudillière, 1998 ; Dai, 2009).

2.1.6 Développement des parties pérennes

Nous désignerons par parties pérennes, les racines et le tronc. En plus des fonctions d'ancrage et d'absorption d'eau et d'éléments minéraux assurées par les racines, les racines et le tronc de la vigne ont un rôle de stockage et de mobilisation d'assimilats assurant la pérennité de la plante. La plupart des vignes cultivées présente une caractéristique commune à beaucoup d'espèces fruitières qui est liée à l'existence de deux génotypes différents constituant la plante : le greffon et le porte-greffe. Les

racines et la base du tronc forment le porte-greffe, la partie supérieure du tronc et les rameaux végétatifs forment le greffon.

Les parties pérennes accumulent tous types de réserves : de l'amidon (Bouard, 1966), des sucres solubles (Castellan-Estrada, 2001) et des acides aminés (Keller *et al.,* 1995). La concentration des réserves dans les parties pérennes évolue au cours du cycle de développement. Ces réserves sont d'abord utilisées en début de cycle de développement pour être ensuite reconstituées au cours du cycle. Les variations observées en terme de masse et de concentration des substances de réserves sont plus faibles dans le tronc que dans les racines (Candolfi *et al.,* 1996 ; Zapata *et al.,* 2004 (a)). Globalement, au cours du cycle de développement, on distingue deux phases d'évolution de la concentration des réserves (Loescher *et al.,* 1990). Dans les stades précoces du développement, la mobilisation des réserves est forte pour permettre la reprise et un démarrage rapide du développement végétatif (Zapata *et al.,* 2004 (a)). Après les stades précoces de développement, au vu de la bibliographie, il est assez difficile de quantifier précisément les flux de biomasse entre les compartiments végétatif et reproducteur. Certains auteurs observent un stockage de réserves pouvant commencer à partir du stade 10 feuilles étalées (Champagnol, 1984). D'autres observent celui-ci beaucoup plus tard autour de la floraison (Zapata *et al.,* 2004 (b)). Ce stockage tend ensuite à diminuer à partir de la véraison (Comas *et al.,* 2005), et des mobilisations de réserves peuvent être observées dans certains cas pour permettre la maturation des raisins en fin de cycle de développement (Candolfi-Vasconcelos *et al.,* 1994). Les différences observées entre les différents résultats soulignent la grande plasticité du développement racinaire en fonction des conditions environnementales (Keller *et al.,* 1995), du génotype considéré (Toumi *et al.,* 2007), et des rapports « sources - puits » (Bota *et al.,* 2004). Au niveau morphologique, dès le débourrement une forte croissance des racines fines permettant l'absorption d'eau et de minéraux est observée (Freeman et Smart, 1976), alors que la croissance des racines plus épaisses et lignifiées est plus tardive dans le cycle (Bates *et al.,* 2002).

2.2 Principaux facteurs affectant le développement de la plante

La vigne comme la plupart des espèces agronomiques n'est jamais cultivée dans des conditions permettant son développement potentiel. Nous nous attacherons, donc, dans cette partie à décrire l'influence de deux facteurs environnementaux principaux que sont la température (§ 2.2.1) et l'état hydrique de la plante sur le développement de la vigne (§ 2.2.2). Enfin, à l'aide de certains résultats expérimentaux, nous soulignerons comment la compétition trophique (§ 2.2.3), qui résulte à la fois de l'environnement et de la structure même de la plante, affecte le développement de la plante.

2.2.1 Température

Chez la vigne, en l'absence de contrainte, les processus d'organogenèse des axes et de morphogenèse des organes sont sous le contrôle de la température (*cf.* § 2.1.2 et § 2.1.3). La vitesse d'apparition des feuilles en fonction du temps thermique est constante tout au long du développement de l'axe primaire (Bindi *et al.,* 1997 ; Lebon *et al.,* 2004). Le débourrement des axes secondaires est un phénomène automatique qui intervient à une durée constante exprimée en temps thermique après l'apparition du phytomère de l'axe primaire qui le porte. Cette vitesse est constante pour chaque axe secondaire durant toute la durée du développement de l'axe (*cf.* § 2.1.2). Ce rôle direct de la température a été validé aussi bien pour les processus d'organogenèse que de morphogenèse pour une large gamme de températures comprise entre 10 et 35°C (Champagnol, 1984 ; Huglin, 1986 ; Carbonneau *et al.,* 2007). Au dessus de la valeur maximale de cette gamme, un fort effet négatif de la température est observé aussi bien pour les processus d'organogenèse que pour l'expansion des organes (Huglin, 1986).

Concernant la phénologie des grappes une forte corrélation existe entre la température, la date de floraison et la date de véraison (Coombe, 1995 ; Figure I.13). La floraison a lieu lorsque le temps thermique depuis le débourrement dépasse une valeur constante pour chaque cépage (Buttrose et Hale, 1973 ; Chuine *et al.,* 2004). L'apparition de la véraison est aussi fortement liée à la température bien qu'elle dépende d'autres facteurs abiotiques en partie liés au microclimat des grappes. La date de maturité des grappes est, par contre, beaucoup moins reliée à la température, du fait de la multiplication d'autres effets de l'environnement sur les phénomènes de maturation aussi bien sur la composition en métabolismes primaires que secondaires (Huglin, 1986). La bonne adéquation généralement observée entre le temps thermique et l'occurrence des stades phénologiques a ainsi permis de classer chaque cépage en fonction de ses besoins en température pour atteindre les différents stades de développement de la grappe (Huglin, 1986 ; Coombe, 1995).

2.2.2 Etat hydrique de la plante

La prise en compte de l'effet du déficit hydrique sur le développement de la vigne est capitale parce qu'elle est cultivée principalement dans des zones et des périodes où la contrainte hydrique est récurrente. L'évaluation de l'impact du déficit hydrique sur le développement de la vigne est d'autant plus nécessaire que la « pratique viticole » préconise la culture de la vigne dans des conditions de contrainte hydrique modérée**.** Une contrainte hydrique modérée améliorerait la qualité des baies en optimisant au travers des modifications des relations « sources - puits », du microclimat dans la zone

des grappes, de l'interception du rayonnement et de la physiologie de la baie (Smart *et al.,* 1990). La réponse globale au déficit hydrique d'une plante implique une cascade de réponses qui se mettent en place progressivement lorsque l'intensité du déficit hydrique augmente. Ces réponses ont globalement pour conséquence de réduire les pertes d'eau par la plante. Le déficit hydrique édaphique entraîne principalement une diminution de la densité des flux transpiratoires (conductance stomatique), une réduction des surfaces d'échanges gazeux, une augmentation des prélèvements d'eau du sol et une tolérance à la déshydratation des tissus. L'ensemble de ces mécanismes entraîne une multitude d'effets indirects sur le fonctionnement de la plante, se manifestant par exemple par une réduction de l'activité photosynthétique, ou une réduction de la conductivité hydraulique des tissus conducteurs.

Réduction des flux évaporatoires et conséquences sur la photosynthèse

La vigne est considérée comme une espèce avec un comportement isohydrique, c'est à dire, qui réduit le flux transpiratoire en situation de contrainte hydrique afin de maintenir l'état hydrique de ses tissus (Schultz, 2003). Cette stratégie de réduction du flux transpiratoire permet de réduire l'utilisation de l'eau du sol et d'éviter une baisse trop importante du potentiel hydrique foliaire. A l'inverse les plantes anisohydriques maintiennent une forte conductance stomatique même lorsque le sol se dessèche (Tardieu et Simmoneau, 1998). Le principal mécanisme de régulation du flux transpiratoire est lié aux mécanismes de fermeture des stomates, en réponse au déficit hydrique (Hsaio, 1973). Pour des contraintes hydriques modérées, l'ouverture stomatique est principalement contrôlée par des signalétiques hormonales (*ABA*, Hartung *et al.,* 2002, Parent *et al.,* 2009). Chez la vigne, la réduction de la conductance stomatique est observée pour des valeurs de contrainte hydrique modérée (*FTSW*[1]=0.4). Une des conséquences de la fermeture stomatique est la réduction de l'activité photosynthétique de la plante par la limitation de la fourniture du CO2 au mésophylle (Jones et Corlett, 1992 ; Flexas *et al.,* 2002). Une baisse de l'activité photosynthétique est observée pour des valeurs de *FTSW* inférieures à celles observées pour la conductance stomatique (*FTSW*= 0.3 ; Pellegrino *et al.,* 2005 ; Lebon *et al.,* 2006). Cette différence serait à relier à une diffusivité plus importante de CO2 par rapport à la vapeur d'eau. Ceci permet un maintien plus tardif de la photosynthèse lors de la fermeture progressive des stomates (Schultz, 2003 ; Lebon *et al.,* 2006).

[1] Fraction d'eau transpirable du sol ou *FTSW* : variable définie pour caractériser le déficit hydrique. Elle correspond, pour le volume de sol exploré par les racines, au rapport entre la quantité contenue par ce volume de sol à un instant t et la quantité maximale que le sol peut contenir. Cette quantité maximale est la différence entre la quantité d'eau à la capacité de rétention du sol et celle qui reste lorsque la conductance stomatique de la plante est nulle ou si les pertes en eau de la plante sont inférieures à 10% de celles d'une plante ne subissant pas de déficit hydrique (Sinclair et Ludlow, 1986).

Diminution des surfaces d'échange gazeux

Le déficit hydrique affecte également les processus d'organogenèse et de morphogenèse des organes (Belaygue *et al.,* 1996). La diminution combinée de l'activité photosynthétique et de la surface foliaire entraîne par conséquent une forte diminution de l'activité des sources des plantes cultivées sous contrainte hydrique.

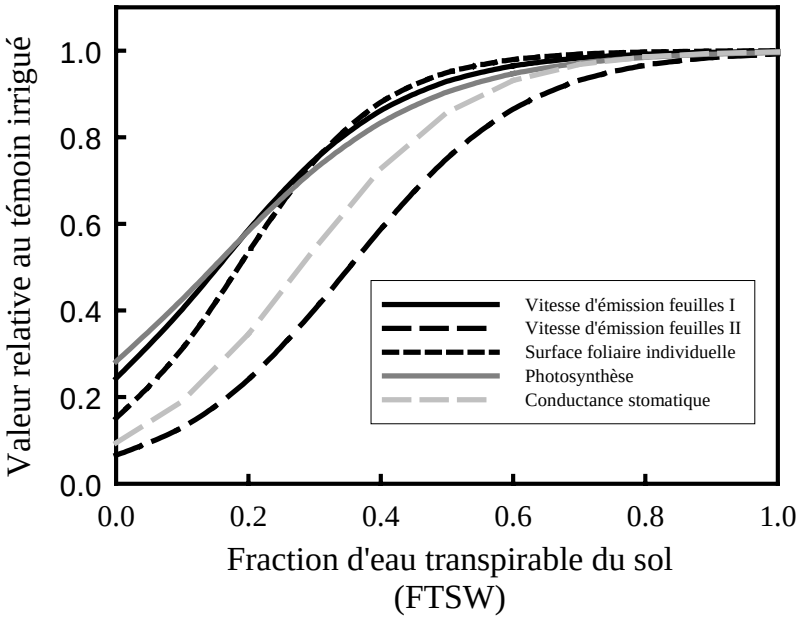


Figure I.15 : Courbes de réponse des différents processus au déficit hydrique (d'après Lebon *et al.,* 2006)

Différents niveaux de sensibilité à la fois des axes et des différents processus d'organogenèse au déficit hydrique ont été mis en évidence (Figure I.15). L'organogenèse de l'axe primaire est moins sensible que l'organogenèse des axes secondaires. Alors que la vitesse de développement des axes secondaires est très affectée par la contrainte hydrique, les probabilités de débourrement des axillaires et les durées de développement sont peu ou pas affectées (Gomez del Campo *et al.,* 2002 ; Bindi *et al.,* 2005 ; Pellegrino *et al.,* 2005 ; Lebon *et al.,* 2006). Pour chaque axe secondaire la vitesse d'apparition des feuilles est réduite de la même manière par la contrainte hydrique quelque soit leur type (P0-P1-P2) et leur niveau de développement (Lebon *et al.,* 2006). La diminution de la vitesse d'apparition des feuilles sur les axes secondaires est observée pour des valeurs seuils de *FTSW* supérieures à celle entraînant une diminution de l'activité photosynthétique (Figure I.15). Cette différence de sensibilité au déficit hydrique entre l'activité photosynthétique et l'organogenèse est observée chez de nombreuses espèces à développement indéterminé (e.g. Turc et Lecoeur, 1997, chez le pois). Cette différence souligne ainsi l'existence d'une régulation non trophique du développement des axes

résultant, sans doute d'un signal hormonal provenant des racines en situation de contrainte hydrique (Sobeih *et al.,* 2004).

Chez la vigne, comme chez la plupart des plantes à développement indéterminé (Lecoeur et Sinclair, 1996 ; Wery, 2005), une diminution de la surface foliaire individuelle est observée en situation de contrainte hydrique mais pour des seuils de *FTSW* inférieurs à ceux nécessaires pour observer une diminution de la production de feuilles sur les axes secondaires (Pellegrino *et al.,* 2005, Lebon *et al.,* 2006) (Figure I.15). Cette diminution de la surface foliaire, en situation de contrainte hydrique, résulte d'une diminution de la vitesse d'expansion foliaire alors que la durée d'expansion est légèrement rallongée par rapport à des situations sans contrainte hydrique (Schultz et Matthews, 1988). De même, une diminution de la longueur des entrenœuds en situation de contrainte hydrique a été observée sur la vigne (Hardie et Martin, 2000). A même niveau de contrainte hydrique, la diminution de l'élongation des entrenœuds est plus faible que celle de l'expansion foliaire (Schultz et Matthews, 1988).

Augmentation des prélèvements d'eau du sol

L'effet de la contrainte hydrique sur le développement des racines et, plus globalement, sur la répartition des assimilats entre les différentes parties aériennes et souterraines des plantes a été très étudié. Les résultats disponibles dans la littérature montrent, sans que ce soit une règle absolue, une augmentation relative du développement racinaire par rapport à celui des parties aériennes en situation de contrainte hydrique (Mapfumo *et al.,* 1994 ; Price *et al.,* 2002). Cette augmentation du développement racinaire est couplée avec une augmentation des réserves stockées dans les racines (Loescher *et al.,* 1990). Au niveau morphologique, le développement des racines les plus profondes serait favorisé par la contrainte hydrique (Asseng *et al.,* 1998). Cependant il semble difficile de généraliser ces résultats, car le développement des racines est avant tout limité par des contraintes pédologiques. Il est donc difficile, voire impossible, de comparer les différentes expérimentations. L'amplitude des variations observées d'une étude à l'autre témoigne avant tout des différences génotypiques existantes entre les porte-greffes quant à leur sensibilité au déficit hydrique (Bota *et al.,* 2004 ; Toumi *et al.,* 2007).

Physiologie des grappes

Dans les situations agronomiques, où la surface foliaire par rapport au nombre de grappes est contrôlée par la taille, où la disposition des feuilles dans l'espace est maîtrisé grâce aux différentes pratiques et où la somme des températures est suffisante pour que le raisin atteigne la maturité, le déficit hydrique

du sol est le principal facteur abiotique affectant la qualité du raisin et le rendement. Une contrainte hydrique d'intensité modérée ne va pas affecter significativement le rendement, et peut avoir un effet positif sur la qualité du raisin (Kennedy *et al.,* 2002 ; Carbonneau *et al.,* 2007). Pour ce niveau de contrainte, la photosynthèse est peu affectée alors que le développement végétatif est réduit. Ceci favorisera donc l'accumulation de biomasse dans les baies. Une contrainte sévère va, par contre, avoir un effet négatif sur le rendement et la qualité du raisin, car il entraîne une forte diminution de l'activité photosynthétique (Dry *et al.,* 2001 ; Pellegrino, 2003).

Les principales variables étudiées dans la réponse du développement du raisin au déficit hydrique sont : (i) la biomasse fraîche des baies qui détermine le rendement, (ii) la concentration en sucres et (iii) la taille des baies qui détermine quant en partie la qualité du raisin. Peu d'études ont porté sur l'impact du déficit hydrique sur la biomasse sèche des baies ou la quantité totale de sucres. Une contrainte hydrique entraîne une diminution du volume, du diamètre de la baie, du fait d'une diminution du volume cellulaire (Ojeda *et al.,* 2001 ; Rogiers *et al.,* 2004). De plus, l'accumulation de sucres et de biomasse est moins sensible au déficit hydrique que la croissance en volume de la baie (Stevens *et al.,* 1995, Etcherbane, 2008). La concentration en sucres, résultant du ratio entre la quantité de sucres et le volume de la baie, est donc peu affectée par des contraintes hydriques modérées et peut, même, être légèrement augmentée (Reynolds *et al.,* 2005).

Les études portant sur les variations de croissance en biomasse des organes en réponse au déficit hydrique sont peu nombreuses et ne permettent pas de découpler l'effet de la contrainte hydrique d'un effet trophique lié à une diminution de l'offre en assimilats. Malgré tout, il semblerait que la *SLA* et la croissance en biomasse des entrenœuds diminuent en situation de contrainte hydrique (Kalapos *et al.,* 1996). Chez la vigne, cette diminution a été observée pour la croissance en biomasse des entrenœuds (Matthews *et al.,* 1987).

2.2.3 Compétition trophique

La compétition trophique peut être définie comme étant la compétition entre les organes « puits » pour les assimilats provenant des organes « sources ». Chez la vigne, la composition biochimique des organes est assez constante au cours du temps et le coût de fabrication des organes est similaire pour tous les organes (Castelan-Estrada, 2001). Il est donc possible de confondre la quantité d'assimilats produite par la plante et répartie dans les organes et la quantité totale de biomasse des organes. Dans la suite de ce travail, ce problème sera éludé car nous travaillerons en bilan net en carbone, au travers de l'efficience biologique globale de la plante en terme de production de biomasse (Monteith, 1977).

Au sein d'une plante, tous les organes en développement (feuilles, entrenœuds, fruits, parties pérennes) peuvent être considérés comme des puits. D'autre part, la biomasse disponible pour le développement de la plante provient de l'activité photosynthétique des organes, principalement des feuilles. Cette biomasse disponible pour le développement du rameau peut aussi provenir de la remobilisation de biomasse depuis l'ensemble des organes et principalement depuis les parties pérennes (Wardlaw, 1990). Les facteurs environnementaux modifient également l'intensité de la compétition trophique. La contrainte hydrique diminue l'activité des sources et le nombre de puits se développant (*cf.* § 2.2.2), et l'intensité du rayonnement détermine l'activité des sources (Monteith, 1977).

En écophysiologie, l'impact de la compétition trophique sur le développement des plantes a été moins étudié que celui des contraintes environnementales. La compétition trophique est un phénomène important en agronomie, car les interactions entre la production de biomasse et le développement des organes, sont, pour une grande partie, à l'origine de la plasticité phénotypique des plantes (Sultan, 2000). La compétition trophique apparaît ainsi comme centrale dans l'élaboration des phénotypes et de la performance des plantes (Wardlaw, 1990). Les fruits sont généralement les principaux puits de biomasse et leur développement affecte tous les autres processus de croissance. Leurs forts besoins les rendent ainsi très sensibles à l'état trophique de la plante. Le développement des fruits entraîne, par rétroaction, en augmentant la compétition trophique au sein de la plante, une réduction du développement végétatif, en agissant sur tous les processus de développement : l'organogenèse (Valantin *et al.,* 1999), la morphogenèse (Costes *et al.,* 2000) et la croissance en biomasse des organes (Heuvelink et Bruiskool, 1995). La compétition trophique s'exprime également entre les organes végétatifs. Ainsi, une augmentation du nombre de rameaux végétatifs entraîne une diminution du développement de chaque rameau (Miller et Howell, 1998).

Chez la vigne, l'organogenèse des axes et la morphogenèse des organes sont fortement affectées par la compétition trophique. Dans de nombreuses études, l'intensité de la compétition trophique a été modulée en jouant sur le nombre de grappes par rameau (Edson *et al.,* 1993 ; Miller *et al.,* 1997 ; Petrie *et al.,* 2000), sur le nombre de rameaux par plante (Miller *et al.,* 1996 & 1997 ; Sommer *et al.,* 1995), ou en enlevant des feuilles (Fournioux, 1996 & 1997). Dans ces études le niveau de compétition trophique à l'echelle de la plante, quand il est quantifié, est estimé généralement au travers de rapport « feuilles - fruits ». Pour ces différentes situations, une forte diminution de l'organogenèse des axes (Miller *et al.,* 1997 ; Petrie *et al.,* 2000) et une diminution plus faible de la morphogenèse des feuilles (Edson *et al.,* 1993 ; Sommer *et al.,* 1995 ; Fournioux, 1996 ; Miller *et al.,* 1996) et des entrenœuds (Fournioux, 1997 ; Petrie *et al.,* 2000) ont été observées en réponse à une augmentation de la compétition trophique.

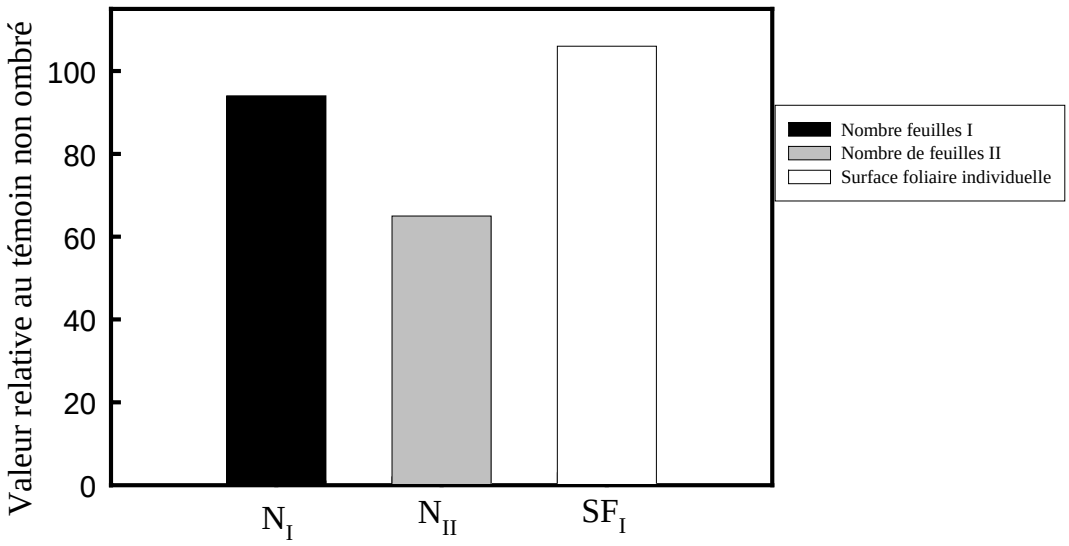


Figure I.16 : Influence de la compétition trophique sur les différents processus de développement
Variations des valeurs observées pour les différents processus pour des plantes à l'ombre par rapport à un témoin bien éclairé (d'après Louarn, 2005).

Pour l'organogenèse des axes, une des principales hypothèses proposées par Lebon *et al.,* (2004) pour expliquer les différences de vitesse et de date de développement des axes secondaires (*cf.* § 2.1.2) serait que les arrêts et les vitesses de développement des axes sont régulés par la compétition trophique entre les différents rameaux et au sein de chaque rameau. Même en l'absence de grappes, l'ensemble des axes végétatifs se développant sur le rameau est en forte compétition, du fait de l'augmentation progressive du nombre d'axes en croissance. Cette compétition entraîne un arrêt progressif du développement des axes secondaires. La robustesse de l'organogenèse de l'axe primaire et l'absence d'arrêt de développement de celui-ci souligne par ailleurs sa grande force de puits relativement aux autres axes. Cette hypothèse de la prépondérance de l'organogenèse secondaire dans l'adaptation aux fluctuations de la disponibilité en biomasse a été confirmée par les travaux de Louarn (2005 (Figure I.16)).

De fait un classement relatif a été proposé par Lebon *et al.* (2004), Louarn (2005) et Louarn *et al.* (2007) pour les différents processus de développement en fonction de leur niveau de sensibilité à la compétition trophique comme suit : organogenèse secondaire > morphogenèse des entrenoeuds = morphogenèse des feuilles > organogenèse primaire.

Les allocations de biomasse aux parties pérennes diminuent lorsque la compétition trophique augmente (Miller *et al.,* 1997 ; Petrie *et al.,* 2000). La croissance en biomasse des organes végétatifs

est également affectée par la compétition trophique. L'augmentation de l'intensité de la compétition trophique entraîne une diminution de la croissance en biomasse des feuilles (Miller *et al.*, 1997), et de façon plus importante, une diminution de celle des entrenœuds (Edson *et al.*, 1993). Ces résultats ont conduit à proposer, dans les modèles de développement, l'existence d'un pool transitoire de réserves dans les organes dont le niveau de remplissage dépendrait de l'état trophique de la plante (Gary *et al.,* 1995 ; Bertin *et al.,* 1999). Au delà de la simple quantité de biomasse allouée aux puits, l'augmentation de l'intensité de la compétition trophique dans la plante peut avoir un effet négatif, à la fois sur le rendement (Petrie *et al.,* 2000) et sur la qualité du raisin, notamment en travers des concentrations en sucres du raisin (Kliewer *et al.,* 2000 ; Kliewer and Dokoozlian, 2005).

2.3 Diagnostics des connaissances et des priorités – démarche

Le développement de la vigne résulte du développement d'une cohorte d'organes topologiquement connectés dans une structure complexe. La vigne est une espèce pérenne dans laquelle les développements végétatif et reproducteur sont concomitants durant tout le cycle de développement. Les différents niveaux de plasticité observés du développement des différentes parties résultent, d'une part, de caractéristiques de développement propre des organes et d'interactions complexes entre les différentes parties. D'autre part, l'environnement et les relations trophiques entre les organes conditionnent aussi en grande partie le développement des différents organes. De plus, de fortes rétroactions entre les développements végétatif et reproducteur conditionnant l'architecture de la plante et le rendement ont été mis en évidence. L'étude de la mise place de la surface foliaire et de l'architecture de la plante est donc un préalable indispensable à la compréhension du développement de la plante dans sa totalité. L'établissement de la surface foliaire est le résultat des processus d'organogenèse, de morphogenèse et de croissance en biomasse des organes végétatifs. La mise en place de la surface foliaire résulte également de la structure complexe du rameau de vigne, à la fois modulaire (P0-P1-P2) et hiérarchisée (axes primaires et secondaires). La mise en place de la surface foliaire résulte enfin de l'influence des contraintes abiotiques et de relations trophiques entre les différents organes. L'influence du déficit hydrique sur la mise en place de la surface est bien connue. Par contre les déterminants trophiques qui influent sur la mise en place de la surface foliaire le sont moins. Or ce point semble important pour comprendre la plasticité observée du développement végétatif de la vigne. Dans ce système il semble que les processus d'organogenèse des axes conditionneraient fortement la variabilité observée de la surface foliaire.

La première étape de ce travail a été d'approfondir et de confirmer par une démarche expérimentale l'influence des rapports « sources - puits » sur le développement de la vigne. Nous vérifierons tout d'abord si l'organogenèse des axes est bien le principal processus expliquant la variabilité observée du développement du rameau. Nous utiliserons une décomposition analytique des déterminants de l'organogenèse pour étudier la sensibilité relative des différents processus d'organogenèse à la compétition trophique et l'influence de la topologie de la plante sur l'impact de la compétition trophique.

Les questions auxquelles nous essaierons de répondre dans cette partie expérimentale seront donc :

Quel est l'impact de la compétition trophique et de la structure du rameau sur le développement des organes végétatifs ?

L'évolution de la compétition trophique permet-elle d'expliquer les variations de cinétiques de développement des différents organes végétatifs observées?

Peut-on classifier les différents déterminants de l'organogenèse (probabilité de débourrement, vitesse et durée de développement) selon leur niveau de sensibilité à la compétition trophique ?

3 Influence de la compétition trophique sur le développement du rameau de vigne

Dans ce chapitre, l'impact de la compétition trophique sur les processus de développement (organogenèse, morphogenèse) du rameau a été analysé sur deux génotypes (Syrah, Grenache N.) en modifiant le nombre de grappes sur chaque rameau. L'utilisation du cadre d'analyse de l'organogenèse décrit précédemment a permis d'analyser les effets des modifications de la charge en fruits sur l'ensemble des variables du cadre d'analyse (date et probabilité de débourrement, vitesse, durée). Trois expérimentations menées en 2003, 2004 et 2006 ont été utilisées dans cette étude (Figures I.17,18). Les données expérimentales des deux premières expérimentations ont été recueillies lors du travail de thèse de Gaëtan Louarn (Louarn, 2005), les résultats de la dernière expérimentation sont issus de mon stage de Master (Pallas, 2006). Cette partie de la thèse a été publiée en Septembre 2008, dans la revue *Physiologia Plantarum* (**134:** 49–63)

Figure I.17 : Photos des expérimentations
Les plantes sont au stade véraison (stade 35, Coombe, 1995). A. été 2003 (Louarn, 2005), B. été 2004 (Louarn, 2005). C. été 2006.

Figure I.18 : Photos de l'expérimentation conduite d'Avril à Août 2006

A. plantes au stade 4 feuilles étalées (stade 11, Coombe, 1995). B. plantes en début de floraison (stade 19). C. plantes au stade véraison (stade 35).

Résumé en français

Dans cette étude l'effet de la compétition trophique entre les compartiments végétatifs et reproducteurs chez la vigne (*Vitis vinifera* L.) a été analysé. Deux cépages internationaux (le Grenache N. et la Syrah) ont été cultivés en pot et sans déficit hydrique. Différents niveaux de compétition trophique au sein du rameau ont été obtenus en modifiant la charge en fruit de chaque rameau. Pour analyser finement l'effet de la compétition trophique sur le développement des axes une décomposition analytique des processus d'organogenèse a été utilisée. La vitesse de production des phytomères sur l'axe primaire, la probabilité et la date de débourrement des axes secondaires n'ont pas été affectées par la compétition trophique. Par contre, la durée de développement des axes secondaires ainsi que la vitesse de production des phytomères sur les axes secondaires ont été fortement affectées. De nombreux facteurs semblent moduler l'impact de la compétition trophique sur la vitesse et la durée de développement des axes secondaires. Le type de phytomère dont sont issus les axes secondaires, la distance topologique entre les axes et les grappes ainsi que le cépage modulent fortement l'effet de la compétition trophique. Ainsi, l'augmentation de la charge en fruit a principalement réduit l'organogenèse des axes issus des phytomères P1-P2, situés à proximité des grappes et pour le Grenache N. Il apparaît au vu des résultats de cette étude qu'une approche de modélisation basée sur les relations « sources - puits » entre les organes et qui tienne compte des distances topologiques entre les organes soit plus prometteuse pour simuler l'organogenèse des rameaux de vigne qu'une simple approche basée sur la simulation de l'organogenèse des axes en fonction du temps thermique.

 Copyright © Physiologia Plantarum 2008, ISSN 0031-9317

Influence of intra-shoot trophic competition on shoot development in two grapevine cultivars (*Vitis vinifera*)

Benoît Pallas[a,b], Gaëtan Louarn[c], Angélique Christophe[a], Eric Lebon[a] and Jérémie Lecoeur[c,*]

[a]INRA-Montpellier, UMR759 LEPSE, 2 place Viala, F-34060 Montpellier, France
[b]Ecole Centrale de Paris – Laboratoire MAS, Grande voie des vignes, F-92 295 Châtenay-Malabry, France
[c]SupAgro-Montpellier, UMR759 LEPSE, 2 place Viala, F-34060 Montpellier, France

Correspondence
*Corresponding author,
e-mail: jeremie.lecoeur@supagro.inra.fr

Received 11 January 2008; revised 22 February 2008

doi: 10.1111/j.1399-3054.2008.01100.x

The effect of trophic competition between vegetative sources and reproductive sinks on grapevine (*Vitis vinifera* L.) shoot development was analyzed. Two international cultivars (Grenache N and Syrah) grown in pots, which were well watered, were studied. A large range of trophic competition levels was obtained by modifying the cluster loads per plant. An analytical breakdown of the branching system was used to analyze the effects of trophic competition. Phytomer production on the primary axis and the probability and timing of axillary budburst were not affected by trophic competition. However, the duration of development and leaf production rate for secondary axes were both significantly affected. The impact of trophic competition differed within the P0–P1–P2 architectural module, locally within the shoot and between cultivars. Trophic competition reduced the organogenesis of secondary axes most strongly close to clusters, on P1–P2 phytomers and in Grenache N. Based on these results, a modeling approach simulating sink strength variation and the local effects of sink proximity would be more relevant than a model considering only development as a function of thermal time or the global distribution of available biomass.

Introduction

Trophic competition in the plant depends on the balance between supply and demand for photosynthate and carbon resources in each organ (Gifford and Evans 1981, Wardlaw 1990). Previous studies have highlighted the importance of trophic relationships between vegetative sources and reproductive sinks. Indeed, the presence of fruits tends to reduce the biomass allocated to vegetative shoots [Marcelis 1993, for cucumber (*Cucumis sativus* L.) and Heuvelink and Buiskool 1995, for tomato (*Lycopersion esculentum* L.)], organogenesis [El-Keblawy and Lovett-Doust 1996, and Valantin et al. 1999, for Cantaloupe melon (*Cucumis melo* L.)] and the morphogenesis of vegetative shoots [Costes et al. 2000, for apricot (*Prunus armeniaca* L.), and Gautier et al. 2001, for tomato (*L. esculentum* L.)].

Previous studies on grapevine have shown that cluster development affects the development of the plant as a whole, by reducing total plant leaf area in particular (Miller et al. 1997, Petrie et al. 2000). Some quantitative agronomic indicators generated from field analyses have been used to optimize the ratio between cluster load levels and plant leaf area (Kliewer and Dokoozlian 2005, Murisier 1996), leading to changes in agronomic practice (Jackson and Lombard 1993, Rives 2000, Smart et al. 1990). However, the dynamic and the quantitative impacts of trophic competition between clusters and vegetative shoots have not been extensively studied in grapevine.

Many studies based on ^{14}C labeling have emphasized the roles of the direction of assimilate fluxes and topological distance between organs in assimilate partitioning

Abbreviations – °Cd, degree-days; Cve, error coefficient of variation; PPFD, photosynthetic photon flux density.

within the plant [Halle and Weaver 1962, and Koblet and Perret 1972, for grapevine (*Vitis vinifera* L.)]. In these studies, the sink was found to be supplied with assimilates principally from the nearest source. Consideration of the distance between sources and sinks is required for the modeling of assimilate distribution and simulation of the local impact of trophic competition on plant development (Allen et al. 2005, Lacointe 2000, Minchin and Lacointe 2005). However, several authors have proposed models based on an analysis of carbon partitioning, in which all the assimilates produced are used to generate a common carbon pool, which then supplies all sinks (e.g. Guo et al. 2006, Luquet et al. 2006). In this approach, the distribution of assimilates is not related to the topological distance separating a sink from the various sources or to a particular vascular connection between a set of organs. Local effects of trophic competition on plant development are assumed to result purely from the dynamics of assimilate availability for the growth of the whole shoot and the timing of development of different organs, with no effect of sink proximity (Guo et al. 2006).

Plant development results from the organogenesis and morphogenesis of a set of axes. Both these processes may be strongly affected by trophic competition (e.g. Miller et al. 1997, on grapevine). The contribution made by each of these two processes depends on species. In most single-stemmed species, total plant leaf area depends more on individual leaf area than on leaf number [Dosio et al. 2003, for sunflower (*Helianthus annuus* L.); Chenu et al. 2005, for *Arabidopsis thaliana* L.]. By contrast, in most woody species [e.g. kiwi-fruit (*Actinida deliciosa* L.); Seleznyova et al. 2002] and indeterminate herbaceous species [e.g. white clover (*Trifolium repens* L.); Belaygue et al. 1996; or pea (*Pisum sativum* L.); Turc and Lecoeur 1997], plant leaf area depends primarily on leaf number rather than on individual leaf area. In grapevine, organogenesis (which determines leaf number) appears to be the main process determining total plant leaf area (Lebon et al. 2004, 2006).

In grapevine, as in most deciduous woody plants, the annual shoots develop from latent buds produced during the previous cycle, consisting of 8–11 preformed phytomers, in which clusters are localized (Huglin 1958). The annual shoot is a complex branching system of two orders of indeterminate axes, in which each phytomer of the primary axis can produce a secondary axis (Lebon et al. 2004). These axes are built up from successive modules, each containing three successive phytomers of different types, P0–P1–P2 (Jaquinet and Simon 1971, Lebon et al. 2004). Differences in development have also been observed between secondary axes developing from P0 or P1–P2 phytomers. Secondary axes derived from P0 phytomers generally develop much more extensively than those derived from P1–P2 phytomers (Lebon et al. 2004). Local differences have also been observed, with secondary axes at the base of the annual shoot being more developed than those at the top of the annual shoot (Louarn et al. 2007). Thus, variations in annual shoot development result from the pattern of organogenesis of the primary and secondary axes, the development of which is conditioned by insertion rank on the primary axis and position within the P0–P1–P2 module.

The different axes display a hierarchical response to environmental conditions. Primary axis organogenesis is similar in all environmental conditions (Lebon et al. 2006, Schultz 1992). By contrast, secondary axis organogenesis is highly sensitive to environmental conditions, and variations in this process strongly affect the total leaf area of the plant (Lebon et al. 2006, Williams 1987). The organogenesis of individual axis has generally been analyzed and modeled as a function of thermal time (Bonhomme 2000). This approach was also recently applied to grapevine shoots (Lebon et al. 2004). Louarn et al. (2007) proposed a three-stage developmental model of secondary axes in grapevine: (1) a lag period between the appearance of a phytomer on the primary axis and the corresponding axillary budburst; (2) a phase in which phytomer production is a linear function of thermal time and (3) the end of new phytomer production.

In this study, we analyzed the impact of cluster growth on the topology of the annual shoot and, particularly, on the development of secondary axes, taking into account insertion rank on the primary axis, position in the repetitive module (P0–P1–P2) and distance from the clusters. We studied two international cultivars Grenache N and Syrah, with the aim of identifying traits related to phenotypic variability in response to a large range of cluster loads. Cluster loads varied from no cluster to high cluster load levels corresponding to agronomic conditions optimizing cluster quality. Experiments were carried out on plants in large pots, grown outdoors, to ensure that the results obtained could be extrapolated to standard production conditions. Plant topology and development were analyzed for each genotype, using the developmental model of the branching system validated by Louarn et al. (2007), making it possible to quantify and to date the effect of different cluster loads.

Materials and methods

Plant material and growing conditions

Three experiments were carried out in 2003 (experiment 1), 2004 (experiment 2) and 2006 (experiment 3) at

the SupAgro – INRA campus in Montpellier (43°38′N, 3°53′E) on two grapevine (*V. vinifera* L.) cultivars, Grenache N (clone-224) and Syrah (clone-174), grafted on Fercal rootstocks. The plants were grown outdoors in large polyvinyl chloride pots (0.30 m diameter and 0.70 m high) filled with a mixture of 16% clay, 30% loam and 54% sand, by volume. The pots were treated once per month with 25 g of complex fertilizer (Osmocote 18-11-10 NPK; Scotts, Heerlen, The Netherlands) supplemented with ammonium nitrate [25 g at stage 19 on the modified Eichorn and Lorenz scale (Coombe 1995), 25 g at stage 23 and 50 g at stage 32]. Soil water content was measured daily with a dielectric probe (Echo2; Decagon Devices Inc., Pullamn, Washington) connected to a Datalogger (CR10X; Campbell Scientific Ltd, Shepshed, Leics, UK). Transpirable soil water content was maintained above 75%. This value is much higher than the thresholds of 35–55% (Lebon et al. 2006, for grapevine), limiting physiological or developmental processes.

Air temperature and RH were measured with a capacitive thermo-hygrometer (HMP35A; Vaisala Oy, Helsinki, Finland), protected from direct radiation and placed at a height of 2.5 m. Photosynthetic photon flux density (PPFD) was measured with a PPFD sensor (LI-190Sb; LI-Cor, Lincoln, NE). Data were collected every 30 s, averaged and stored every 1800 s in a Datalogger (CR10 Wiring Panel; Campbell Scientific Ltd, Shepshed, Leics, UK). Mean diurnal air temperature values ranged from 21.3°C (experiment 3) to 24.9°C (experiment 1), with a mean minimum temperature of 15.4°C (experiment 3) to 19.6°C (experiment 1) and a mean maximum temperature of 27.0°C (experiment 3) to 30.2°C (experiment 1). Mean maximum PPFD ranged from 56.2 mol m^{-2} day^{-1} (experiment 1) to 66.32 mol m^{-2} day^{-1} (experiment 3) and mean daily vapor pressure deficit ranged from 2.71 kPa (experiment 2) to 2.81 kPa (experiment 1).

Plants were pruned before primary axis budburst such that each plant had four or five latent buds. In experiments 1 and 2, at the 'five separated leaves' stage [stage 12 on the modified Eichorn and Lorenz scale (Coombe 1995)], plants were pruned to one annual shoot and were trained vertically with no other intervention. We restricted the number of clusters on this annual shoot to one (1C treatment in experiments 1 and 2) or two (2C treatment in experiment 2) (Figs 1B, C). In experiment 3 (6C treatment), cluster load was increased by retaining three shoots, each bearing two clusters, with only one shoot allowed to undergo vegetative development. In this experiment, plants were pruned to three shoots at stage 12. At stage 17, the '12 leaves separated' stage, two of the three shoots were pruned above the insertion rank of the clusters. All the leaves were pulled out and all axillary buds that might have developed into secondary axes removed (Fig. 1D). Two clusters were retained on each of these two shoots. Two clusters were also retained on the other annual shoot, which was allowed to undergo normal vegetative development. This shoot was trained vertically, with no other intervention. In all experiments, a plant with no cluster (0C treatment) was also analyzed (Fig. 1A). We analyzed 12 plants for each of these treatments in each experiment.

Plant measurements

The phytomer sequence of the primary axis of each plant was recorded according to the P0–P1–P2 pattern proposed by Lebon et al. (2004) (Fig. 2). Phytomers without tendrils or clusters were identified as P0. Phytomers bearing tendrils or clusters were classified as P1 or P2, depending on their position relative to the previous

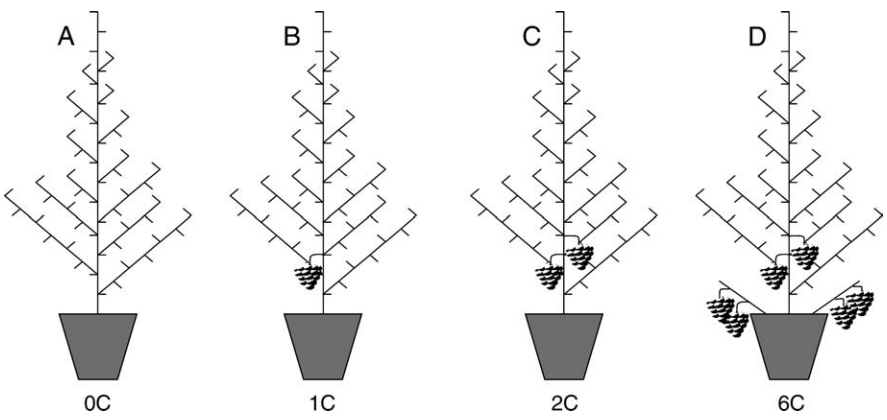


Fig. 1. Schematic representation of the treatments: (A) no cluster (0C); (B) one cluster per shoot (1C); (C) two clusters per shoot (2C) and (D) six clusters per plant (6C). For 6C treatments, two pruned shoots on which all leaves and secondary axes were removed were retained, each with two clusters.

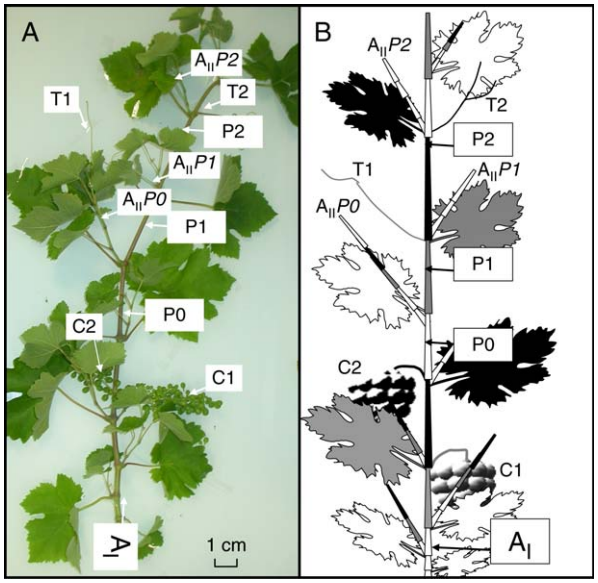


Fig. 2. (A) Photograph and (B) diagram of part of the structure of an annual shoot. A_I indicates the primary axis; P0, P1 and P2 indicate the type of phytomer on the primary axis and A_{II}Pi, Ti and Ci indicate the secondary axes, tendrils and clusters, respectively, of the corresponding phytomer, Pi.

tendril- or cluster-less phytomer (Fig. 2). Morphological differences between P1 and P2 phytomers were also used to distinguish between these two kinds of phytomers, based on the observation by Lebon et al. (2004) that P2 phytomers are much longer than P1 phytomers.

The length and the number of unfolded leaves on the primary and secondary axes were determined once per week. At the end of the experiments [1200 degree-days (°Cd)], the length of each leaf lamina on the primary axis was measured on all plants. All the clusters were allowed to ripen. The total FW of clusters was measured and the total DW of each cluster was then determined after drying at 80°C during 48 h. The cluster-to-leaf ratio was defined as the ratio of fresh cluster weight (g) to total leaf area (m^2) of the plant (Murisier 1996).

Calculation of thermal time

Thermal time (T_d) was calculated by the daily integration of mean temperature (T_m) minus the base temperature (T_b) of 10°C for both cultivars (Lebon et al. 2004). It was expressed in degree-days for the period of 0–i days. The maximum values of i that corresponded to the duration of the experiment were 93, 97 and 118 days, respectively, in experiments 1, 2 and 3:

$$T_d = \int_0^i \max[0; (T_m - T_b)]dt. \quad (1)$$

Characterization of branching system organogenesis

The change in the phytomer number on the primary axis $N_I(T_d)$ was expressed as a linear function of thermal time (Lebon et al. 2004, Schultz 1992) (Fig. 3A):

$$N_I(T_d) = a_I T_d, \quad (2)$$

with a_I the rate of leaf emergence on the primary axis (leaf °Cd^{-1}).

The a_I was estimated as the slope of the regression between thermal time (°Cd) and the number of unfolded leaves, as described by Lebon et al. (2004).

The development of each secondary axis was analyzed with a three-step analytical approach, as described by Louarn et al. (2007). The first phase of secondary axis development was the lag period between the appearance of the phytomer of the primary axis $t_{a,i}$ bearing the

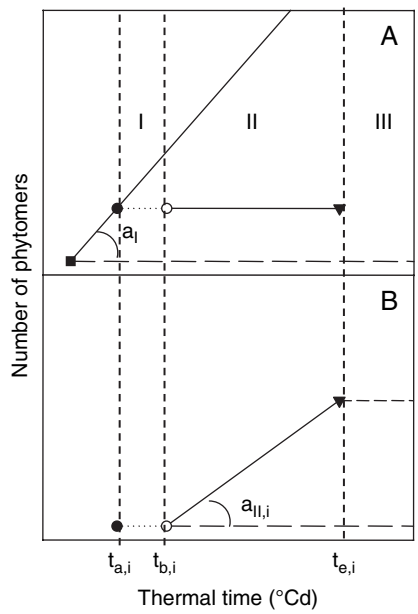


Fig. 3. Description of the variables used to analyze primary and secondary axis development as a function of thermal time. (A) Identification of the different phases of secondary axis development related to the development of the primary axis. (B) Representation of phytomer production by a secondary axis of insertion rank i on the primary axis. a_I: Leaf emergence rate on the primary axis; $a_{II,i}$: leaf emergence rate on a secondary axis of rank i; I: first phase of development of the secondary axes (lag period) between $t_{a,i}$ (thermal time of appearance of the phytomer of rank i on the primary axis) and $t_{b,i}$ (date of budburst for the secondary axis of rank i); II: second phase of development of the secondary axes between $t_{b,i}$ and $t_{e,i}$ (thermal time at which the apex of the secondary axis of rank i stops developing) and III: third phase of development of the secondary axes, after $t_{e,i}$, when no new phytomers are produced.

secondary axis at the insertion rank i and the burst of the corresponding axillary bud $t_{b,i}$ (Eqn 3; Fig. 3). In the second phase, the production of new phytomers was a linear function of thermal time, with a constant leaf emergence rate for each secondary axis $a_{II,i}$ (Eqn 4; Fig. 3) (Louarn et al. 2007). The third phase corresponds to the period after the cessation of new phytomer production $t_{e,i}$ (Eqn 5; Fig. 3). During this phase, the number of leaves was constant with a k_i value differing for each secondary axis. Moreover, it was also relevant to introduce for each secondary axis a probability of budburst occurrence ($p_{II,i}$) to complete the analysis. Consequently, the development of each secondary axis of insertion rank i depended on four main variables: the date of its budburst $t_{b,i}$, the probability of its budburst occurrence $p_{II,i}$, the leaf emergence rate $a_{II,i}$ and the date at which its phytomer production ended $t_{e,i}$. Previous works have shown that these variables display specific combination for each secondary axis (e.g. Louarn et al. 2007).

The number of leaves in a secondary axis of insertion rank i on the primary axis was described by the set of equations as follows:

$$\text{Phase I}: \quad \text{for } t_{a,i} < T_d < t_{b,i}, \quad N_{II,i}(T_d) = 0 \tag{3}$$

$$\text{Phase II}: \quad \text{for } t_{b,i} \le T_d \le t_{e,i}, \quad N_{II,i}\left(T_d\right) = p_{II,i}a_{II,i}\left(T_d - t_{b,i}\right) \quad \text{with } p_{II,i} = \left\{0;1\right\} \tag{4}$$

$$\text{Phase III}: \quad \text{for } T_d > t_{e,i}, \quad N_{II,i}\left(T_d\right) = p_{II,i}a_{II,i}\left(t_{e,i} - t_{b,i}\right) = p_{II,i}k_i \quad \text{with } p_{II,i} = \left\{0;1\right\} \tag{5}$$

with $N_{II,i}(T_d)$ the number of leaves of the secondary axis of insertion rank i on the primary axis at thermal time T_d.

The leaf emergence rate on a secondary axis of insertion rank i ($a_{II,i}$) was estimated as the slope of the linear regression between thermal time (°Cd) and the number of unfolded leaves on the secondary axis $a_{II,i}$ throughout the development period. The date at which the development of a secondary axis of insertion rank i on the primary axis began ($t_{b,i}$) was estimated as the intercept of the linear regression line with the x-axis. The date at which new phytomer production by a secondary axis ended ($t_{e,i}$) was calculated by defining the end of the development of an axis as the point at which no more phytomers had been produced on this axis for at least 200°Cd (corresponding to nine phyllochrons on the primary axis).

Estimation of plant leaf area

Individual leaf areas on the primary axis (S_f) were estimated from a quadratic relationship between the length of the leaf lamina L_{lf} and the corresponding leaf area, as described by Schultz (1992).

$$\text{For Syrah}: \quad S_f = 0.011L_{lf}^2 + 0.1494L_{lf} \tag{6}$$

$$\text{For Grenache N}: \quad S_f = 0.0091L_{lf}^2 + 0.2547L_{lf}, \tag{7}$$

with $n = 182$, $r^2 = 0.97$ and error coefficient of variation (Cve) = 0.13 for Syrah and $n = 135$, $r^2 = 0.95$ and Cve = 0.216 for Grenache N; S_f in square centimeters and L_{lf} in millimeters.

The total leaf area of the primary axis was estimated as the sum of individual leaf areas. In contrast, the total leaf area of each secondary axis of insertion rank i on the primary axis ($S_{II,i}$) was estimated using an allometric relationship linking the leaf area of the secondary axis to the corresponding number of leaves ($N_{II,i}$), as follows:

$$S_{II,i} = aN_{II,i}^2 + bN_{II,i}, \tag{8}$$

with a and b, two parameters estimated ($a = 0.93$, $b = 56.63$, $n = 42$, $r^2 = 0.97$ and Cve = 0.086 for Syrah and $a = 1.03$, $b = 52.68$, $n = 37$, $r^2 = 0.98$, and Cve = 0.048 for Grenache N); $S_{II,i}$ in square centimeters.

Statistical analysis

Statistical analysis was carried out considering the primary axis as four parts. The first, second and third parts consisted in three consecutive portions of 15 successive phytomers. The fourth part consisted of all phytomers beyond the 45th phytomer. ANOVA analyses were carried out using STATISTICA 7.1 (Statsoft, Tulsa, OK). A Newman–Keul's test was used as a post hoc test for pair-wise comparison, and subgroups were indicated by letters.

We assessed the differences in linear regression line slopes between data sets by comparing $\sum$SSI (sum of the residual sums of squares for individual fits for each data set) with SSc (residual sum of square for the common fit to the whole data set) as follows:

$$F = \frac{SSc - \sum_{i=1}^{n} SSi/((n-1)k)}{\sum_{i=1}^{n} SSi/(Ndata - k)}, \tag{9}$$

which follows Fisher's law, with $(n - 1)k$ and $(Ndata - k)$ degrees of freedom. Ndata is the total number of data

points, n is the number of individual regressions and k is the number of fitted parameters for each regression. Adjustments were made with TableCurve 2D5.01 (Systat Software Inc., Richmond, CA).

Results

Variability of observed plant development

We compared the cluster loads obtained with the different treatments by assessing total and average cluster DWs and comparing them between treatments and cultivars (Table 1). No significant difference in total cluster DW was observed between the 1C treatments in experiments 1 and 2, for either of the two cultivars (Table 1). No significant difference in mean cluster DW was observed between treatments. Mean cluster DWs were significantly ($P < 0.001$) higher for Grenache N (102 g) than for Syrah (57 g). The mean cluster DWs were greater for the clusters on unpruned shoots (125.0 and 61.9 g, respectively, for Syrah and Grenache N) than for those on pruned shoots (73.3 and 52.3 g, respectively, for Syrah and Grenache N) in experiment 3 for both cultivars. This difference was significant ($P < 0.01$) only for Grenache N. A wide range of cluster load levels per plant was obtained in the three experiments. Cluster-to-leaf ratios (Table 1) ranged from 16.7 m^2 kg^{-1} (1C treatment in experiment 2) to 1.98 m^2 kg^{-1} (6C treatment) for Syrah and 8.5 m^2 kg^{-1} (1C treatment in experiment 2) to 1.29 m^2 kg^{-1} (6C treatment) for Grenache N. Cluster-to-leaf ratios were significantly lower ($P < 0.01$) for Grenache N than for Syrah.

At the end of the experiments (1200°Cd), the main characteristics of the canopy were investigated (Table 2). First, when considering the 0C reference treatments within experiment for a given cultivar, significant differences ($P < 0.05$) were observed for all the main characteristics of the shoots. When then considering the cultivar effect, the only significant effect observed for the primary axis was the difference on the total length of primary axes between cultivars for a given experiment. Primary axes of Syrah were significantly ($P < 0.01$) longer than those of Grenache N. For the secondary axis, the only significant effect observed was in experiment 3, a greater cumulative length of secondary axes ($P < 0.05$) for Syrah than for Grenache N (Table 2). When considering the treatment effect, none of the characteristics of the primary axis (number of phytomers, length and leaf area) differed significantly between cluster load treatments (Table 2). For the 1C, 2C and 6C treatments, there were fewer phytomers on secondary axes than for the corresponding 0C treatments for both cultivars (−3.6, −8.9 and −17.4%, respectively, for the 1C, 2C and 6C treatments for Syrah and −5.0, −12.2 and −28.7%, respectively, for the 1C, 2C and 6C treatments for Grenache N). These decreases were significant ($P < 0.05$) only for the 6C treatments for both cultivars. Cumulative secondary axis leaf area was significantly lower for 6C treatments than for 0C treatments in experiment 3 ($P < 0.001$) (−16.2% for Syrah and −24.2% for Grenache N). The cumulative length of secondary axes was also significantly ($P < 0.05$) lower for the 6C treatments than for the 0C treatments in experiment 3 for both cultivars (−29.1% for Syrah and −31.0% for Grenache N). The presence of clusters decreased axis length more strongly than phytomer number with, for instance, −17.4 and −29.1%, respectively, for Syrah in experiment 3 (Table 2).

The presence of clusters significantly reduced the number of phytomers for P0 secondary axes in zone 1 only for the 6C treatment of Grenache N (−24%) (Fig. 5E). The presence of clusters significantly ($P < 0.05$) reduced the number of phytomers for P1–P2 secondary axes in zone 1 for 6C treatments of both cultivars (Figs 4F and 5F)

Table 1. Cluster characteristics at the end of experiments (1200°Cd), mean DW, total cluster DW and cluster-to-leaf ratios. The statistical analysis performed was a two-way ANOVA with treatment and cultivar effects. For a given variable, values followed by different superscript letters are significantly different ($P < 0.05$). *significant at $P < 0.001$. ns, not significant.

Cultivar	Treatment	Mean cluster DW (g)	Total cluster DW (g)	Cluster-to-leaf ratio (m^2 kg^{-1})
Syrah	1C, experiment 1	61.2^a	61.2^a	12.1^a
	1C, experiment 2	54.2^a	54.2^a	16.7^a
	2C, experiment 2	57.4^a	114.8^b	7.5^b
	6C, experiment 3	54.8^a	329.0^d	1.9^d
Grenache N	1C, experiment 1	111.1^b	111.1^b	6.9^b
	1C, experiment 2	106.2^b	106.2^b	8.5^b
	2C, experiment 2	100.0^b	200.0^c	3.9^c
	6C, experiment 3	90.5^b	543.2^e	1.3^{de}
Treatment effect		ns	*	*
Cultivar effect		*	*	*
Treatment × cultivar effect		ns	ns	ns

Table 2. Main characteristics of the plants at the end of the experiments (1200°Cd). The statistical analysis performed was a two-way ANOVA with treatment and cultivar effects. Values for experiment 3 are those for the unpruned shoots. '(1)' indicates that the values are not measured in experiment 2. *Significant at $P < 0.05$; **significant at $P < 0.01$; ***significant at $P < 0.001$. ns, not significant.

			Primary axis			Secondary axis		
Experiment	Cultivar	Treatment	Phytomer number	Cumulative leaf area (m^2)	Axis length (m)	Cumulative phytomer number	Cumulative leaf area (m^2)	Cumulative axis length (m)
1								
	Syrah	0C	51.4	0.53	3.7	388	3.18	12.1
	Syrah	1C	52.3	0.55	3.7	378	2.90	11.6
	Grenache N	0C	50.8	0.54	3.1	388	3.46	10.1
	Grenache N	1C	51.3	0.54	3.1	354	3.29	12.8
Treatment effect			ns	ns	ns	ns	ns	ns
Cultivar effect			ns	ns	**	ns	ns	ns
Treatment × cultivar effect			ns	ns	ns	ns	ns	ns
2								
	Syrah	0C	58.0	0.64	4.8	461	3.99	(1)
	Syrah	1C	58.9	0.67	5.3	440	3.88	
	Syrah	2C	59.1	0.66	5.0	423	3.67	
	Grenache N	0C	57.1	0.64	4.5	441	3.55	
	Grenache N	1C	58.1	0.66	4.4	429	3.54	
	Grenache N	2C	55.7	0.61	4.1	387	3.27	
Treatment effect			ns	ns	ns	ns	ns	
Cultivar effect			ns	ns	***	ns	ns	
Treatment × cultivar effect			ns	ns	ns	ns	ns	
3								
	Syrah	0C	51.1	0.54	4.3	390	3.45	18.1
	Syrah	6C	53.0	0.56	4.3	322	2.89	12.8
	Grenache N	0C	54.3	0.59	3.9	463	3.91	15.8
	Grenache N	6C	52.4	0.56	3.8	330	2.96	10.9
Treatment effect			ns	ns	ns	**	**	***
Cultivar effect			ns	ns	**	ns	ns	*
Treatment × cultivar effect			ns	ns	ns	ns	ns	ns

(−23.2 and −45.5%, respectively, for Syrah and Grenache N), and in zone 2 for 6C treatments of both cultivars (Figs 4F and 5F) (−18.0 and −12.2%, respectively, for Syrah and Grenache N). A one-way ANOVA was then performed to compare the behavior of the two types of secondary axes, per treatment, per experiments and per zone (Figs 4 and 5). The mean number of phytomers on secondary axes at the end of the experiment (1200°Cd) was significantly greater ($P < 0.01$) for P0 secondary axes than for P1–P2 secondary axes, for all treatments, for the first and the second zones of the plant considered and for both cultivars (Figs 4 and 5).

Cluster load effect on the kinetic of primary axis development

For all treatments, the rate of leaf emergence on the primary axis was constant, remaining unaffected by cluster load treatment (Fig. 6). The estimated slopes of the linear relationships between the number of unfolded leaves and thermal time for the four data sets corresponding to the four cluster load treatments did not differ significantly for either of the two cultivars (at $P = 0.05$, $F_{6,481} = 1.62$ for Syrah and $F_{6,412} = 1.81$ for Grenache N). Leaf emergence rate on the primary axis was about 0.044 leaf °Cd^{-1} for both cultivars. Phytomer production by the meristem of the primary axis did not cease in any experiment, regardless of the treatment considered.

Cluster load effect on the kinetic of secondary axis development

As the development pattern of the secondary axes is quite complex, an example with all the variables is proposed in Fig. 7 for the 0C treatment of experiment 3 for Grenache N. In this case, axillary budburst never occurred since

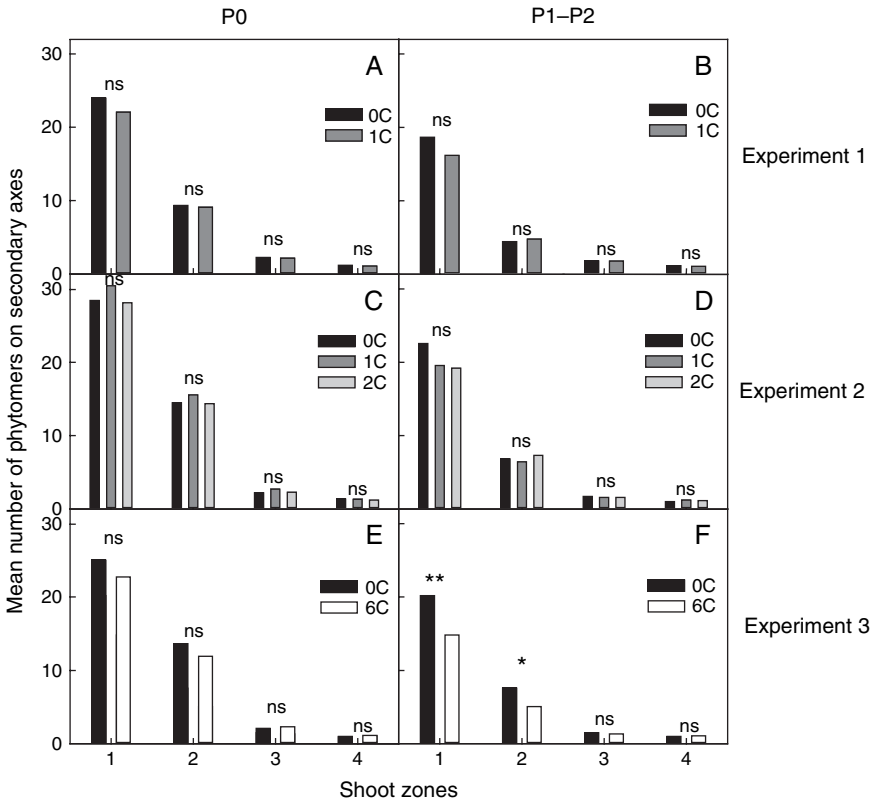


Fig. 4. Mean number of phytomers on secondary axes as a function of shoot zone for Syrah (zone 1, insertion ranks of the secondary axes from 1 to 15; zone 2, ranks 16–30, zone 3, ranks 31–45 and zone 4, ranks >45) for all experiments (A and B: experiment 1; C and D: experiment 2; E and F: experiment 3) and for all treatments (see Fig. 1 for treatment description). A, C and E show the mean number of phytomers for P0 secondary axes and B, D and F show the mean number of phytomers for P1–P2 secondary axes. A one-way ANOVA was performed for each cluster load treatment effect per zone, per secondary axis type and per experiment. *Significant at $P < 0.05$; **significant at $P < 0.01$. ns, not significant.

the primary axis had reached a size of around 10 unfolded leaves (Figs 7A, B). After this threshold stage, the interval between phytomer appearance on the primary axis and burst of the corresponding axillary bud (lag period) was about six phyllochrons (i.e. almost 120°Cd). The rate of leaf emergence on secondary axes was highly variable. For a given rank on the primary axis, leaf emergence rate was most of time higher for the secondary axes derived from a P0 (Fig. 7C) than for those derived from a P1–P2 phytomer (Fig. 7D). For both types of secondary axis, leaf emergence rates were highest between the 8th and 12th rank. At higher ranks, leaf emergence rate decreased for both the P0 and the P1–P2 secondary axes. The duration of secondary axis development tended to decrease with increasing rank of insertion on the primary axis. This duration tended to be longer for P0 secondary axes than for P1–P2 secondary axes, except for some secondary axes at the base of the shoot in this example (Figs 7A, B). In experiment 3 for the 0C treatment on Grenache N, it ranged from 998 to 258°Cd for P0 secondary axes and from 891 to 121°Cd for P1–P2 secondary axes. The pattern of secondary axis development was similar in Syrah (data not shown).

The probability of budburst, regardless of the position of the phytomer on the primary axis, is presented in Fig. 8. We did not consider the P0 and P1–P2 phytomers separately because no significant difference in budburst probability was observed in the P0–P1–P2 module (one-way ANOVA with secondary axis type effect for each treatment and for each cultivar, data not shown). Budburst occurred almost systematically beyond the fourth position on the primary axis. No significant difference in mean budburst probability as a function of treatment was identified.

The duration of the lag period was not significantly different regardless of the zone or type of secondary axis considered (one-way ANOVA were performed, for each treatment and for each cultivar, with axis type or zone effects on the whole observations). When pooling all the data for each cultivar and zone, no significant difference between treatments and cultivars was observed ($P = 0.21$ and 0.52, respectively, for cultivar and zone effects), and the mean duration of the lag period was 126 ± 32°Cd.

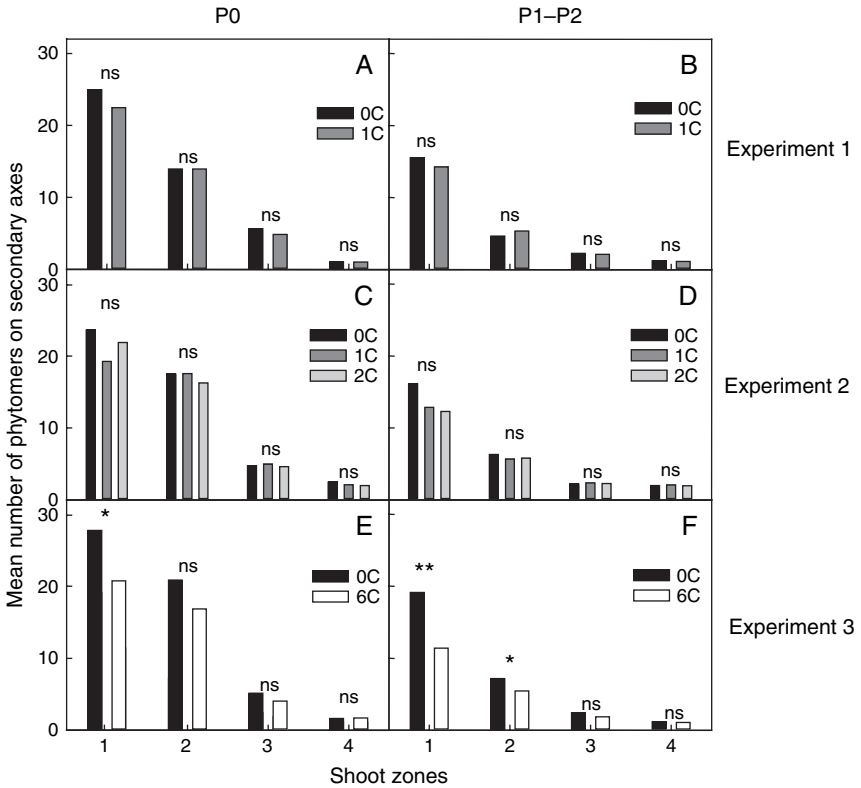


Fig. 5. Mean number of phytomers on secondary axes as a function of shoot zone for Grenache N (see Fig. 4 for meaning of the shoot zones) for all experiments (A and B: experiment 1; C and D: experiment 2; E and F: experiment 3) and for all treatments (see Fig. 1 for treatment description). A, C and E show the mean number of phytomers for P0 secondary axes and B, D and F show the mean number of phytomers for P1–P2 secondary axes. A one-way ANOVA was performed for each cluster load treatment effect per zone, per secondary axis type and per experiment. *Significant at $P < 0.05$; **significant at $P < 0.001$. ns, not significant.

Because of the variability of the results obtained during the 3 years of experiments, we normalized the leaf emergence rate of secondary axes and the duration of secondary axis development based on the values for the corresponding treatment 0C. In all experiments, the presence of clusters decreased the rate of leaf emergence on secondary axes (Fig. 9). For secondary axes derived from P0 phytomers, this decrease was only significant ($P < 0.05$) for the 6C treatments of Grenache in zones 1 and 2 (Fig. 9A). For axes derived from a P1–P2 phytomer,

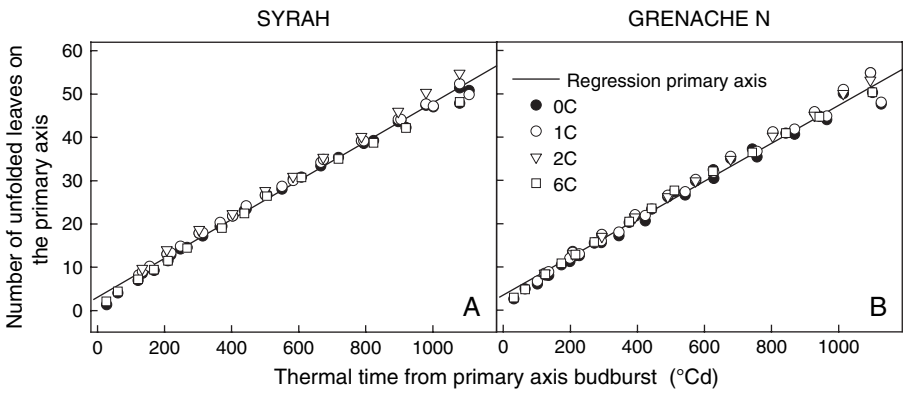


Fig. 6. Number of unfolded leaves on the primary axis as a function of thermal time from primary axis budburst for (A) Syrah and (B) Grenache N and for the four treatments. See Fig. 1 for treatment description. Regressions were estimated for all the data sets plotted. The regression equations were $y = 0.044x + 2.75$ ($R^2 = 0.991$, $n = 481$) for Syrah and $y = 0.044x + 3.50$ ($R^2 = 0.987$, $n = 441$) for Grenache N.

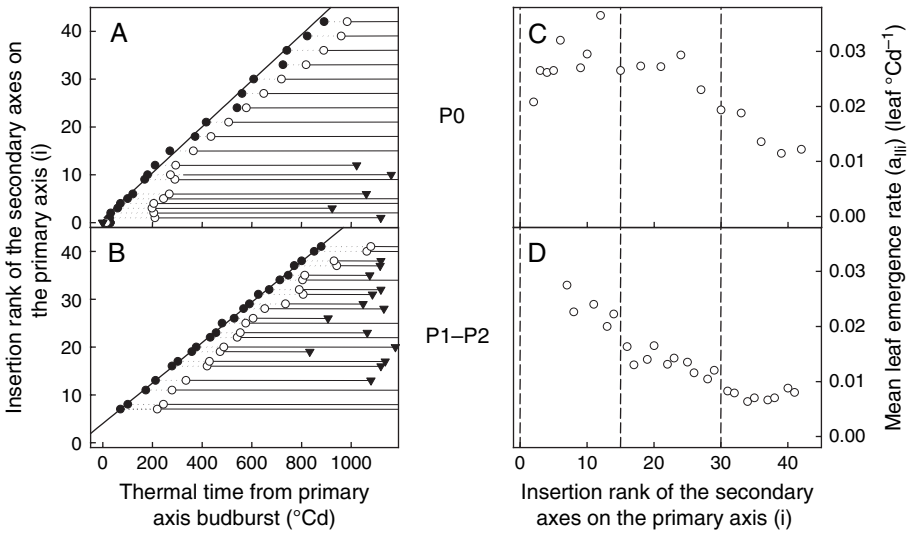


Fig. 7. Developmental model of the secondary axes in Grenache N 0C treatment in experiment 3. A and C represent the developmental model for P0 secondary axes and B and D represent the developmental model for P1–P2 secondary axes. (A and B) Thermal date of the appearance of the phytomer of rank i on the primary axis ($t_{a,i}$; closed circles), thermal date of axillary budburst ($t_{b,i}$; open circles) and thermal date of the end of secondary axis development ($t_{e,i}$; closed triangles) for 0C treatment. Secondary axes that had not completed their development at the end of the experiment have no closed triangle. Horizontal dotted lines indicate the P0 lag period between the appearance of the phytomer of rank i on primary axis and the axillary budburst of the secondary axes of rank i. Horizontal solid lines represent the duration of development of the secondary axes. (C and D) Leaf emergence rate ($a_{II,i}$) of secondary axes as a function of insertion rank i on the primary axis for the 0C treatment. Vertical dashed lines separate three zones of the shoot. Zone 1, insertion ranks of the branches from 1 to 15; zone 2, ranks 16–30 and zone 3, ranks 31–45.

the presence of clusters significantly ($P < 0.05$) decreased the leaf emergence rate in zones 1 and 2 for the 6C treatments of each cultivar (e.g. by 31% for zone 1 in Syrah and 34% for zone 1 in Grenache N) (Figs 9C, D). If the whole shoot was considered, the decrease in leaf emergence rate because of the presence of clusters in the 6C treatment was significantly greater for Grenache N than for Syrah (one-way ANOVA with cultivar effect on the 6C treatment values for each secondary axis type; $P < 0.001$) and was also significantly greater for P1–P2 secondary axes than for P0 secondary axes (one-way ANOVA with secondary axis type effect on the 6C treatment values for each cultivar; $P < 0.01$).

In all experiments, the presence of clusters decreased the duration of secondary axis development (Fig. 10). This decrease in the duration of the development phase was significant in zone 1 for P0 secondary axes for 6C treatments in Grenache N ($P < 0.05$) (Fig. 10A), and in

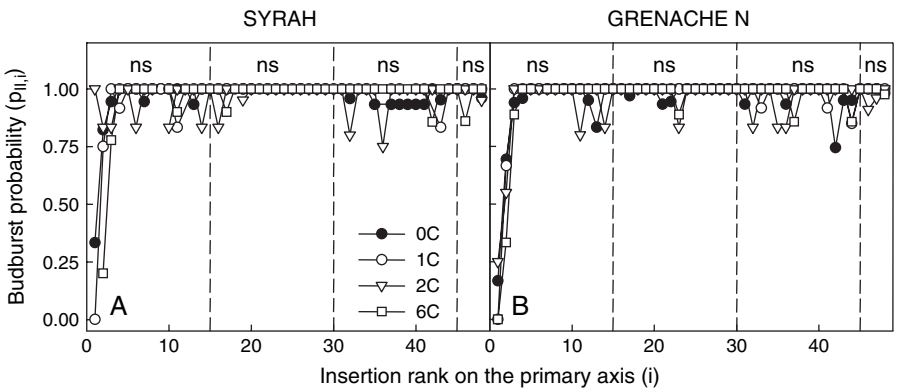


Fig. 8. Probability of axillary bud development as a function of the position of the phytomer on the primary axis for (A) Syrah and (B) Grenache N. See Fig. 1 for treatment description. Vertical dashed lines separate the four zones of the shoot. Zone 1, insertion ranks of the secondary axes from 1 to 15; zone 2, ranks 16–30; zone 3, ranks 31–45 and zone 4, ranks above 45. A one-way ANOVA was performed for each cluster load treatment effect per zone and cultivar. ns, not significant.

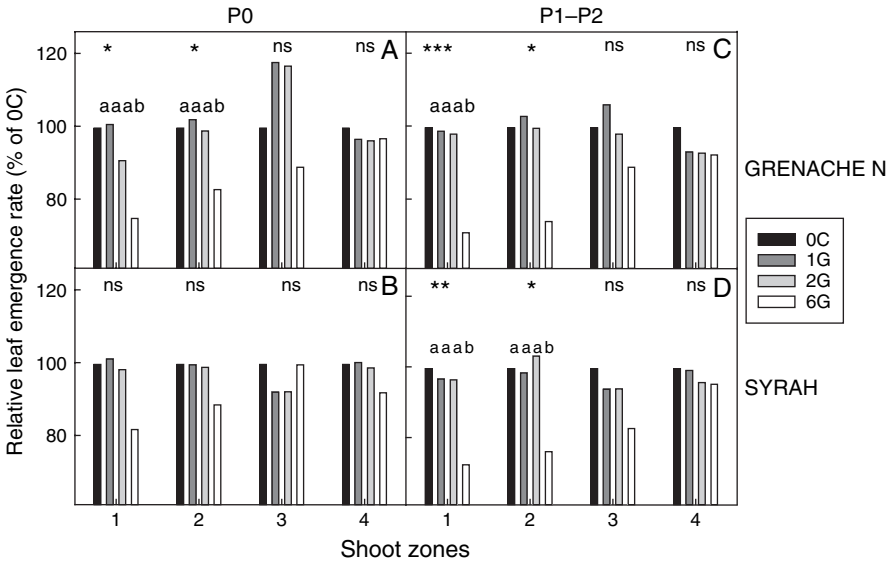


Fig. 9. Relative leaf emergence rate of secondary axes for three cluster load treatments (see Fig. 1 for treatment description) normalized using the mean value for the corresponding secondary axes of 0C treatments (no cluster on the shoot) as a function of shoot zone (zone 1, insertion ranks of the secondary axis from 1 to 15; zone 2, ranks 16–30; zone 3, ranks 31–45; zone 4, ranks >45) for P0 (A and B) and P1–P2 (C and D) secondary axes of Grenache N (A and C) and Syrah (B and D). A one-way ANOVA was performed with load treatment effect per zone, per secondary axis type and per cultivar. The 0C treatment was considered as a reference (100%). When significant differences were observed for a given combination, a postdoc analysis was performed. Then, treatments with different letters were significantly different (with $P < 0.05$). *Significant at $P < 0.05$; **significant at $P < 0.01$; ***significant at $P < 0.001$. ns, not significant.

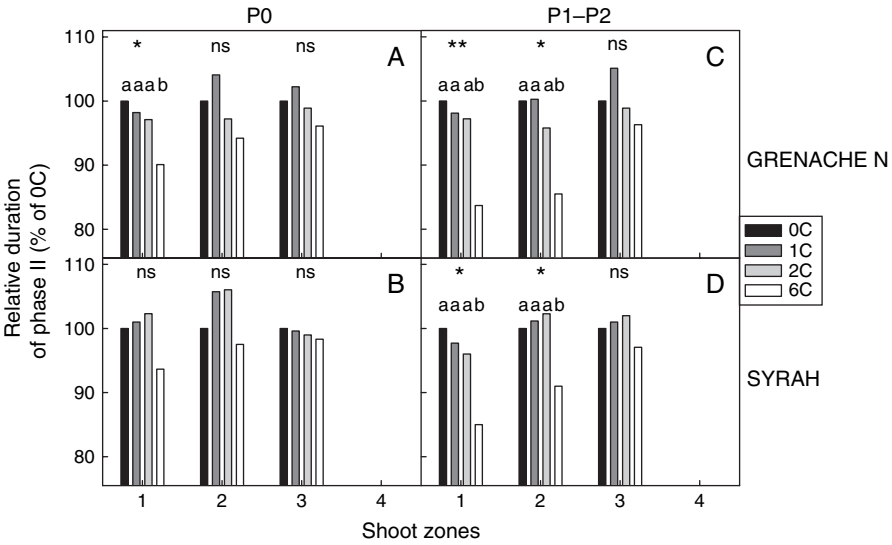


Fig. 10. Relative duration of secondary axis development for three cluster load treatments (see Fig. 1 for treatment description) normalized using the mean value for the corresponding secondary axes of 0C treatments (no cluster on the shoot) as a function of shoot zone (zone 1, insertion ranks of the secondary axis from 1 to 15; zone 2, ranks 16–30; zone 3, ranks 31–45; zone 4, ranks >45) for P0 (A and B) and P1–P2 (C and D) secondary axes of Grenache N (A and C) and Syrah (B and D). A one-way ANOVA was performed with cluster load treatment effect per zone, per secondary axis type and per cultivar. The 0C treatment was considered as a reference (100%). When significant differences were observed for a given combination, a postdoc analysis was performed. Then, treatments with different letters were significantly different (with $P < 0.05$). It was not possible to estimate the values for zone 4. *Significant at $P < 0.05$; **significant at $P < 0.01$. ns, not significant.

zones 1 and 2 for 6C treatments of P1–P2 secondary axes in both cultivars ($P < 0.05$) (Figs 10C, D). Thus, over the entire shoot, the decrease in the duration of development for the 6C treatment was significantly greater for Grenache N than for Syrah (one-way ANOVA with cultivar effect on the 6C treatment values for each secondary axis type; $P < 0.05$) and was also significantly greater for P1–P2 secondary axes than for P0 secondary axes (one-way ANOVA with secondary axis type effect on the 6C treatment values for each cultivar; $P < 0.01$).

Discussion

Considerable variability in cluster load per plant was achieved in all the three experiments (Tables 1 and 2). Comparisons of the impact of trophic competition because of different cluster loads based on a number of clusters were valid as there was no significant difference in mean cluster biomass between treatments and years (Table 1). Most cluster-to-leaf ratios were higher than observed in commercial vineyards, with the exception of those for the 6C treatments. In most vineyard situations, these ratios are around 1 m^2 kg^{-1} (Murisier 1996). This indicator of the 'level of trophic competition' may also reflect the differences in sensitivity to trophic competition observed between the two cultivars. Grenache N appeared to be more sensitive than Syrah, as shown by data for leaf emergence rate and the duration of secondary axis development (Figs 9 and 10).

The level of vegetative development differed significantly between similar 0C treatments of the different experiments (Table 2). These differences were probably related to differences of stored reserves in the perennial parts of the plants at the beginning of experiments (Comas et al. 2005).

Fruit-bearing shoots displayed lower levels of vegetative development, as previously reported for grapevine (Edson et al. 1993). With the cluster load applied in these experiments, this negative effect was significant only for the highest cluster load treatments. Vegetative development processes differed in their sensitivity to fruit load in this 6C treatment. Internode morphogenesis of secondary axis was most severely affected than organogenesis (Table 2). These results are consistent with many previous studies on grapevine (e.g. Edson et al. 1993, Miller et al. 1996, Petrie et al. 2000).

The number of growing axes is not affected by trophic competition

The rate of leaf emergence on the primary axis was very stable and was unaffected by cluster load (Fig. 6). The mean value of 0.044 leaf °Cd^{-1} obtained is similar to previously reported values for these cultivars (Lebon et al. 2004, Louarn et al. 2007). This stability probably reflects the high priority accorded to phytomers of the primary axis for carbon allocation. Previous studies have also highlighted marked stability in the rate of leaf emergence on the primary axis in various other species with indeterminate growth [e.g. Turc and Lecoeur 1997, for pea (*P. sativum* L.)]. However, decreases in the rate of leaf emergence on the primary axis have been reported in 2-year-old grapevines grown in pots (Petrie et al. 2000). This decrease may have resulted from the low carbon reserves generally observed in young grapevine plants. The rate of leaf emergence may also decrease if plants experience severe water deficit (Schultz 2003).

Budburst (Fig. 8) and the lag period before phytomer production by the secondary axillary meristem were unaffected by cluster load. These two initial steps in secondary axis development appeared to be independent of the carbon partitioning pattern within the shoot. The development of axillary meristems is known to be controlled by the apical dominance pattern (Wilson 2000). These results suggest that these two characteristics of shoot structure depend principally on apical dominance pattern and are independent of trophic relationships. Similar results have been reported for rose (*Rosa hybrida* L.), for which the probability of budburst and the duration of the lag period were not influenced by trophic competition (Marcelis-Van Aker 1994). Apical dominance results from a basipetal gradient of auxin, which is released by the apex (Wilson 2000), and changes in the ratios of cytokinins, IAA and gibberellins (Cline 1997, Emery et al. 1998). This hormonal equilibrium is largely genetically determined (Ward and Leyser 2004) and unaffected by assimilate allocation within the shoot. Branching pattern therefore appears to be a genetic characteristic of the species (Barthélémy and Caraglio 2007). Few species have a probability of budburst close to one (Hallé et al. 1978). This would indicate very low levels of apical dominance and of axillary bud dormancy. Thus, in grapevine, apical dominance seems to be effective only in the four to six phytomers below the apex (Fig. 7). As the phyllochron remains constant, the time required to produce these four to six phytomers is constant. Consequently, the duration between phytomer initiation and budburst of the corresponding axillary meristem – the lag period – must also be constant.

The structural modularity of the shoot involves different responses of secondary axis development to trophic competition

The effects of different levels of trophic competition on leaf emergence rate and duration depended on the type

of secondary axis considered. P0 secondary axes were significantly less affected by trophic competition than P1–P2 secondary axes (Figs 9 and 10). By contrast, previous studies on grapevine have shown similar effects on leaf emergence rate and the duration of development for all secondary axes in the presence of water shortage (Lebon et al. 2006). These differences in secondary axis behavior in water shortage and trophic competition situations suggest two different effects on development. On the one hand, in a water deficit situation, secondary axis development is reduced in response to a hydraulic and/or a hormonal signal originating from root meristems, with a similar effect on all shoot axes because of its diffusion in the xylem (Sobeih et al. 2004). On the other hand, in a trophic competition situation, the differential response of secondary axes probably results from the existence of a hierarchy for the two types of secondary axes based on their respective sink strengths. Differences of this type, resulting in a gradient of secondary axis development, have also been observed in other species [e.g. *Malus domestica* Borkh. (Costes and Guédon 2002)].

Using thermal time is not sufficient to model the impact of trophic competition on secondary axis development

The model of axis development proposed is based on a constant rate of leaf emergence over thermal time and the duration of development, resulting in two phases of development. This modeling approach has been successfully used to model organogenesis in plants without cluster (Lebon et al. 2004, 2006, Louarn et al. 2007). Following the inclusion of trophic competition between shoot axes because of the presence of different numbers of clusters, the proposed model remained relevant only for the primary axis (Fig. 6). The other parameters of the model – leaf appearance rate and duration of secondary axis development – varied with the level of trophic competition (Figs 9 and 10). Thus, the use of thermal time to model the development of secondary axes is not sufficient during the development of clusters (Figs 9 and 10). Presumably, it would be more relevant to consider thermal time as defining the potential development of a given axis through the linear relationship between meristem activity and temperature. The trophic competition resulting from the cluster growth then determines actual development, within the limits of this potential development.

These results could provide the basis of modeling approaches taking into account the effect of trophic competition on axis organogenesis (e.g. Allen et al. 2005). The observed variability in axis organogenesis within the P0–P1–P2 module (Fig. 7) implies that the sink strength of P0 secondary axes is greater than that of P1–P2 secondary axes. After type of axis, biomass allocation may follow a hierarchy of sink strengths, in which the organogenesis of each axis results from an equilibrium between its potential sink strength and assimilate availability (Guo et al. 2006, Luquet et al. 2006).

A common assimilate pool is not appropriate to model the local impact of trophic competition

Two modeling approaches, based on different assimilate sources, are generally used. In the 'common assimilate pool' approach, all the assimilate produced is assumed to pass through a single compartment, to which all developing organs have equal access. In this approach, assimilate allocation to these organs depends solely on relative sink strength (Guo et al. 2006, Luquet et al. 2006). In the 'transport resistance' model, allocation to the developing organs is a function of topological distance to the individual source (Minchin and Lacointe 2005). Two of the results obtained here show that the common assimilate pool approach is not entirely appropriate for evaluations of the effects of trophic competition on secondary axis organogenesis. In the 6C treatments, the four clusters on the pruned shoots (Fig. 2) would logically have had the same temporal development pattern and the same sink strength as the other two clusters on the unpruned shoot. However, these four clusters had a lower DW, probably because of their greater distance from the source of assimilate than the clusters on the unpruned shoot. In a similar experiment in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill), no difference in fruit biomass was observed (Heuvelink 1995, 1996).

Based on our results, we analyzed the decrease in secondary axis development as a function of topological distance from the clusters or time with respect to the highest demands for assimilate of the clusters. The dynamics of cluster development have been studied in detail (e.g. Coombe 1976), and it was possible to estimate instantaneous assimilate demands of the clusters from their final biomass (Fig. 11). According to the common assimilate pool approach, the secondary axes developing concomitantly with high levels of assimilate demand by the clusters should be the most severely affected. These axes correspond to zone 3. According to the transport resistance approach, the secondary axes closest to the clusters should be the most severely affected. These axes correspond to zone 1. In all cultivars, and for all axis types, the most severely affected secondary axes were those in zone 1 (Figs 4 and 5). This demonstrates the importance of topological distance between sinks, which should be taken into account in models.

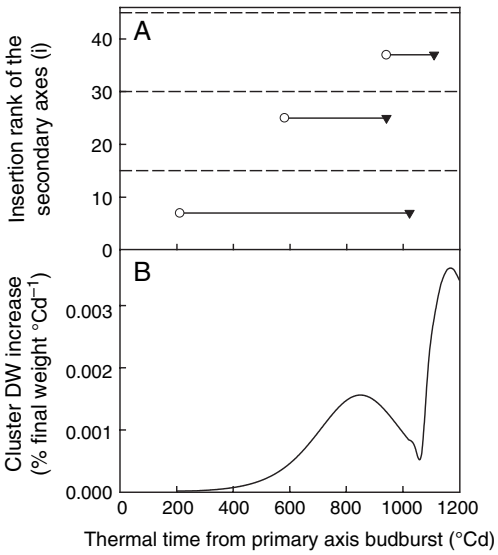


Fig. 11. (A) Thermal time of axillary budburst ($t_{b,i}$; open circle) and thermal time of the end of secondary axis development ($t_{e,i}$) for three secondary axes of zone 1 (insertion ranks 1–15), zone 2 (insertion ranks 16–30) and zone 3 (insertion ranks 31–45) for P1–P2 secondary axes of 6C treatments for Grenache N. The thermal time for the development of each secondary axis was calculated as the mean of the observed values in each zone for the 6C treatment for Grenache N. (B), Increase in cluster DW with thermal time. This theoretical curve was adapted from Coombe (1976) and Ollat and Gaudillière (1998).

Conclusions

This study describes the main effects of trophic competition on shoot organogenesis. Responses to trophic competition differed between cultivars, secondary axis types and topological distance from cluster sinks. To complete this analysis, it would be useful to use a modeling approach taking into account biomass fluxes (e.g. adapted from Guo et al. 2006) to increase our understanding of the respective roles of trophic processes and the contribution of morphological and genetic aspects to variations in organogenesis.

Acknowledgements – The authors thank Myriam Dauzat, Benoît Suard, Baptiste Astoury, Jonathan Mineau and Hubert Mallié for technical assistance and also Julie Sappa for improving the English of the manuscript.

References

Allen MT, Prusinkiewicz P, De Jong TM (2005) Using L-systems for modelling source-sink interactions, architecture and physiology of growing trees: the L-PEACH model. New Phytol 166: 869–880

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

Belaygue C, Wery J, Cowan A, Tardieu F (1996) Contribution of leaf expansion, rate of leaf appearance, and stolon branching to growth of plant leaf area under water deficit in white clover. Crop Sci 36: 1240–1246

Bonhomme R (2000) Bases and limits to using 'degree.day' units. Eur J Agro 13: 1–10

Chenu K, Franck N, Dauzat J, Barczi JF, Rey H, Lecoueur J (2005) Integrated responses of rosette organogenesis, morphogenesis and architecture to reduce incident light in *Arapidopsis thaliana* results in higher efficiency of light interception. Funct Plant Biol 32: 1123–1134

Cline GM (1997) Concept and terminology of apical dominance. Am J Bot 84: 1064–1069

Comas LH, Anderso LJ, Dunst RM, Lakso AN, Eissenstat DM (2005) Canopy and environmental control of root dynamic in a long-term study of Concord grape. New Phytol 167: 829–840

Coombe BG (1976) The development of fleshy fruits. Annu Rev Plant Physiol 27: 207–228

Coombe BG (1995) Adoption of a system for identifying grapevine growth stages. Austr J Grape Wine R 1: 100–110

Costes E, Fournier D, Salles JC (2000) Changes in primary and secondary growth as influenced by crop load in 'Fantasme®' apricot trees. J Hort Sci Biotech 75: 510–519

Costes E, Guédon Y (2002) Modelling branching patterns on 1-year-old trunks of six apple cultivars Ann Bot 89: 513–524

Dosio AG, Rey H, Lecoeur J, Izquierdo GN, Aguirrezabal AL, Tardieu F, Turc O (2003) A whole-plant analysis of the dynamics of expansion of individual leaves of two sunflower hybrids. J Exp Bot 54: 2541–2552

Edson CE, Howell GS, Flore JA (1993) Influence of crop load on photosynthesis and dry matter partitioning of Seyval grapevines. I. Single leaf and whole vine response pre- and post-harvest. Am J Enol Vitic 44: 139–147

El-Keblawy A, Lovett-Doust J (1996) Resource re-allocation following fruit removal in curcubits: patterns in cantaloupe melons. New Phytol 134: 413–422

Emery RJ, Longnecker NE, Atkins CA (1998) Branch development in Lupinus augustifolia L. II. Relationship with endogenous ABA, IAA and cytokinins in axillary and main stem buds. J Exp Bot 49: 555–562

Gautier HS, Guichard S, Tchamitchian M (2001) Modulation of competition between fruits and leaves by flower pruning and water fogging, and consequences on tomato leaf and fruit growth. Ann Bot 88: 645–652

Gifford RM, Evans LT (1981) Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. Annu Rev Plant Physiol 32: 485–509

Guo Y, Ma Y, Zhigang Z, Li B, Dingkhun M, Luquet D, De Reffye P (2006) Parameter optimization and field validation of the functional-structural model GREENLAB for maize. Ann Bot 97: 217–230

Halle RC, Weaver RJ (1962) The effect of developmental stage on direction of translocation of photosynthetase in *Vitis vinifera*. Hilgardia 33: 89–131

Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB (1978) Tropical Trees and Forests. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
Heuvelink E (1995) Dry matter partitioning in a tomato plant: one common assimilate pool? J Exp Bot 46: 1025–1033
Heuvelink E (1996) Re-interpretation of an experiment on the role of assimilate transport resistance in partitioning in tomato. Ann Bot 78: 467–470
Heuvelink E, Buiskool RPM (1995) Influence of sink-source interaction on dry matter production in tomato. Ann Bot 75: 381–389
Huglin P (1958) Recherche sur les bourgeons de la vigne. Initiation florale et développement végétatif. Ann Amilior Plant 8: 113–269
Jackson DI, Lombard PB (1993) Environmental and management practices affecting cluster composition and wine quality. A review. Am J Enol Vitic 44: 409–430
Jaquinet A, Simon JL (1971) Contribution à l'étude de la croissance des rameaux de vigne. Rev Suisse Vitic Arboric Hortic 3: 131–135
Koblet W, Perret P (1972) Wanderung von Assimilaten innerhalb der Rebe. DWW Wein-Wiss 27: 146–157
Kliewer WM, Dokoozlian NK (2005) Leaf area/crop weight ratios of grapevines: influence on fruit composition and wine quality. Am J Enol Vitic 56: 170–180
Lacointe A (2000) Carbon allocation among tree organs: a review of basic processes and representation in functional-structural tree models. Ann For Sci 57: 521–533
Lebon E, Pellegrino A, Louarn G, Lecoeur J (2006) Branch development controls leaf area dynamics in grapevine (Vitis vinifera) growing in drying soil. Ann Bot 98: 175–185
Lebon E, Pellegrino A, Tardieu F, Lecoeur J (2004) Shoot development in grapevine (*Vitis vinifera* L.) is affected by the modular branching pattern of the stem and intra- and inter-shoot trophic competition. Ann Bot 46: 1093–1101
Louarn G, Guedon Y, Lecoeur J, Lebon E (2007) Quantitative analysis of the phenotypic variability of shoot architecture in two grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.). Ann Bot 99: 425–437
Luquet D, Dingkun M, Kim H, Tambour L, Clement-Vidal A (2006) EcoMeristem, a model of morphogenesis and competition among sinks in rice. 1. Concept, validation and sensitivity analysis. Funct Plant Biol 33: 309–323
Marcelis LFM (1993) Effect of assimilate supply on the growth of individual cucumber fruits. Physiol Plant 87: 313–320
Marcelis-Van Aker CAM (1994) Effect of assimilate supply on development and growth potential of axillary buds in roses. Ann Bot 73: 415–420
Miller DP, Howell GS, Flore JA (1996) Influence of shoot number and crop load on potted Chambourcin grapevines. I: canopy development and morphology. Am J Enol Vitic 47: 244–250
Miller DP, Howell GS, Flore JA (1997) Influence of shoot number and crop load on potted Chambourcin grapevines. II: whole-vine vs. single-leaf photosynthesis. Vitis 36: 109–114
Minchin PEH, Lacointe A (2005) New understanding on phloem physiology and possible consequences for modelling long-distance carbon transport. New Phytol 166: 771–779
Murisier F (1996). Thesis, EPF, Zürich, Switzerland
Ollat N, Gaudillière JP (1998) The effect of limiting leaf area during stage I of berry growth on development and composition of berries of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon. Am J Enol Vitic 49: 251–258
Petrie PR, Trought MCT, Howell GS (2000) Growth and dry matter partitioning of Pinot Noir (V*itis vinifera* L.) in relation to leaf area and crop load. Austr J Grape Wine R 6: 40–45
Rives M (2000) Vigour, pruning, cropping in the grapevine (*Vitis vinifera* L.). I. A literature review. Agronomie 20: 79–91
Schultz HR (1992) An empirical model for the simulation of leaf appearance and leaf development of primary shoots of several grapevine (*Vitis vinifera* L.) canopy-systems. Sci Hortic 52: 179–200
Schultz HR (2003) Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. Plant Cell Environ 26: 1393–1405
Seleznyova AN, Thorp TG, Barnett AM, Costes E (2002) Quantitative analysis of shoot development and branching patterns in *Actinidia*. Ann Bot 89: 471–482
Smart RE, Dick JK, Gravett IM, Fisher BM (1990) Canopy management to improve cluster yield and wine quality – principles and practices. S Afr J Enol Vitic 11: 1–17
Sobeih YW, Dodd CI, Bacon AM, Grierson D, Davies JW (2004) Long-distance signals regulating stomatal conductance and leaf growth in tomato (*Lycopersicon esculentum*) plants subjected to partial root-zone drying. J Exp Bot 55: 2353–2363
Turc O, Lecoeur J (1997) Leaf primordium initiation and expanded leaf production are co-ordinated response to air temperature in pea (*Pisum sativum* L.). Ann Bot 80: 265–273
Valantin M, Gary C, Vaissière BM, Frossard JS (1999) Effect of fruit load on partitioning of dry matter and energy in cantaloupe (Cucumis melo L.). Ann Bot 84: 173–181
Ward PS, Leyser O (2004) Shoot branching. Curr Opin Plant Biol 7: 73–78
Wardlaw IF (1990) The control of carbon partitioning in plants. Translay Review No. 27. New Phytol 116: 341–381
Wilson BF (2000) Apical control of branch growth and angle in woody plants. Am J Bot 87: 601–607
Williams LE (1987) Growth of Thompson seedless grapevines: I. Leaf area development and dry weight distribution. J Am Soc Hortic Sci 112: 325–330

Edited by V. Hurry

CHAPITRE II. Utilisation et adaptation du modèle GreenLab pour quantifier l'évolution de la compétition trophique dans le rameau de vigne

CHAPITRE II. Utilisation et adaptation du modèle GreenLab pour quantifier l'évolution de la compétition trophique dans le rameau de vigne

1 Approches de modélisation des flux de biomasse dans les plantes…….…. 60

1.1 Les différents types de modèles…… 60
1.1.1 Modèles « empiriques »……..…… 60
1.1.2 Modèles basés sur « des règles de croissance et des balances fonctionnelles »……. 61
1.1.3 Modèles « transport - resistance »..…….…… 64
1.1.4 Modèles « sources - puits »……...…..…… 65
1.1.5 Conclusions- choix d'une approche de modélisation……...……... 71

1.2 Le modèle GreenLab appliqué à la vigne…….…… 73
1.2.1 Généralités…...…… 73
1.2.2 Organogenèse et topologie……...…… 74
1.2.3 Allocation de biomasse …….…….…….…… 76
1.2.4 Production de biomasse ……..…….……... 85
1.2.5 Compilation et formules de récurrence……...…….…… 88
1.2.6 Optimisation des paramètres cachés du modèle……..… 90
1.2.7 Pertinence de l'approche GreenLab - démarche……..… 92

2 Utilisation d'un modèle mathématique pour évaluer les déterminants trophiques et non trophiques du développement du rameau de vigne ……..…… 93

Manuscrit 2 : Using a mathematical model to analyse the trophic and non-trophic determinants of axis development in grapevine ……...……... 95
Annexes…… 110

Dans le chapitre précédent, il a été montré expérimentalement que différents niveaux d'états trophiques des plantes affectent le développement végétatif du rameau de vigne. La compétition trophique détermine principalement l'organogenèse des axes secondaires. Cet effet de la compétition trophique sur l'organogenèse des axes secondaires est différent selon le rang d'insertion de l'axe secondaire et selon le type de phytomère de l'axe primaire qui le porte (P0-P1-P2). Dans cette première approche l'intensité de la compétition trophique a été modifiée d'une façon qualitative en modifiant le nombre de grappes par plante. Pour quantifier réellement les flux de biomasse au sein de la plante et le niveau de compétition trophique qui en résulte, une approche de modélisation s'avère nécessaire. En effet, l'évolution des flux de biomasse entre tous les organes au sein d'une plante est difficilement quantifiable expérimentalement. Dans la première partie de ce chapitre, nous présenterons une rapide synthèse bibliographique des principales approches existantes pour modéliser les flux de biomasse. Dans la deuxième, nous justifierons la pertinence de l'utilisation du modèle GreenLab, en tant qu'outil pour calculer les flux de biomasse au sein d'une plante. Nous détaillerons la structure et les principes de bases du modèle GreenLab adapté pour la vigne. Enfin, nous présenterons une approche couplée d'écophysiologie et de modélisation (GreenLab) permettant d'évaluer l'évolution de la compétition trophique et construire des relations quantitatives entre le niveau de compétition trophique et l'organogenèse des axes.

1 Approches de modélisation des flux de biomasse dans les plantes

1.1 Les différents types de modèles

Les modèles de simulation des flux d'assimilats ou de biomasse dans les plantes regroupent deux types d'approches. Dans la première approche, ces flux ne sont pas modélisés en tant que tels. C'est uniquement leur résultante des flux qui est représentée. La deuxième approche est beaucoup plus mécaniste. Dans cette deuxième approche, les flux de biomasse entre les différents organes ou compartiments sont modélisés directement. La première approche de modélisation regroupe les modèles « empiriques », et la majorité des modèles basés sur « des règles de croissance et des balances fonctionnelles ». La deuxième approche regroupe essentiellement les modèles « transport - resistance » et les modèles « sources - puits » (pour des articles de revue : Lacointe, 2000 ; Le Roux *et al.,* 2001 ; Marcelis et Heuvelink, 2007).

Cette classification a été utilisée par de nombreux auteurs pour classer les différents modèles « structure - fonction » pour lesquels l'architecture de la plante et la répartition des feuilles dans l'espace sont modélisées (Lacointe, 2000 ; Sievanen *et al.,* 2000). Cependant ces différentes approches de modélisation des flux de biomasse ne nécessitent pas obligatoirement une description détaillée de l'architecture de la plante. De fait, ces modes de représentation des flux de biomasse sont aussi utilisés dans les modèles à compartiments ou « process - based », **(**Marcelis *et al.,* 1998). Ainsi, nous essaierons d'utiliser le plus souvent des exemples issus de ces deux grandes tendances de modélisation de la plante. Enfin, dans cette partie, nous nous attacherons à décrire les principes de base de ces différents types de modélisation tout en gardant en mémoire que les modèles complets combinent fréquemment différents principes et ne peuvent pas être classés au regard d'un seul critère.

1.1.1 Modèles « empiriques »

Les modèles « empiriques » utilisés pour modéliser les flux de biomasse sont issus des résultats des expériences de Brouwer (1962) montrant que, sous des conditions environnementales constantes, la répartition des assimilats entre les différentes parties des plantes peut être décrite au travers de coefficients d'allocation constants. C'est l'approche la plus souvent utilisée dans les modèles à

compartiments ou les « process - based » modèles (e.g. Brisson *et al.,* 2003). Les coefficients d'allocation peuvent être directement déduits de mesures sur les flux d'assimilats par marquage radioactif du carbone (Rauschter *et al.,* 1990 ; Zhang *et al.,* 1994), ou indirectement au travers des taux de croissance en biomasse des organes (Makela et Hari, 1986). Cependant, les allocations de biomasse entre les organes dépendent souvent des conditions environnementales et varient au cours du développement des plantes. Ainsi, dans certains modèles empiriques, les coefficients d'allocation de biomasse peuvent varier en fonction des conditions environnementales (Makela et Hari, 1986 ; Zhang *et al.,* 1994 ; Jeuffroy *et al.,* 2002), ou des stades de développement des plantes (Promnitz, 1975 ; Marcelis, 1993 (a)). Ce type de modélisation a été largement utilisé et validé (Rauscher *et al.,* 1990). Ces modèles permettent de simuler dans des conditions environnementales déterminées la quantité de biomasse allouée à chaque type d'organe. Malgré tout, le domaine de validité de ces modèles reste limité. Il est souvent nécessaire de connaître précisément les coefficients d'allocation dans chaque situation expérimentale. Si ces outils sont de bons outils de prédiction lorsqu'ils s'appuient sur une large base de données expérimentales, ils sont moins pertinents comme outils de simulation dans des conditions environnementales contrastées pour lesquelles les résultats expérimentaux ne sont pas disponibles.

1.1.2 Modèles basés sur « des règles de croissance et des balances fonctionnelles »

Dans ce type de modèles, l'allocation de biomasse est souvent simulée dans le but de maintenir des règles de croissance déterminées à priori entre les différentes parties de la plante (Le Roux *et al.,* 2001). Les flux de carbone sont considérés comme une conséquence du développement et du fonctionnement de la plante et non sa cause. Lacointe (2000) classe ces types de modèles en trois classes distinctes : les modèles utilisant des « balances fonctionnelles », des « allométries empiriques », ou des « règles architecturales ». Nous expliquerons rapidement et illustrerons par des exemples ces types de modèles sans chercher à être exhaustif.

Dans les modèles basés sur des balances fonctionnelles deux types de principes ont été largement utilisés : (i) les modèles basés sur les équilibres fonctionnels entre l'activité des racines et celle des parties aériennes (Shipley et Mezziane, 2002) et (ii) les modèles basés sur la théorie des « pipe models » (Shinozaki *et al.,* 1964). Les modèles utilisant la théorie des équilibres fonctionnels sont les plus couramment utilisés pour simuler la répartition de biomasse entre les racines et les parties aériennes. La théorie des équilibres fonctionnels postule que le développement des parties aériennes et celui des racines dépendent de leur activité respective. Dans des conditions environnementales qui réduisent l'activité d'une des deux parties, la partie dont l'activité est réduite aura tendance à avoir une

croissance en biomasse plus importante. « L'objectif » pour la plante est de maintenir le potentiel de capture des ressources. Par exemple, une diminution de la quantité de rayonnement photosynthétique, va induire un développement plus important des parties végétatives, et une diminution de la quantité d'azote dans le sol va induire une croissance plus importante des racines (Figure II.1). Cette théorie a largement été utilisée pour modéliser l'effet de variations environnementales du taux de CO2 et/ou de la concentration en azote dans le sol (Mäkela, 1986 ; Van der Werf *et al.,* 1993).

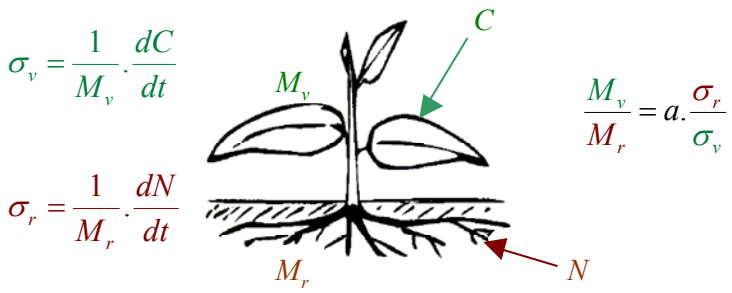


Figure II.1 : Illustration de la théorie des équilibres fonctionnels et application en modélisation
M_V et M_r sont les masses respectives des parties aériennes et racinaires responsables respectivement de l'acquisition d'azote (N) et de carbone (C). σ_V et σ_r sont les activités respectives des parties aériennes et racinaires (D'après Lacointe, 2000).

Le modèles utilisant la théorie des « pipe models » font partie des modèles de répartition de biomasse les plus communément utilisés pour simuler la répartition de la biomasse entre le feuillage et les structures porteuses (Nikinma, 1992 ; Perttunen *et al.,* 1998). Cette théorie consiste à représenter les arbres comme étant un ensemble d'unités élémentaires d'un réseau conducteur (pipe) qui relient toutes les parties du feuillage aux racines (Shinozaki *et al.,* 1964). Cette théorie permet de relier grâce à une relation linéaire la masse de feuilles (M_f) au dessus de l'entrenœud avec le diamètre de l'entrenœud sous jacent (D) (Shinozaki *et al.,* 1964) comme suit :

$$M_f = \eta . D \qquad \text{(II.1)}$$

Le coefficient η peut être soit constant, soit variable dans les différents niveaux de la structure de l'arbre (Mäkela, 1986) (Figure II.2). Les approches utilisant la théorie des « pipe models » se sont révélées assez satisfaisantes dans de nombreux études, notamment pour les arbres (e.g. Berninger et Ninkinmaa, 1997), mais elles semblent peu adéquates pour prendre en compte les effets de l'environnement et des pratiques culturales comme la taille (Le Roux *et al.,* 2001).

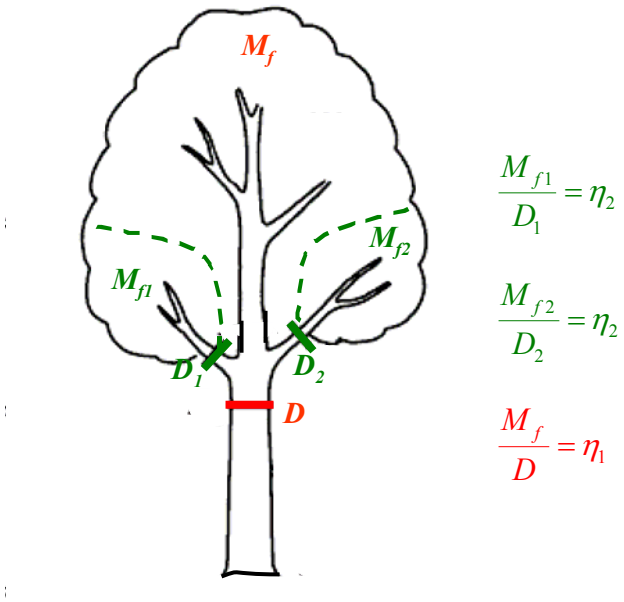


Figure II.2 : Illustration de la théorie des « pipe models » et application en modélisation
Le diamètre des troncs Di est proportionnel à la masse de feuillage « au-dessus » de la section. Dans cet exemple des valeurs différentes de ηi sont utilisées pour le tronc principal ou les axes 'secondaires' (D'après Lacointe, 2000).

On trouve également dans cette classe de modèles, des modèles utilisant des allométries dont l'origine biologique est souvent mal connue. Ces relations allométriques relient généralement des dimensions d'organes ou de groupes d'organes à des masses associées (Deleuze et Houllier, 1995 ; Brouat *et al.,* 1998 ; Castelan-Estrada *et al.,* 2002). La robustesse des allométries utilisées permet de simuler les flux de biomasse dans des situations expérimentales plus variées et sur des pas de temps plus 'longs' que les modèles « empiriques ». D'autres modèles basés sur des règles de croissance utilisent une description détaillée de la topologie de la plante et de l'architecture de la plante. Ces modèles requièrent une description à priori de l'évolution de l'architecture de la plante en se basant sur des « règles botaniques » de développement. Les flux de carbone sont alors une résultante de l'architecture de la plante ((de) Reffye *et al.,* 1997, Barczi *et al.,* 2008). Le domaine de validité de ces modèles est souvent assez limité, mais il peut être amélioré en considérant des règles architecturales stochastiques ou en incluant des modules de réponse de l'architecture à l'environnement (Kellomäki et Strandman, 1995).

1.1.3 Modèles « transport - resistance »

Dans les modèles « transport - resistance », les flux d'assimilats entre les différents organes sont directement simulés en fonction de gradients de concentration des assimilats dans la plante et de résistances internes au déplacement des assimilats dans les vaisseaux conducteurs (Minchin et Lacointe, 2005). Dans ces types de modèles d'allocation de biomasse, la croissance en biomasse des organes résulte des flux modélisés.

La translocation phloémienne des assimilats est modélisée d'après les résultats des expériences de Münch (1930), montrant que le flux de solutés entre deux compartiments résulte d'une différence de pression osmotique entre les deux compartiments. Pour les plantes, le flux (*J*) suit le gradient de pression osmotique à travers les tissus conducteurs qui possèdent une résistance au passage d'assimilats (Christy et Ferrier, 1973 ; Thornley, 1976). Ainsi, les assimilats se déplacent depuis les organes où la concentration en assimilats est importante vers ceux où elle est plus faible. En assimilant la pression osmotique à une différence de concentrations et en considérant la résistance comme dépendante de la viscosité du fluide, de la longueur du tissu conducteur et de son rayon on obtient la relation couramment utilisée dans les modèles « transport - resistance » (Minchin *et al.,* 1993) :

$$J = -\frac{R\,T\,\pi\,r^4}{8\,L\,\eta}.\Delta\,C \qquad \text{(II.2)}$$

avec L, la longueur entre les deux parties de la plante ; r, le rayon du tissu conducteur ; T, la température ; R, la constante des gaz parfaits, η, la viscosité du fluide et ΔC la différence de concentration en assimilats entre les deux compartiments.

Cette approche a été appliquée dans différentes études pour simuler par exemple la répartition de biomasse entre les racines et les rameaux végétatifs chez la tomate (Cooper et Thornley, 1976), ou pour simuler les allocations de biomasse entre les différents compartiments végétatifs, et, la croissance radiale des arbres (Deleuze et Houllier, 1997). Les limites de ces modèles restent souvent théoriques car il existe de nombreuses difficultés à estimer, à mesurer et, même, à définir les différents paramètres de résistances et de concentration en carbone soluble (Sheehy *et al.,* 1995, Lacointe, 2000). De nombreux auteurs ont également discuté de l'intérêt de l'utilisation du facteur de résistance dans ces modèles (Bancal et Soltani, 2002). Il semble ainsi que les termes de résistances au passage des assimilats ne soient pas nécessaires dans le cas des plantes annuelles, avec une topologie simple (Marcelis, 1996).

1.1.4 Les modèles « sources - puits »

Définitions

Les modèles « sources - puits » sont considérés comme moins mécanistes que les modèles « transport - resistance ». Ils nécessitent, généralement, l'utilisation de formalismes de répartition de la biomasse dérivant de données expérimentales sur la croissance des organes. Ces modèles, comme leur dénomination l'indique, ont pour objectif de modéliser les flux de biomasse entre des sources et des puits d'assimilats. Une source d'assimilats est un organe produisant de la biomasse ou dont la biomasse peut être mobiliser pour alimenter les puits. Un puits est, par ailleurs, un organe qui capte de la biomasse. Il faut souligner que la classification entre les « sources » et les « puits » d'assimilats est artificielle et ne peut se réduire à une classification par type d'organes. La majorité des organes sont à la fois « puits » et « source ». Tous les organes sont des puits de biomasse car ils nécessitent du carbone pour se développer et pour maintenir une activité respiratoire. De même la majorité des organes sont aussi des « sources » de biomasse du fait de leur activité photosynthétique (feuille, entrenœud, pétiole). De plus les feuilles et surtout les entrenœuds sont des organes de stockage transitoire de biomasse. Ces organes sont de fait une autre « source » de biomasse pour la plante, en plus de leur activité photosynthétique, quand ils réinvestissent une partie de leur biomasse dans des conditions trophiques défavorables (Servaites *et al.,* 1989 ; Chapman *et al.,* 1990 ; Bonnet et Incoll, 1992 ; Ehdaie *et al.,* 2006). Les parties pérennes, au travers des réserves de biomasse qu'elles stockent et qu'elles remobilisent pour le développement de la plante, jouent également à la fois un rôle de puits et de source de biomasse (*cf.* Chap. I.2). Dans la plupart des modèles « sources - puits », seul le bilan net de carbone est considéré pour pouvoir classer, à chaque pas de temps des modèles, les organes en tant que sources ou puits d'assimilats.

Force de puits

Dans les modèles « sources - puits », le moteur des flux de biomasse dans les plantes est déterminé par la force de puits individuelle des organes (Marcelis, 1996). L'utilisation de modèles « sources - puits » nécessite donc une estimation précise de la force de puits des organes. La force de puits peut être définie comme la capacité d'un organe à importer des assimilats depuis les sources (Ho, 1988 ; Farrar, 1993 ; Patrick, 1993). La force de puits peut alors être décomposée en deux facteurs qui sont la taille du puits et l'activité intrinsèque du puits (ou croissance relative) (Warren-Wilson, 1972). La force de puits peut aussi être simplement définie comme le taux de croissance absolu maximal au cours du temps d'un organe dans des conditions d'offre en assimilats non limitantes (Cook and Evans, 1983 ;

Marcelis *et al.,* 1998). Le taux de croissance maximal d'un organe en conditions non limitantes d'offre en assimilats peut être mesuré quand les plantes se développent à des forts niveaux de rayonnement où quand le nombre de puits sur la plante est réduit (Heuvelink et Marcelis, 1989). Il faut noter que dans « les modèles proportionnels » (voir ci-après), la force de puits des organes est définie relativement à celle des autres organes. Cette définition permet ainsi d'allouer une fraction de la biomasse produite à chaque organe (Yan *et al.,* 2004).

Quelle que soit la définition utilisée, des fonctions d'évolution de la force de puits au cours du temps sont généralement introduites pour rendre compte des variations temporelles de la force de puits des organes (Heuvelink, 1999). La force de puits d'un organe peut aussi varier en fonction de facteurs environnementaux (Grossman et De Jong 1994), de l'architecture de la plante (Génard *et al.,* 1998), ou de la phénologie (Lakso et Johnson, 1990 ; Harpaz *et al.,* 1990).

Répartition de la biomasse

La répartition de la biomasse entre les différents organes dans les modèles « sources - puits » est le résultat de la compétition entre les organes « puits » pour importer de la biomasse provenant des sources (Wardlaw, 1990). Deux types d'approches sont souvent utilisées pour quantifier les allocations de biomasse entre les différents organes : les modèles hiérarchiques et les modèles proportionnels (Lacointe, 2000).

Dans les modèles hiérarchiques, un ordre de priorité dans la répartition d'assimilats entre les organes est déterminé à priori (Figure II.3). Dans ces modèles, la force de puits de chaque organe est définie, généralement à chaque pas de temps du modèle, comme le taux de croissance en biomasse maximal de l'organe. Une quantité de biomasse est allouée à un organe uniquement quand le taux de croissance de l'organe de rang de priorité supérieure a été réalisé. Ainsi, on détermine souvent des niveaux de priorité bien que ceux-ci varient au cours du temps, comme suit : fruits> rameaux végétatifs> réserves (Wardlaw, 1968). Du fait de sa simplicité d'utilisation, cette approche a été utilisée pour de nombreuses espèces comme la vigne (Wermelinger *et al.,* 1990), le pêcher (Grossman et De Jong, 1994), ou le hêtre (Hoffman, 1995).

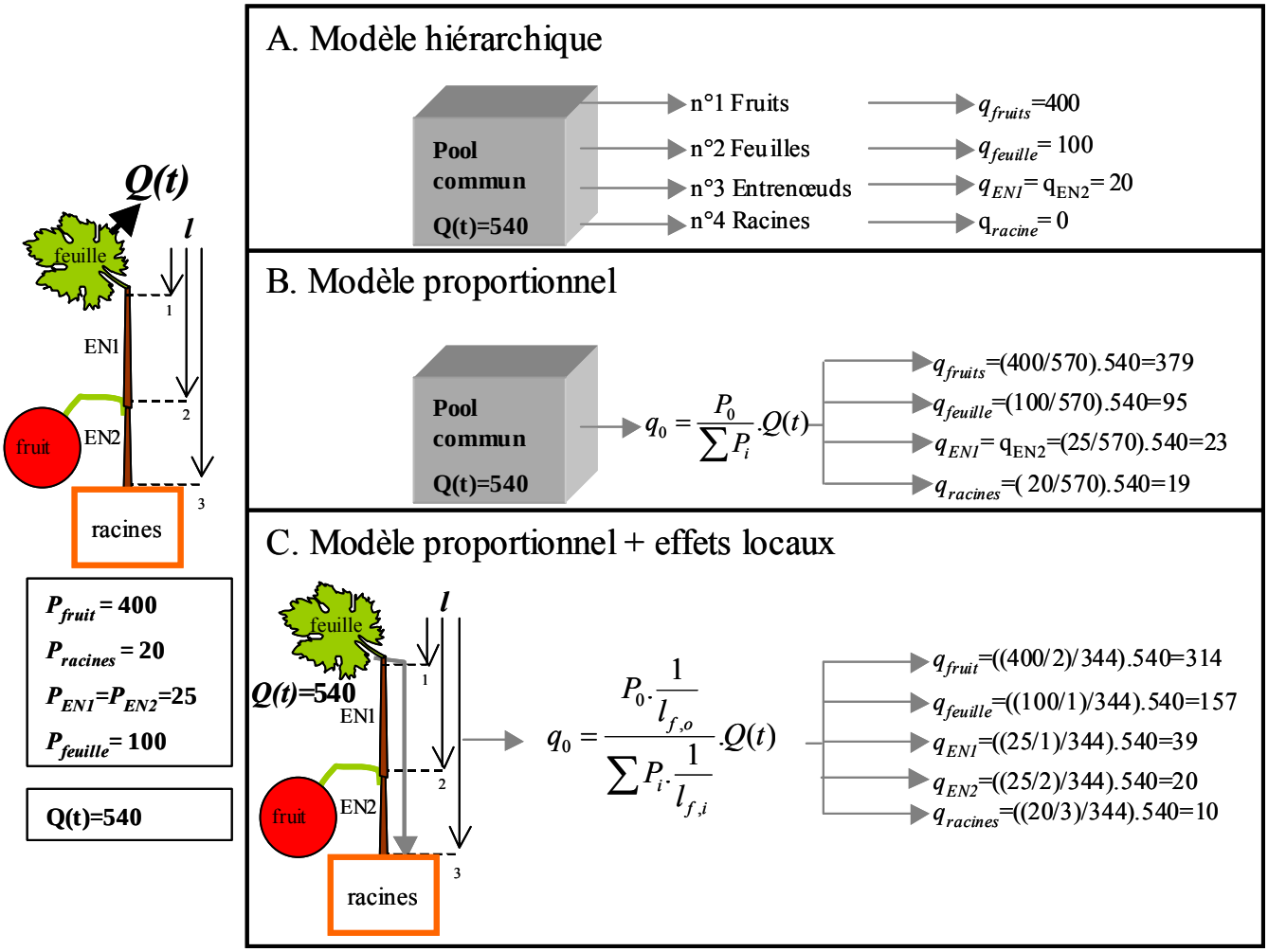


Figure II.3 : Illustration des différents modes d'allocation de biomasse dans les modèles sources-puits
Un exemple illustre cette représentation. P_i sont les forces de puits des organes (définies comme le taux de croissance maximal des organes), $Q(t)$ est la biomasse totale produite. l est la distance entre les organes et la feuille. N.B: dans ces modèles aucune capacité maximale de croissance n'est définie. Ainsi dans le modèle C la feuilles capte plus de biomasse que sa force de puits. Dans le modèle « proportionnel + effets locaux » (C) la résistance au passage des assimilats est considérée comme proportionnelle à la distance (l) entre la feuille et les différents organes. EN est l'abréviation utilisée pour les entrenœuds.

Dans les modèles proportionnels, la fraction de biomasse allouée à un organe (q_0) est déterminée par sa force de puits individuelle ($P_0(t)$) relativement à la force de puits de l'ensemble des organes ($\Sigma P_i(t)$), (Marcelis *et al.,* 1998) (Figure II.3):

$$q_o(t) = \frac{P_o(t)}{\sum_i P_i(t)}.Q(t) \qquad \text{(II.3)}$$

avec Q(t), la quantité de biomasse produite par la plante.

Quelle que soit la définition utilisée pour la force de puits (absolue ou relative), ce formalisme, nécessite souvent d'implémenter une capacité maximale de croissance des organes. En effet, il a été montré que les organes ont une capacité de croissance maximale déterminée par leur capacité de stockage d'assimilats (Rey, 2003). Si le flux d'assimilats potentiellement alloué à un organe donné dépasse sa capacité maximale de croissance, le « surplus » de biomasse est alors réparti entre les autres organes (Luquet *et al.,* 2006). Ainsi, un paramètre décrivant le taux maximal d'importation d'assimilats ($q_{m,o}(t)$) à chaque cycle de croissance et pour chaque organe (Escobar-Gutierrez *et al.,* 1998 ; Balandier *et al.,* 2000 ; Vivin *et al.,* 2002 ; Luquet *et al.,* 2006 ; Drouet et Pagès, 2007) a été fréquemment utilisé comme suit (Lacointe, 2000):

$$q_o(t) = \min\left[\frac{P_o(t)}{\sum_i P_i(t)}.Q(t); q_{m,o}(t)\right] \qquad \text{(II.4)}$$

Réflexion sur le « pool commun » d'assimilats et les effets locaux

Dans les modèles « sources - puits proportionnels » les distances topologiques entre les sources et les puits peuvent être prises en compte pour modéliser la répartition de biomasse (Balandier *et al.,* 2000). En considérant $R_{i,k}$ un facteur de résistance au passage d'assimilats entre la source k et le puits i,et Q_k la biomasse produite par la feuille k (Figure II.3), on obtient le formalisme suivant :

$$q_o(t) = \min\left[\sum_k \left[\left(\frac{P_o(t).R_{o,k}}{\sum_i P_i(t).R_{i,k}}\right).Q_k(t)\right]; q_{m,o}(t)\right] \qquad \text{(II.5)}$$

Cette formulation rend le mieux compte des nombreux résultats expérimentaux soulignant des distances topologiques entre les organes pour le transport des assimilats dans le phloème. Ces expérimentations ont souvent été réalisées à l'aide de marquage radioactif des assimilats au carbone 14 (Koblet et Perret, 1972 ; Lai *et al.,* 1988 ; Jeuffroy et Warembourg , 1991; Lacointe *et al.,* 2004). Elles témoignent d'une translocation préférentielle des assimilats des sources vers les puits les plus proches (Palit, 1985). Cependant ces modèles, comme les modèles « transport - resistance » (*cf.* § 1.1.3), souffrent de la difficulté à calculer ou à estimer des résistances au passage des assimilats, ou même à définir ce paramètre. Ces résistances peuvent aussi bien dépendre du nombre de puits entre la source et le puits en question, que de la topologie de la plante ou des connections vasculaires entre les organes (Lacointe, 2000). En plus, les puits les plus forts (comme les fruits) ont des capacités d'attraction des

assimilats plus fortes et sont proportionnellement moins affectés par les distances « sources - puits » que les puits les plus faibles (Wardlaw, 1990).

Des approches de modélisation ont été entreprises pour rendre compte d'une partie des effets locaux des flux de biomasse, sans prendre en compte directement des facteurs de résistances au passage d'assimilats. On peut par exemple citer les approches de modélisation basées sur la théorie de l'autonomie des branches (Sprugel *et al.,* 1991) pour lesquelles la biomasse produite par une branche est principalement allouée à la branche elle-même, puis, secondairement à la partie inférieure de l'arbre (Kurth, 1994).

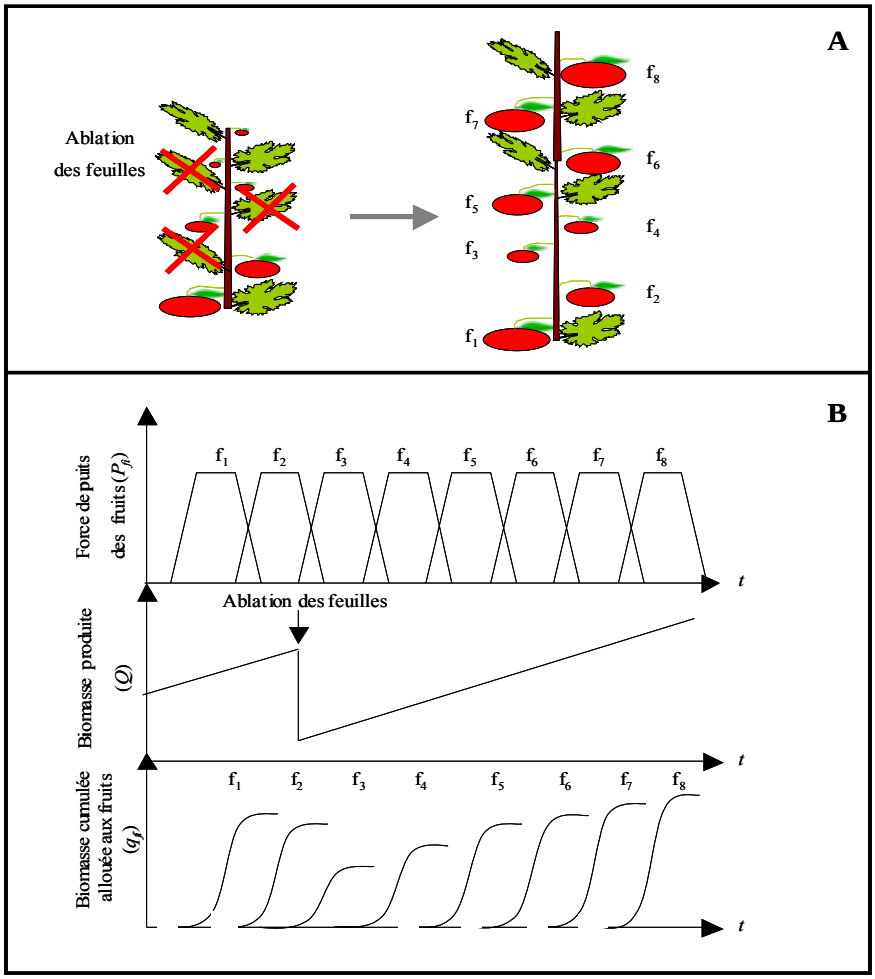


Figure II.4 : Illustration des décalages de développement permettant de percevoir des effets locaux dans les modèles basés sur le « pool commun » (adapté à partir des hypothèses de Heuvelink, 1995 & 1996)
Dans cette expérience 'théorique' des feuilles sont coupées à proximité des fruits, ce qui entraîne une diminution de la taille des fruits à proximité des feuilles excisées (A). Cette expérience peut s'expliquer avec un modèle basé sur le « pool commun ». Dans l'hypothèse du « pool commun » ce sont les fruits, dont la force de puits est maximale lors d'une réduction de la production de biomasse (ablation des feuilles), qui sont les plus affectés (B).

De nombreuses expériences ont également été mises en œuvre pour témoigner de l'inutilité de la prise en compte des effets locaux dans les modèles « sources - puits ». Ainsi Heuvelink (1995), a montré que des grappes de tomates sur des plants partiellement égrappés pouvaient se développer de la même manière indifféremment de la localisation des grappes par rapport aux feuilles présentes. Il a ensuite démontré que les résultats de Slack et Clavert (1977) montrant l'influence des distances entre les sources et les puits sur le développement des fruits, pouvaient simplement être expliqués par des décalages de développement entre les grappes sans faire appel à des effets locaux (Heuvelink, 1996). S'il existe un « pool commun », tous les puits ont le même accès aux assimilats quelle que soit leur localisation dans la plante. Dans ces modèles, les différences locales de croissance ne sont liées qu'aux variations des rapports « sources - puits » à l'échelle de la plante (Figure II.4). Bien qu'anatomiquement et botaniquement le « pool commun » n'existe pas car aucun tissu n'est spécialisé dans cette fonction, de nombreuses approches de modélisation ont utilisé avec succès cette théorie du « pool commun », pour modéliser les flux de biomasse (Heuvelink, 1999, Yan *et al.,* 2004 ; Luquet *et al.,* 2006, Drouet et Pagès, 2007 ; Christophe *et al.,* 2008). Le « pool commun » s'est avéré pertinent pour modéliser le développement de plantes de petites tailles et souvent annuelles. Toutefois, il est peu pertinent pour les arbres (Lacointe *et al.,* 2004). Cette adéquation du « pool commun » pour les petites plantes est sans doute à mettre en liaison avec une circulation rapide des assimilats et à des distances topologiques réduites. Pour ces plantes où le « pool commun » est adéquat pour modéliser les flux de biomasse, celui-ci peut être considéré comme une résultante de la circulation des assimilats dans les tissus conducteurs et comme une bonne simplification pour le modélisateur.

Réflexion sur le compartiment « réserve »

Dans les modèles de développement des plantes, et les modèles « sources - puits » en particulier, la représentation du développement des parties pérennes et des réserves de biomasse qu'elles contiennent au cours du développement de la plante est souvent peu détaillée voire simpliste. De plus, les racines et les parties pérennes sont la plupart du temps considéré comme un simple compartiment. Les modèles incluant une représentation morphologique de ces organes sont rares. Lorsqu'il est présent le compartiment « réserve » peut être considéré comme un puits d'assimilats stockant une fraction constante de la biomasse produite par la plante (Wermelinger et Koblet, 1991, chez la vigne). Dans d'autres approches, les parties pérennes jouent un rôle de « tampon » qui stocke de la biomasse lorsque l'offre en assimilats issus de la photosynthèse est supérieure à celle nécessaire à couvrir la demande en biomasse de tous les organes, ou qui libère de la biomasse dans le cas contraire (Vivin *et al.,* 2002 chez la vigne, Luquet *et al.,* 2006). Ces dernières approches considèrent les parties pérennes comme un compartiment « passif » n'ayant pas de force de puits propre et ne se développant qu'en fonction du développement des parties aériennes. Malgré tout, des approches plus fonctionnelles sont

aussi développées. Dans ces approches le compartiment « réserve » est représenté comme un puits, dont la force varie en fonction du stade de développement de la plante, de l'état trophique de la plante et des conditions environnementales (Christophe *et al.,* 2008).

Rétroaction de la compétition trophique sur le développement

Quel que soit le mode de répartition de la biomasse utilisé dans les modèles « sources - puits », le nombre d'organes et leur rythme de développement ont un très fort impact sur les résultats des simulations. Ainsi, ces modèles sont souvent utilisés pour simuler l'impact de pratiques culturales ou du microclimat entraînant des variations du nombre d'organes (Mathieu, 2006). Le nombre d'organes et leur rythme de développement dépendent notamment du fonctionnement des méristèmes, du développement des organes, de la sénescence des feuilles et des avortements des fruits. Ces paramètres de développement sont le plus souvent des entrées des modèles qui dépendent de facteurs non trophiques (Bindi *et al.,* 1997 sur la vigne ; Guo *et al.,* 2006) (température, contraintes environnementales, phénologie). Un des grands défis des modèles « sources - puits » est de relier fonctionnellement le rythme de développement des organes avec l'évolution des relations « sources - puits » au cours du développement. Des approches de modélisation ont été entreprises avec succès pour rendre compte des rétroactions entre l'évolution des rapports « sources - puits » et les différents processus de développement de la plante. Ces méthodes ont été utilisées pour simuler en fonction de l'état trophique de la plante, le nombre de fruits se développant (Mathieu *et al.,* 2007), ou les processus d'organogenèse des ramifications sur les arbres (Mathieu *et al.,* 2008 & 2009) ou le riz (Luquet *et al.,* 2006). Cependant, ces approches restent théoriques, ne s'appuyant que peu ou pas sur une quantification expérimentale des déterminants trophiques et non trophiques du développement de la plante.

1.1.5 Conclusions - choix d'une approche de modélisation

Notre objectif est d'évaluer l'évolution des flux de biomasse au sein du rameau de vigne. Pour cet objectif, il semble que l'utilisation d'un modèle structure-fonction pour lequel les flux de biomasse sont modélisés au travers de relation « source - puits » soit le plus pertinent. Le caractère « structure-fonction » du modèle permettra, dans une première approche de représenter la structure modulaire et hiérarchique du rameau de vigne dont l'impact sur la mise en place de l'architecture de la vigne est capital. Cette approche structure-fonction pourra être ensuite utilisée dans des versions ultérieures afin de représenter de façon détaillée l'agencement des feuilles dans l'espace.

L'approche « sources - puits » présente le meilleur compromis entre la facilité d'utilisation et le niveau de complexité minimal nécessaire à notre problématique. Les modèles « transport - resistance » sont, en effet, les modèles les plus mécanistes et les plus proches des bases physiologiques du développement de la plante, mais les difficultés d'estimation des paramètres de ces modèles les rendent difficiles à utiliser. Les modèles « empiriques » ou « les modèles basés sur des règles de croissance » sont beaucoup plus aisés d'accès à la fois en terme d'utilisation et d'estimation des paramètres. Cependant, ils se révèlent peu mécanistes, leur utilisation nécessite une importante quantité de données expérimentales et les paramètres des modèles ont souvent peu de liens biologiques avec la physiologie de la plante. Bien que les modèles « sources - puits » soient eux aussi moins mécanistes que les modèles « transport - resistance », leurs paramètres semblent proches de bases biologiques. Ils sont prometteurs pour la comparaison entre génotypes, voire même, pour des analyses de génétiques quantitatives (Dingkuhn *et al.,* 2005 ; Letort *et al.,* 2008 (b)). De plus, ces modèles ne nécessitent pas, pour leur calibration une aussi grande quantité de données expérimentales que les modèles empiriques, car les paramètres des modèles sont souvent valables sur une plus large gamme d'environnements (Dingkuhn et *al.* 2005 & 2006 ; Cournède *et al.,* 2008).

Notre objectif principal est de quantifier les flux de biomasse et l'évolution de la compétition trophique tout au long du développement de la vigne à partir de données expérimentales. Des approches permettant de quantifier les flux de biomasse par inversion d'un modèle (confrontation avec des données expérimentales) sont rares car elles nécessitent l'utilisation de puissants outils d'optimisation. De tels outils d'optimisation (Zhan *et al.,* 2003 ; Cournède *et al.,* 2006) couplés à un modèle de croissance et de répartition de biomasse « GreenLab » (Yan *et al.,* 2004) ont permis d'atteindre ces objectifs, sur de nombreuses espèces dont certaines présentent des axes secondaires comme la vigne (le maïs (Ma *et al.,* 2007), le blé (Kang *et al.,* 2008 (a)), le hêtre (Letort *et al.,* 2008 (a)), l'inflorescence d'*Arabidopsis thaliana* (Christophe *et al.,* 2008), la tomate (Dong *et al.,* 2008)).

Enfin, le modèle GreenLab ouvre de nombreuses perspectives en vue de son utilisation future en tant qu'outil de simulation. En effet, des approches « théoriques » préliminaires ont permis de simuler le développement de plantes et de certains processus d'organogenèse en fonction de l'état trophique de la plante (Mathieu, 2006 ; Mathieu *et al.,* 2009). Ces perspectives sont d'un intérêt capital pour la vigne en termes de simulation. En effet, chez la vigne, la mise en place de la surface foliaire dépend avant tout de l'activité organogénétique des axes qui est, elle-même, fortement dépendante de l'état trophique de la plante (*cf.* Chap.I.3).

1.2 Le modèle GreenLab appliqué à la vigne

1.2.1 Généralités

Dans la suite de ce chapitre nous nous attacherons à décrire les principes du modèle GreenLab qui ont été utilisés pour la vigne. Notons que de nombreuses hypothèses sont identiques à celles des autres versions du modèle. Ce modèle a en effet été développé et adapté en parallèle sur de nombreuses espèces, par différentes équipes et personnes depuis l'article fondateur ((de) Reffye et Hu, 2003). Le modèle présenté a été utilisé dans cette partie en tant que « solveur » des relations « sources - puits » pour permettre le calcul à posteriori des flux de biomasse au sein du rameau de vigne à partir de données expérimentales. Les outils d'optimisation associés ont été utilisés pour l'estimation des paramètres cachés du modèle, à partir de données expérimentales obtenues sur les dimensions, les masses des organes et les processus d'organogenèse.

GreenLab est un modèle générique de développement et de croissance de la plante entière. Il combine les processus d'organogenèse et de morphogenèse à l'échelle de l'organe et de l'axe individuel avec un algorithme de production de biomasse à l'échelle de la plante entière. Le modèle reproduit les flux de biomasse entre les organes et le niveau de compétition trophique qui en résulte à l'échelle de la plante au travers d'un rapport entre la demande totale en biomasse des organes (D) et la quantité de biomasse disponible (Q). A chaque pas de temps, le ratio entre la quantité de biomasse disponible et la demande totale des organes (Q/D) représente l'état trophique de la plante (Mathieu, 2006).

Le modèle GreenLab est également un modèle « structure - fonction » dans lequel l'architecture de la plante en terme de relations topologiques et de dimensions des organes est représentée de façon explicite. Cependant, la production de biomasse est estimée à l'échelle de la plante entière, sans tenir compte de la structure 3D de la plante. La production de biomasse est calculée en utilisant des fonctions dérivées de la loi de Beer, ceci pour simplifier les procédures de calcul et d'optimisation.

La représentation de l'organogenèse et de la topologie de la plante dans le modèle nécessite de décomposer la plante en unités élémentaires : les phytomères. La plante est représentée par une structure hiérarchique dans laquelle les phytomères sont regroupés selon leur âge physiologique qui rend compte du niveau de différenciation de chaque axe (Barthélémy et Caraglio, 2007). Pour la vigne ces niveaux de différenciation dans le modèle sont liés aux types d'axe (axe primaire, axes secondaires P0, P1, P2). Cette description topologique est couplée à une description fine des processus

d'organogenèse à l'échelle de l'axe individuel. Dans les différentes versions du modèle GreenLab, les règles régissant les processus d'organogenèse et les relations topologiques entre les organes peuvent être prédéfinies à l'avance dans le modèle (Yan *et al.,* 2004), définies par des processus stochastiques (Kang *et al.,* 2003 & 2008 (b)) ou dépendantes, en partie, de l'état trophique de la plante (*Q/D*) (Mathieu *et al.,* 2009).

1.2.2 Organogenèse et topologie

Dans ce chapitre, une version déterministe du modèle GreenLab a été utilisée. La topologie et les règles qui régissent les processus d'organogenèse des axes ont donc été fixées par avance dans le modèle. Ainsi, la succession des phytomères P0-P1-P2 sur l'axe primaire et sur les axes secondaires a été intégrée sur l'ensemble des axes directement dans le modèle en fonction des observations sur les plantes. De même, les moyennes observées, pour chaque situation expérimentale, des différentes variables décrivant l'organogenèse du rameau (*cf.* Chap.I.3) ont été intégrées dans le modèle. Les phytomères P0-P1-P2 ont été uniquement différenciés en fonction de l'absence ou la présence d'organe oppositifolié sur le phytomère. Aucune autre différence fonctionnelle ou topologique pour les phytomères P0-P1 ou P2, n'a été introduite dans le modèle. Les grappes ont été positionnées sur les phytomères de l'axe primaire en fonction de leurs positions observées. En général, les grappes elles se situaient sur les deux premiers phytomères P1-P2 de l'axe primaire.

Trois âges physiologiques de différenciation des axes ont été « artificiellement » introduits dans le modèle pour rendre compte des différences observées de développement tant au niveau morphologique qu'au niveau des processus d'organogenèse. En accord avec les observations préalables (*cf.* Chap.I.3) et les données bibliographiques (Louarn *et al.,* 2007), les trois âges physiologiques ont été associés à l'axe primaire (âge physiologique 1), aux axes secondaires P0 (âge physiologique 2) et aux axes secondaires P1-P2 indifféremment de leur type (âge physiologique 3) (Figure II.5).

Pour l'axe primaire, dans toutes les situations expérimentales qui ont été étudiées, la vitesse d'apparition des feuilles sur les axes est constante et est égale à 0.044 phytomère.°Cj, avec une température de base de 10°C (*cf.* Chap.I .3). Nous avons donc utilisé le phyllochrone de l'axe primaire (23°Cj) comme pas de temps du modèle (growth cycle : *GC*, Tableau II.1 (p.78)). D'où, en considérant $N_1(t)$ le nombre de phytomères sur l'axe primaire au cycle de développement t de la plante, on obtient :

$$N_1(t) = N_1(t-1) + 1 = t \tag{II.6}$$

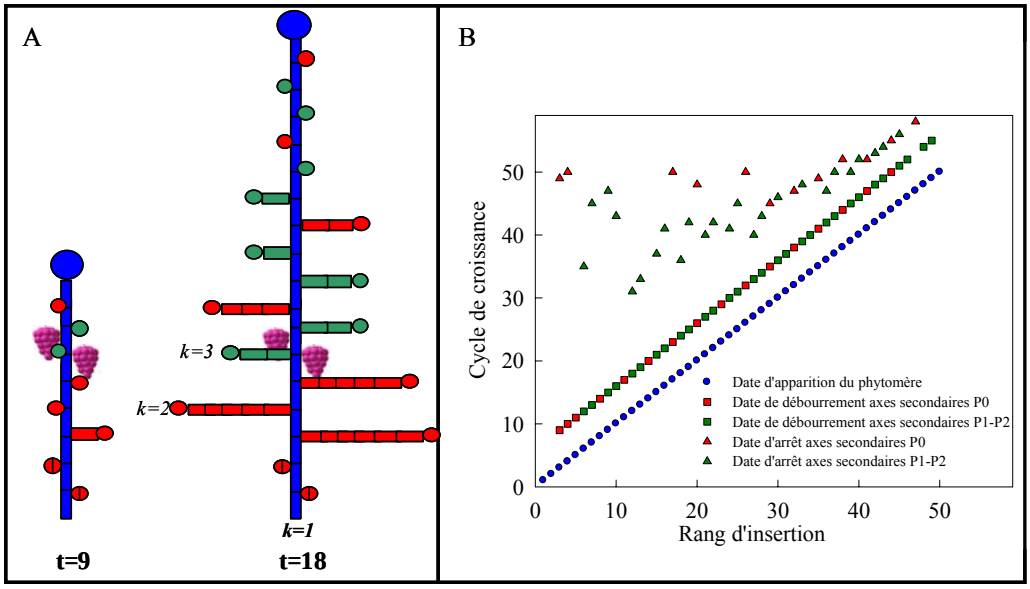


Figure II.5 : Automate de développement de la vigne dans le modèle GreenLab
A. Représentation de la topologie de la plante aux cycles 9 et 18 de croissance de la plante. Les phytomères en bleu sont ceux de l'axe primaire (âge physiologique 1), en rouge, des axes secondaires P0 (âge physiologique *2*), et en vert, des axes secondaires P1 ou P2 (âge physiologique 3).
B. Modèle de développement de la vigne utilisé dans le modèle GreenLab (exemple pour le céâge Grenache N.). Date d'apparition des phytomères de l'axe primaire, de débourrement des axes secondaires et d'arrêt de développement des axes secondaires en fonction du rang d'insertion sur l'axe primaire.

Pour les axes secondaires, le modèle de développement présenté précédemment (*cf.* Chap.I.3) a été introduit et adapté dans le modèle GreenLab. Notons $N_k(i,t)$, le nombre de feuilles sur l'axe secondaire de rang d'insertion i, d'âge physiologique k au cycle de développement t. La date de débourrement ($d_k(i)$), la vitesse de développement et la date d'arrêt de développement ($e_k(i)$) de chaque axe individuel ont aussi été introduites dans le modèle (Figure II.5). Les valeurs de ces paramètres sont ceux mesurés sur les plantes observées (*cf.* Chap.I.3). La vitesse de développement a été introduite dans le modèle en fonction d'un rapport de rythme défini comme étant le rapport entre les vitesses de développement des axes secondaires et celle de l'axe primaire. Ce rapport de rythme (RR_k) est unique pour chaque type d'axe secondaire (âge physiologique k). De plus, sachant qu'un seul axe secondaire se développe par phytomère sur l'axe primaire, une probabilité d'apparition des axes secondaires selon leur âge physiologique $p_k(i)$ a été introduite dans le modèle à chaque rang d'insertion pour retranscrire la succession des deux types d'axes secondaires. Par exemple Figure II.5, on obtient $p_2(3)=1$; $p_3(3)=0$; $p_2(1)=0$; $p_3(1)=0$. Ainsi le nombre de phytomères $N_k(i,t)$ est donné par les relations suivantes :

$$\begin{cases} N_k(i,t) = 0 \quad \text{si} \quad t \le d_k(i) \\ N_k(i,t) = p_k(i).RR_k.(t - d_k(i)) \quad \text{si} \quad d_k(i) \le t \le e_k(i) \\ N_k(i,t) = p_k(i).RR_k.(e_k(i) - d_k(i)) \quad \text{si} \quad t \ge e_k(i) \end{cases} \tag{II.7}$$

Sachant que la période de latence (*l*) entre l'apparition d'un phytomère sur l'axe primaire et le débourrement du bourgeon axillaire est constante pour les axes secondaires quel que soit leur rang d'insertion, on obtient (*cf.* Chap.I.3, Figure II.5):

$$d_k(i) = i + l \tag{II.8}$$

On peut calculer ainsi le nombre de phytomères total (*N(t)*) sur la plante au cycle *t* de développement :

$$N(t) = t + \sum_{k=2}^{3} \sum_{i=1}^{t-l} p_k(i).RR_k(i).\min\left[(t - d_k(i)); (e_k(i) - d_k(i))\right] \tag{II.9}$$

Rappelons que les valeurs des paramètres utilisés dans ce modèle de développement sont les valeurs mesurées (Tableau II.1). Ces valeurs ont, par la suite, été utilisées pour calculer les paramètres cachés du modèle.

1.2.3 Allocation de biomasse

Dans le modèle GreenLab, la biomasse produite est allouée à un « pool commun » de biomasse et est, ensuite, répartie à l'ensemble des organes sans considération de leur position dans la plante. Le seul moteur de la répartition de la biomasse est la demande individuelle en biomasse de chaque organe.

Allocation générale de la biomasse entre les « processus » de développement des organes

Un modèle d'allocation en deux temps est utilisé dans cette version du modèle. Dans un premier temps, une quantité totale de biomasse est allouée pour permettre d'une part l'expansion de l'ensemble des organes et d'autre part la croissance secondaire des entrenœuds. Dans un deuxième temps, la

biomasse allouée à ces deux « processus » est répartie entre tous les organes de la plante. La demande en biomasse totale *D(t)* de la plante au cycle *t* de développement de la plante est donc donnée par la relation suivante :

$$D(t) = D_{exp}(t) + D_{cII}(t) \tag{II.10}$$

avec $D_{cII}(t)$ et $D_{exp}(t)$ respectivement la demande totale en biomasse pour la croissance secondaire des entrenœuds et pour l'expansion des organes.

La biomasse allouée aux deux processus est proportionnelle à leur demande relativement à la demande totale en biomasse de la plante *D(t)*. De plus, dans cette version aucun compartiment « réserve » ainsi qu'aucune capacité maximale de croissance des organes n'ont été considérés. De ce fait, l'ensemble de la biomasse produite par la plante *Q(t)* est allouée en totalité à chaque cycle pour l'expansion des organes ou la croissance secondaire des entrenœuds. On obtient donc:

$$Q_{\exp}(t) = D_{exp}(t).\frac{Q(t)}{D(t)} \tag{II.11}$$

$$Q_{cII}(t) = D_{cII}(t).\frac{Q(t)}{D(t)} \tag{II.12}$$

Dans la partie suivante, nous formulerons la demande totale des différents processus ($D_{exp,}$ D_{cII}) et nous décrirons, ensuite, le mode de répartition de la biomasse entre organes.

Allocation de la biomasse pour l'expansion des organes

L'âge chronologique d'un organe est défini pour chaque organe comme étant le nombre de cycles de croissance depuis son apparition. La demande en biomasse d'un organe est exprimée comme le produit de deux composantes : sa force de puits « nominale » *P* et une fonction de variation de la force de puits *f* (décrite par une fonction « beta » dans GreenLab). La force de puits est définie, pour tous les organes, relativement à la force de puits des limbes de l'axe primaire dont la valeur est fixée arbitrairement à 1. Pour les fruits, deux fonctions de variations de la force de puits f_{g1} et f_{g2} et deux forces de puits 'nominales' P_{g1} et P_{g2} ont été définis afin de rendre compte des deux phases de développement, avant et après véraison (*cf.* Chap.I.2). De fait, deux organes « grappes » différents g_1 et g_2 ont été artificiellement introduits dans le modèle pour rendre compte du mode de croissance des fruits.

Tableau II.1: Tableau récapitulatif de l'ensemble des paramètres du modèle, mode d'obtention et unités.

		Nom des paramètres	Description	Mode d'obtention	Unités
Automate de développement	Axe primaire	GC	pas de temps du modèle (growth cycle)	calculés	°Cj
	Axes secondaires (rang d'insertion i, âge physiologique (k))	l	temps de latence	calculés	GC
		$p_k(i)$	probabilité d'apparition	calculés	_
		RR_k	rapport de rythme avec l'axe primaire	calculés	phytomère.GC^{-1}
		$e_k(i)$	date d'arrêt de développement	calculés	GC
		$d_{k(i)}$	date d'arrêt de débourrement	calculés	GC
Allocation de biomasse	Expansion (organe (o))	$P_o(k)$	force de puits "nominale" (âge physiologique (k))	optimisés	_
		$a_o; b_o$	paramètre de variations des fonctions beta	optimisés	_
		$T_{exp,o}$	durée d'expansion	calculés	GC
		E_{go}	date de début d'expansion des grappes	calculés	GC
	Croissance secondaire (entrenoeud âge physiologique k)	$P_{cII,0}$	force de puits "nominale"	optimisés	_
		$c_{cII,1}$	coefficient de "sensibilité" au Q/D	optimisés	g^{-1}
		λ	coefficient de répartition de la biomasse	optimisés	_
		$p_{cII}(k)$	facteur de force de puits linéaire entre les âges physiologiques	optimisés	m^{-1}
Production de biomasse	Remobilisation réserves	$a_r; b_r$	paramètres de variations des fonctions beta de relargage	optimisés	_
		M_r	biomasse de réserves disponible au début du développement	optimisés	g
		T_r	durée de remobilisation de réserves	calculés	GC
	Photosynthèse	E	"fonction environnementale" (≈PAR)	calculés	_ ou $mol.m^{-2}.GC^{-1}$
		$1/R_1$	facteur de résistance (≈RUE)	optimisés	_ ou $g.mol^{-1}.m^{-2}$
		S_p	≈ "surface foliaire projetée"	optimisés	m^{-2}
		k	≈ "coefficient d'extinction de la loi de Beer"	optimisés	_
		t_a	temps de fonctionnement des feuilles	calculés	GC
Allométrie	Limbes	SLW	masse spécifique des limbes	calculés	$g.cm^{-2}$
	Entrenoeuds	β	coefficients d'allométrie entre la forme et la biomasse des entrenoeuds	calculés	–
		βe			
		d	densité des entrenoeuds	calculés	_ g.cm-3

La force de puits $P_o(k)$ dépend du type d'organe (o) et de son âge physiologique (k). La fonction « beta » de variation $f_o(j)$ dépend de l'âge chronologique de l'organe et du type d'organe. Elle est commune à tous les âges physiologiques de l'organe considéré. Soit $d_o(k,j)$ la demande en biomasse d'un organe (o) d'âge chronologique (j) et d'âge physiologique (k):

$$d_o(k,j) = P_o(k).f_o(j) \qquad \text{(II.13)}$$

avec $k \in \{1,2,3\}$, $j \in \{1,...,t\}$ *et avec o qui prend comme valeur* e,p,l,g_1,g_2 *respectivement pour les entrenœuds, les pétioles, les limbes, les « grappes 1 », les « grappes 2 »*

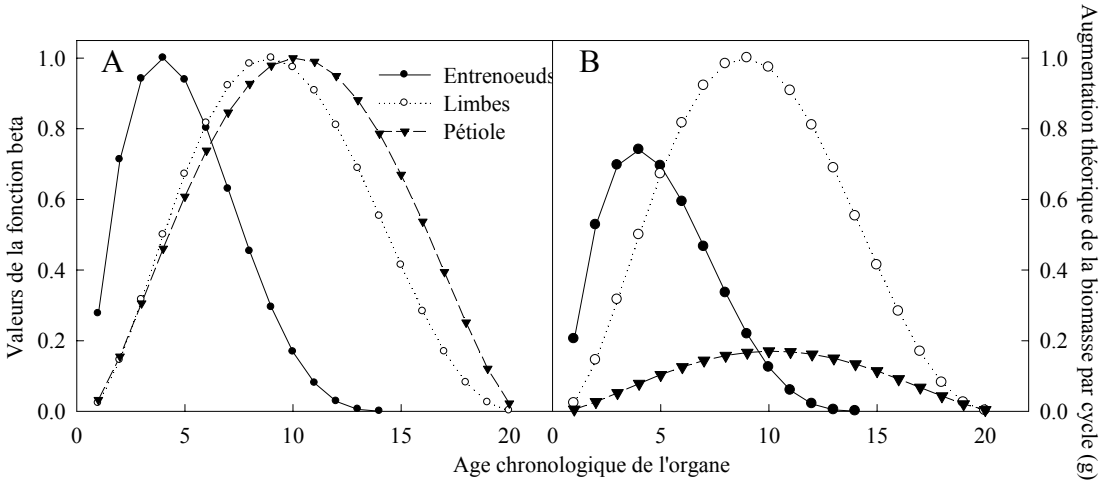


Figure II.6 : Fonctions des forces de puits dans le modèle GreenLab
A. Fonctions « beta » associées à l'expansion des entrenœuds, limbes et pétioles en fonction de l'âge chronologique de l'organe. B. Augmentation théorique par cycle de croissance de la biomasse des organes de l'axe primaire dans le cas théorique où Q/D est constant et égal à 1. Les données représentées sont celles qui ont obtenues par inversion du modèle pour le cépage Grenache N..

Pour les fonctions de variations de la force de puits, deux types de relations peuvent être définies selon que les organes ont une expansion immédiate, ou différée. Les organes à expansion immédiate commencent leur expansion dès leur apparition. C'est le cas des feuilles, entrenoeuds et pétioles. Pour ces organes à expansion immédiate (feuilles, entrenœuds, pétioles) on peut définir f_o comme suit (Figure II.6):

$$\begin{cases} f_o(j) = \dfrac{1}{N}\left(\dfrac{j+0.5}{T_{\exp,o}}\right)^{a_o-1}\left(1-\dfrac{j+0.5}{T_{\exp,o}}\right)^{b_o-1} & si\ 1 \le j \le T_{exp,o} \\ f_o(j) = 0 & si\ j > T_{exp,o} \end{cases} \qquad \text{(II.14)}$$

avec $T_{exp,o}$ *la durée d'expansion de l'organe o*

N est un facteur de normalisation des fonctions « beta » permettant d'exprimer toutes les valeurs prises par la fonction « beta » au cours du développement de l'organe ($f_o(j)$) en fonction de la valeur maximale prise par cette fonction.

$$N = \underset{j \in \{1,\ldots,T_{\exp,o}\}}{Max} \left\{ \left(\frac{j+0.5}{T_{\exp,o}} \right)^{a_o - 1} \left(1 - \frac{j+0.5}{T_{\exp,o}} \right)^{b_o - 1} \right\} \tag{II.15}$$

Les organes à expansion différée apparaissent puis commencent leur expansion un certain nombre de cycles après leur apparition ; c'est le cas des grappes. Les grappes ne peuvent pas être considérées comme des organes à expansion immédiate car leur croissance en biomasse ne devient significative qu'à partir de la floraison pour g_1 et à partir de la 'véraison' pour g_2 (*cf.* Chap.I.2). On définit donc, pour les grappes g_1 et g_2, deux dates de début d'expansion E_{g1} et E_{g2}. En considérant j l'âge chronologique de la grappe g_o, on obtient (Figure II.7):

$$\begin{cases} \text{Si } t < E_{g_o} \quad f_{g_o}(j) = 0 \\ \text{Si } t \geq E_{g_o} \begin{cases} f_{g_o}(j) = \dfrac{1}{N} \left(\dfrac{t - E_{g_o} + 0.5}{T_{\exp,g_o}} \right)^{a_{g_o} - 1} \left(1 - \dfrac{t - E_{g_o} + 0.5}{T_{\exp,g_o}} \right)^{b_{g_o} - 1} & si \ 1 \leq t - E_{go} \leq T_{exp,go} \\ f_{g_o}(j) = 0 & si \ t - E_{go} > T_{exp,go} \end{cases} \end{cases} \tag{II.16}$$

avec $T_{exp,go}$ la durée d'expansion de chaque phase de développement de la grappe g_o et E_{go} la date de début d'expansion de la grappe g_o.

En considérant $N_o(j,k,t)$ le nombre d'organes de type *o*, d'âge physiologique *k*, d'âge chronologique *j* au cycle *t* de développement de la plante, on obtient donc la demande totale pour l'expansion des organes à l'échelle de la plante :

$$D_{exp}(t) = \sum_{k=1}^{3} \sum_{o=e,p,l,g_1,g_2} P_o(k) \sum_{j=1}^{t} f_o(j).N_o(j,k,t) \tag{II.17}$$

La quantité de biomasse allouée, à chaque organe, pour son expansion est donc régie par un modèle proportionnel d'allocation (*cf.* § 1.1.4) sans considérer les effets locaux des flux de biomasse au sein de la plante. Comme aucune contrainte en terme de croissance maximale de biomasse n'est implémentée dans le modèle, la quantité de biomasse allouée à chaque organe ne dépend ainsi que du ratio entre la production de biomasse par la plante et la demande relative de chaque organe. La quantité de biomasse dans chaque organe n'est ainsi pas bornée comme cela est le cas dans d'autres

types de modèles (e.g. Luquet *et al.,* 2006). On peut donc calculer la quantité de biomasse allouée à chaque organe *o*, d'âge chronologique *j* et d'âge physiologique *k* au cycle *t* de développement de la plante ($q_o(j,k,t)$) (Figure II.6):

$$q_o(j,k,t) = P_o(k).f_o(j).\frac{Q(t)}{D(t)} \qquad \text{(II.18)}$$

Les paramètres de force de puits ($P_o(k)$) et les paramètres a_o et b_o des fonctions de variations de la force de puits sont des paramètres optimisés. Les paramètres de durée d'expansion des organes ($T_{exp,o}$) et les dates de début de développement des grappes (E_{go}) sont des paramètres estimés à partir de données expérimentales (Tableau II.1).

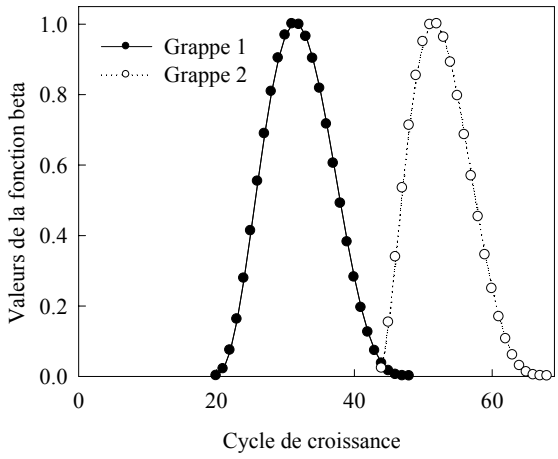


Figure II.7 : Fonctions « beta » des grappes dans le modèle GreenLab
Valeurs des fonctions « beta » associées à l'expansion des fruits en fonction du cycle de croissance à l'échelle de la plante. Deux fonctions beta ont été implémentées (fruit 1 et fruit 2). La fonction beta associée à la grappe 1 représente le développement des grappes entre floraison (*t=20*) et véraison (*t=45*) et celle associée à la grappe 2 représente le développement des grappes après véraison. Les données représentées sont celles qui ont été obtenues par inversion du modèle pour le cépage Grenache N.

Allocation de la biomasse pour la croissance secondaire

Dans le modèle GreenLab, la biomasse allouée pour la croissance secondaire de chaque entrenœud est calculée en deux étapes. Dans une première étape, est calculée la demande totale (D_{cII}) de l'ensemble du « compartiment croissance secondaire », permettant de réaliser les processus de croissance secondaire des entrenœuds. La biomasse est, ensuite, répartie entre les différents entrenœuds en fonction de leur localisation pour permettre leur croissance secondaire. Le formalisme suivant pour la calcul de la demande totale de la croissance secondaire des entrenœuds de la plante :

$$D_{cII}(t) = \left[P_{cII,0} + c_{cII,1} . \frac{Q(t)}{D(t)} \right] . N(t) \tag{II.19}$$

avec $P_{cII,0}$ (sans unité) une force de puits constante, $c_{cII,1}$ (g^{-1}) un coefficient de 'sensibilité' à la compétition trophique et N(t) le nombre total de feuilles sur la plante.

Ce formalisme présente de nombreux avantages. Il permet, d'une part, de rendre compte de l'effet de la surface foliaire totale (au travers du nombre de feuilles) sur la croissance secondaire, hypothèse que l'on retrouve indirectement dans la théorie des « pipe models » (*cf.* § 1.1.2). Il permet, d'autre part, de moduler la croissance secondaire des entrenœuds en fonction de l'évolution de l'état trophique de la plante (*Q/D*). Ce formalisme tient ainsi compte des observations expérimentales mettant en évidence un fort effet de l'état trophique de la plante sur la croissance secondaire des entrenœuds (*cf.* Chap.I.2).

Notons $q_{cII}(j,k,t)$ la biomasse allouée pour la croissance secondaire, à l'entrenœud d'âge physiologique *k*, d'âge chronologique *j*, au cycle de croissance *t*. Nous avons utilisé le formalisme proposé par Letort *et al.* (2008 (a)), pour rendre compte de l'influence de la position topologique de l'organe sur sa croissance secondaire. Deux sous-modèles d'allocation dont l'influence relative est donnée par un paramètre optimisé λ, sont utilisés. Dans le premier mode appelé « *pool* », dérivée de la théorie du « pool commun », la biomasse est allouée à tous les organes indifféremment de leur position. Dans le deuxième mode « *pipe* », proche de la théorie des « pipe models », la biomasse est allouée aux entrenœuds en fonction du nombre de phytomères situés « au dessus » de l'entrenœud considéré, dans la topologie de la plante (Figure II.8). On obtient donc :

$$q_{cII}(j,k,t) = \left[\frac{1-\lambda}{D_{pool}(t)} + \frac{\lambda . N_a(j,k,t)}{D_{pipe}(t)} \right] . p_{cII}(k) . l(j,k,t) . Q_{cII}(t) \tag{II.20}$$

avec :

$$D_{pool}(t) = \sum_{k=1}^{3} \sum_{j=1}^{t} N(j,k,t) . p_{cII}(k) . l(j,k,t) \tag{II.21}$$

$$D_{pipe}(t) = \sum_{k=1}^{3} \sum_{j=1}^{t} N_a(j,k,t) . N(j,k,t) . p_{cII}(k) . l(j,k,t) \tag{II.22}$$

$N_a(j,k,t)$ est le nombre de phytomères situés au dessus de l'entrenœud d'âge physiologique k, d'âge chronologique j, et porté par l'axe secondaire de rang d'insertion i sur l'axe primaire. N(j,k,t) est le nombre total de phytomères d'âge chronologique j, d'âge physiologique k au cycle t de croissance de la plante. $p_{cII}(k)$ (m^{-1}) est une force de puits linéaire relative permettant de déterminer la demande en biomasse en fonction de l'âge physiologique de l'entrenœud. l(j,k,t) est la longueur associée à l'entrenœud.

λ varie entre [0 ;1]. Si $\lambda=0$, toute la biomasse disponible pour la croissance secondaire est allouée selon l'hypothèse du « pool commun » et si $\lambda=1$, toute la biomasse est allouée conformément à la théorie des « pipe models » (Figure II.8). Pour la croissance secondaire tous les paramètres de force de puits ainsi que le paramètre λ sont optimisés par inversion du modèle (Tableau II.1).

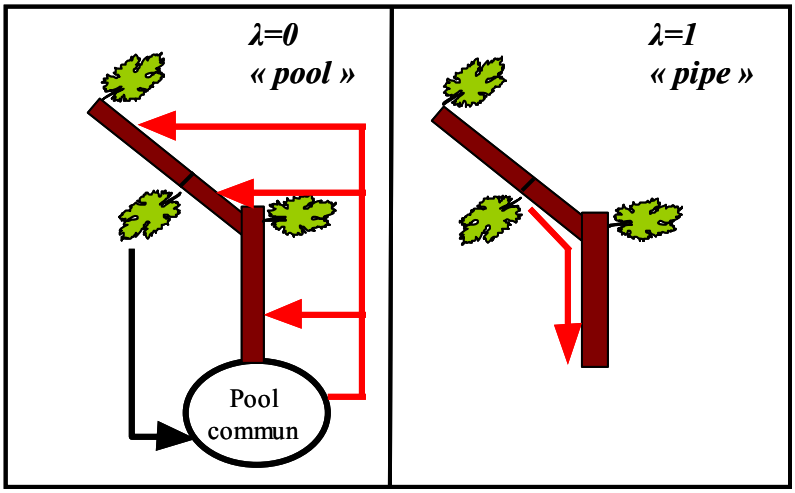


Figure II.8 : Sous-modèle d'allocation pour la croissance secondaire
Représentation schématique du comportement du sous-modèle d'allocation de biomasse pour la croissance secondaire. Dans le mode « pool » toute la biomasse est répartie entre les différents entrenœuds. Dans le mode « pipe » la biomasse est allouée aux entrenœuds situés en dessous de la feuille produisant la biomasse photosynthétique.

Allométrie entre la masse et la dimension des organes

La surface individuelle des limbes (S) est calculée simplement par une relation entre la masse du limbe (q_l) et sa surface au travers de la masse spécifique des limbes (en anglais specific leaf weight, *SLM*, $g.cm^{-2}$).

$$S = \frac{q_l}{SLW} \qquad \text{(II.23)}$$

La masse spécifique des limbes est une variable d'entrée calculée à partir des observations sur les plantes (Tableau II.1). Dans une première approche, elle est considérée comme identique pour chaque limbe et constante tout au long de leur développement. Par contre, elle peut varier en fonction des expérimentations et des génotypes. Cette approche est simplificatrice car elle ne rend pas compte des variations observées des ces masses foliaires spécifiques avec l'âge des feuilles (Christophe *et al.*, 2008, sur *Arabidopsis thaliana*). Cependant ces variations sont faibles sur la vigne et les différences

observées entre les feuilles les plus jeunes et les plus âgées sont inférieures à 15% (Wermelinger et Koblet, 1990). De plus, les résultats expérimentaux à notre disposition (Figure II.9) montrent que cette simplification est satisfaisante dans une première approche.

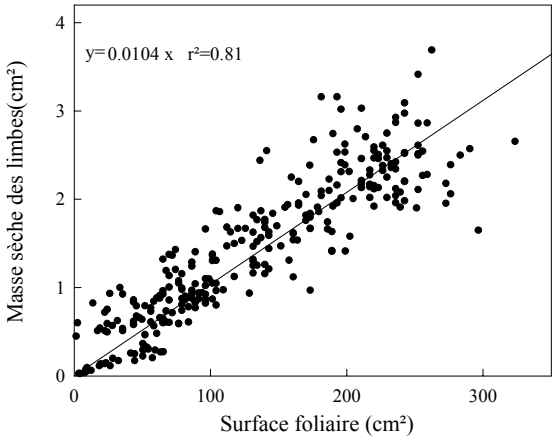


Figure II.9: Relation entre la surface foliaire et la masse sèche associée du limbe
Exemple sur l'ensemble des données récoltées à plusieurs dates de développement pour le Grenache N. dans une même expérimentation.

Les entrenœuds sont considérés comme des cylindres parfaits dont la forme est déterminée par une relation allométrique entre la longueur L et le diamètre D :

$$L = a.D^b \tag{II.24}$$

Deux autres relations allométriques permettent de relier la longueur et le diamètre associé avec la masse de l'entrenœud (q_I) :

$$\begin{cases} L = \sqrt{\beta_e}.q_I^{\frac{1+\beta}{2}} \\ D = \dfrac{1}{\sqrt{\beta_e}}.q_I^{\frac{1-\beta}{2}} \end{cases} \quad \text{avec} \quad \begin{cases} \beta_e = a^{\frac{2}{b+1}} \\ \beta = \dfrac{b-1}{b+1} \end{cases} \tag{II.25}$$

Ces relations allométriques sont déterminées à partir des observations (Figure II.10, Tableau II.1). Elles permettent de déterminer la forme des entrenœuds au cours de leur expansion. Une fois l'expansion de l'entrenœud terminée, sa longueur n'évolue plus. Pour prendre également en compte l'impact de la croissance secondaire sur l'évolution du diamètre des entrenœuds, une relation simple reliant le volume de l'entrenœud à sa masse au travers de sa densité permet de calculer le diamètre de l'entrenœud.

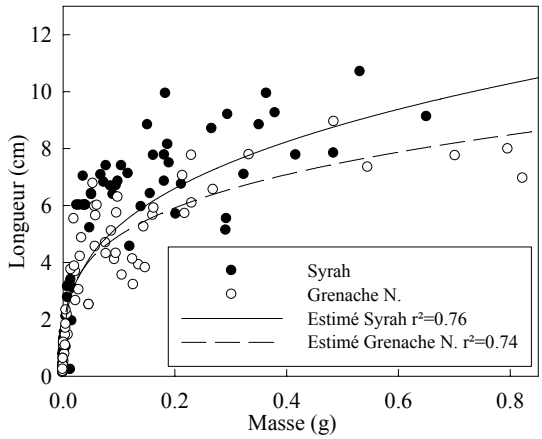


Figure II.10 : Relations allométriques obtenues entre les longueurs des entrenœuds et leur masse associée au cours de leur expansion

L'équation utilisée pour estimer la longueur de l'entrenœud est: $L_I = \sqrt{\beta_e}.q_I^{\frac{1+\beta}{2}}$ avec Li et qi respectivement la longueur et la masse de l'entrenœud.

1.2.4 Production de biomasse

La biomasse totale disponible pour la croissance du rameau de vigne *Q(t)* est calculée à chaque cycle de croissance comme la somme de la biomasse mobilisée depuis les réserves $Q_r(t)$ et de la biomasse produite par l'activité photosynthétique $Q_p(t)$.

La mobilisation des réserves en début de cycle de développement est indispensable à la vigne pour la reprise de croissance après le débourrement (*cf.* Chap.I.2). La quantité de biomasse mobilisée depuis les réserves à chaque cycle de croissance dépend d'une fonction « beta » (f_r) et d'une masse totale de réserve mobilisable M_r, comme suit :

$$Q_r(t) = f_r(t).M_r \qquad \text{(II.26)}$$

$$\begin{cases} f_r(t) = \dfrac{1}{X}\left(\dfrac{t+0.5}{T_r}\right)^{a_r-1}\left(1-\dfrac{t+0.5}{T_r}\right)^{b_r-1} & \text{si} \quad t \leq T_r \\ f_r(t) = 0 & \text{si} \quad t > T_r \end{cases} \qquad \text{(II.27)}$$

avec X un facteur de normalisation et T_r la durée de mobilisation des réserves.

X est tel que :

$$X = \sum_{t=1}^{T_r} \left(\frac{t + 0.5}{T_r} \right)^{a_r - 1} \left(1 - \frac{t + 0.5}{T_r} \right)^{b_r - 1} \qquad \text{(II.28)}$$

La durée de relargage des réserves T_r est une variable d'entrée dont la valeur est fixée en fonction des observations. Les deux paramètres a_r et b_r de la fonction « beta » et la masse totale de réserve « mobilisable » (M_r) sont par contre des paramètres optimisés obtenus par inversion du modèle (Tableau II.1). L'obtention par inversion du modèle des valeurs de ces paramètres présente un intérêt majeur, car ceci permet d'estimer simplement, en début de cycle de développement des plantes, la part de biomasse provenant de mobilisation de réserves ou de l'activité photosynthétique. En effet, ces valeurs sont pratiquement inaccessibles expérimentalement pour une plante pérenne.

La biomasse provenant de l'activité photosynthétique ($Q_p(t)$) est calculée, comme dans de nombreux modèles (Marcelis *et al.,* 1998), à partir de fonctions simples dérivées de la loi de Beer. Ces fonctions, dans le modèle GreenLab, sont très flexibles et elles permettent de calculer la production de biomasse à l'échelle de la plante, uniquement en fonction de la surface foliaire totale de la plante et de paramètres empiriques. Elles permettent de simplifier fortement le calcul et l'optimisation des paramètres de l'équation de production sans prendre en compte une description détaillée de l'architecture de la plante. Cette description nécessiterait notamment une connaissance précise de la disposition des feuilles dans l'espace. Ainsi dans le modèle GreenLab, une des procédures traditionnellement utilisée est d'optimiser les paramètres de l'équation de production. Ceci permet, dans cette approche où le compartiment « réserves » n'est pas pris en compte**,** d'ajuster les paramètres de l'équation de production par rapport à la quantité de biomasse produite pour le développement des parties aériennes. Il est ainsi possible de travailler uniquement sur l'allocation de biomasse à l'échelle du rameau sans avoir de problèmes liés à des pertes de biomasse non simulées pour les réserves et les parties pérennes. Le formalisme retenu pour la vigne est le suivant :

$$Q_p(t) = \frac{E(t)}{R_1} S_p \left[1 - \exp\left(-k \frac{S(t)}{S_p} \right) \right] \qquad \text{(II.29)}$$

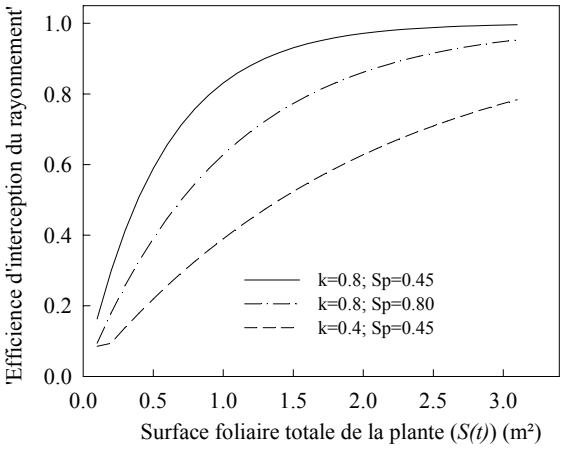


Figure II.11 : Évolution de l'efficience d'interception du rayonnement [(*1-exp(-k.(S(t)/Sp)*)] en fonction de la surface foliaire totale *S(t)*
Trois cas permettant de visualiser l'influence des deux paramètres k et Sp *(k*: coefficient d'extinction de la Loi de Beer, *Sp:* surface foliaire projetée) sont exposés.

Les paramètres S_p, R_1, k sont optimisés dans le modèle et *E(t)* est une variable d'entrée (Tableau II.1). *E(t)* est une « fonction environnementale » très libre et multiplicative (Dong *et al.,* 2008). Malgré le caractère très empirique des paramètres de cette équation, il est possible de donner une signification « biologique » aux paramètres. Ainsi par analogie, à l'équation de Monteith (1977) et à la loi de Beer appliquée à une plante isolée, le facteur S_p représente une surface caractéristique qui peut être assimilée à une surface projetée (m²), le paramètre $S(t)/S_p$ est comparable au *LAI* (leaf area index, *cf.* Chap.I.1) utilisé pour un couvert végétal et le paramètre *k* peut être assimilé au paramètre d'extinction du rayonnement. Ainsi le terme [$1-exp(-k(S(t)/S_p))$] est assimilable à l'efficience d'interception du rayonnement par la plante par rapport à une surface fixe au sol (S_p). Trois exemples de variations de l'efficience d'interception du rayonnement en fonction des variations de S_p et *k* sont données figure II.11. De même, par analogie avec l'équation de Monteith, *E(t)* peut être pris comme la quantité de rayonnement photosynthétiquement actif incident par cycle de croissance (mol.m^{-2}.GC^{-1}) et $1/R_1$ peut être assimilé à une efficience biologique de la plante (g.mol^{-1}.m^{-2}) (Lemaire *et al.,* 2008).

1.2.5 Compilation et formules de récurrences

Une description détaillée et une analyse fine du comportement du modèle GreenLab ont été faites par Mathieu (2006). Nous exposerons brièvement dans cette partie les formules de récurrences permettant à chaque cycle de croissance de calculer la biomasse créée (*Q(t)*).

Ainsi en notant t_a la durée de fonctionnement des feuilles, c'est à dire la durée pendant laquelle leur activité photosynthétique n'est pas nulle on peut obtenir la surface foliaire 'active' ($S_a(t)$) à chaque cycle de croissance.

$$S_a(t) = \frac{1}{SLW} \sum_{i=1}^{\min\{t_a,t\}} \sum_{k=1}^{3} N^a(k,t-i+1).P_l(k).\sum_{j=1}^{i} \frac{f_l(j).Q_{(t-(i-j)-1)}}{D_{(t-(i-j)-1)}} \qquad \text{(II.30)}$$

avec $N^a(k,t-i+1)$ le nombre de feuilles d'âge physiologique k apparues au cycle t-i+1 ; $P_l(k)$, la force de puits nominale des limbes d'âge physiologique k et $f_l(j)$, la fonction de variation de la force de puits des limbes (cf. § 1.2.4)).

t_a est une valeur déterminée à partir des observations sur les plantes.

Conformément à l'équation II.29, la quantité de biomasse photosynthétique produite à chaque cycle ne dépend que de la surface foliaire totale et des paramètres empiriques constants tout au long du développement de la plante. En remplaçant la valeur de *S(t)* dans l'équation II.29 et en prenant en compte le formalisme retenu pour la remobilisation des réserves on obtient :

$$Q_p(t) = \frac{E(t)}{R_1}.S_p.\left[1-\exp\left(\frac{-k}{SLW.S_p} \sum_{i=1}^{\min\{t_a,t-1\}} \sum_{k=1}^{3} N^a(k,t-i).P_l(k).\sum_{j=1}^{i} \frac{f_l(j).Q_{(t-(i-j)-1)}}{D_{(t-(i-j)-1)}}\right)\right] + f_r(t).M_r \qquad \text{(II.31)}$$

Ces expressions mettent en évidence le rôle capital du rapport *Q/D* qui détermine les processus de morphogenèse des feuilles. A chaque cycle ce rapport détermine la quantité de biomasse allouée aux feuilles et la surface foliaire de la plante. Dans la version que nous avons utilisée, le rapport *Q/D* n'influence pas l'activité organogénétique des axes. L'organogenèse est déterminée uniquement par l'automate de développement (*cf.* § 1.2.2).

Une représentation simplifiée de la structure du modèle (Figure II.12) permet de synthétiser les différents processus d'allocation de biomasse et d'organogenèse dans le modèle GreenLab. Ces processus d'allocation de biomasse déterminent l'expansion des organes et la croissance secondaire

des entrenœuds. L'activité organogénétique des axes et la topologie de la plante sont déterminées à priori à chaque cycle de croissance en fonction de l'automate de développement (Figure II.5) dont les paramètres ont été estimés expérimentalement.

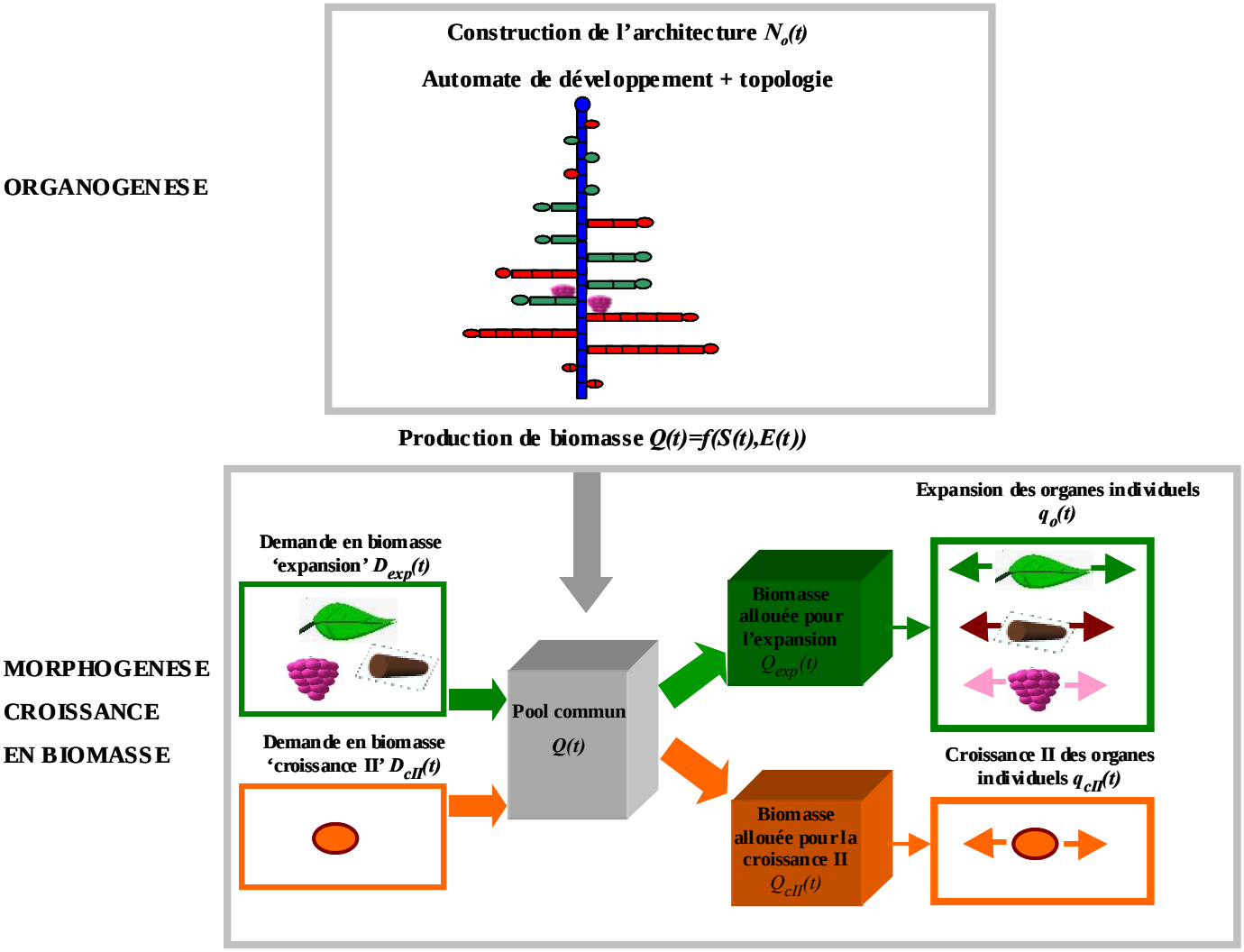


Figure II.12 : Structure du modèle GreenLab
La topologie et le nombre d'organes sur la plante ($No(t)$) sont donnés par l'automate de développement de la vigne et la biomasse allouée à chaque organe dépend de leur demande pour leur expansion et pour leur croissance secondaire dans le cas des entrenoeuds. Un modèle d'allocation en deux phases est implémenté dans le modèle. La biomasse produite ($Q(t)$) est d'abord allouée pour les processus d'expansion ($Qexp(t)$) et de croissance secondaire ($QcII(t)$) puis est ensuite allouée à chaque organe individuel ($q0(t)$; $qcII(t)$). La biomasse produite à chaque cycle de croissance (t) dépend de la surface foliaire totale de la plante ($S(t)$) et d'un paramètre environnemental $E(t)$.

1.2.6 Optimisation des paramètres cachés du modèle

Méthodes des moindres carrés

Les paramètres du modèle GreenLab peuvent être séparés en deux catégories. La première correspond aux paramètres observables qui sont calculés directement grâce aux observations. Ils regroupent les paramètres décrivant la topologie de la plante, les paramètres de l'automate de développement, les paramètres des allométries et de durées de développement des organes (Tableau II.1). La seconde correspond aux paramètres cachés du modèle qui ne peuvent pas être mesurés expérimentalement et que nous cherchons à estimer par optimisation. Ils regroupent les paramètres de force de puits, les paramètres de l'équation de production et ceux liés au relargage des réserves (Tableau II.1). La procédure d'optimisation des moindres carrés généralisés appliquée à un modèle non linéaire a été utilisée pour optimiser les paramètres cachés. Une description précise de cette méthode d'optimisation est donnée par Walter et Pronzato (1994).

Le modèle peut être représenté par une fonction F d'un vecteur U des p paramètres cachés que nous cherchons à estimer. Etant donné Y le vecteur des n observations, nous cherchons un estimateur $\hat{U}$ minimisant le critère :

$$J = {}^t(Y - F(U))\Omega(Y - F(U)) \qquad \text{(II.32)}$$

avec Ω *une matrice symétrique définie positive et qui permet de pondérer les différentes observations.*

Comme les modèles non linéaires n'ont pas d'expression analytique explicite, la minimisation de J ne peut être faite qu'avec une procédure itérative en approximant localement le modèle à un modèle linéaire. Cette minimisation requiert le calcul de dérivées partielles du modèle par rapport aux paramètres. On note X la matrice de ces dérivées partielles (aussi appelé matrice jacobienne). Comme les dérivées ne peuvent être calculées que par procédure itérative, nous utilisons une approximation par différence finie (Mathieu, 2006). Ainsi, l'estimateur $\hat{U}$ est calculé après itérations de la relation suivante :

$$\hat{U}_{n+1} = \hat{U}_n + ({}^tX\Omega X)^{-1}\,{}^tX\Omega(Y - F(\hat{U}_n)) \qquad \text{(II.33)}$$

Observations utilisées pour calculer les paramètres cachés

Dans le cas de la vigne, une description simplifiée de la plante a été utilisée (Letort, 2008). L'ensemble de la structure de la plante n'est pas décrite explicitement. Pour l'axe primaire, les surfaces foliaires individuelles de toutes les feuilles ainsi que les longueurs et diamètres des entrenœuds sont renseignées dans un fichier cible regroupant l'ensemble des observations (Y). De même, pour cet axe, les masses individuelles de l'ensemble des organes (pétioles, limbes, grappes, entrenœuds) sont renseignées. Pour les axes secondaires seules les masses totales des différents organes de chaque axe ont été mesurées et utilisées dans le fichier cible. Cette simplification est réalisée afin d'éviter de mesurer l'ensemble des dimensions et masses des organes. Ceci est d'un intérêt particulier pour la vigne qui compte en fin de développement plus de 300 phytomères par plante. La procédure d'optimisation est répétée sur plusieurs fichiers cibles correspondant aux mesures faites à plusieurs dates au cours du développement de la plante (Guo *et al.,* 2006). La topologie de la plante à chaque cycle de croissance (nombre de feuilles et type de phytomère) est une entrée du modèle.

Les critères à minimiser avec cette description « simplifiée » sont donc :

- Egalité de la production totale de biomasse à chaque cycle
- Egalité de la biomasse totale des différents organes pour chaque axe secondaire
- Egalité de la biomasse et des dimensions de chaque organe sur l'axe primaire

1.2.7 Pertinence de l'approche GreenLab - démarche

La structure et les formalismes utilisés dans le modèle GreenLab apparaissent pertinents pour estimer les flux de biomasse et le niveau de la compétition trophique au sein de la plante pour les raisons suivantes :

- La description topologique des axes est suffisante pour décrire la structure modulaire et hiérarchisée du rameau de vigne.
- Il est possible d'utiliser une version déterministe du modèle en considérant l'organogenèse des axes comme une variable d'entrée mesurée. Cette version permet de calculer les flux de biomasse entre des axes ayant une activité organogénétique connue. Le modèle peut alors être utilisé comme un « solveur sources - puits », sans chercher à modéliser l'organogenèse des axes.
- L'optimisation des paramètres des fonctions de répartition de biomasse permet de calculer par inversion du modèle les flux de biomasse résultant des valeurs de ces paramètres optimisés.
- La fonction de production de biomasse est très souple et ses paramètres sont optimisés. Ceci permet de se dédouaner des erreurs liées à l'estimation à priori de la production de biomasse et de se concentrer sur les flux de biomasse.
- Un indicateur global de l'état trophique de la plante (*Q/D*) est calculé par le modèle GreenLab et a déjà été utilisé dans d'autres études.

2 Utilisation d'un modèle mathématique pour évaluer les déterminants trophiques et non trophiques du développement du rameau de vigne.

Dans cette partie l'impact de la compétition trophique sur le développement du rameau a été quantifié en utilisant la version du modèle GreenLab présentée dans le chapitre précédent. La quantification de l'intensité de la compétition trophique tout au long du développement du rameau a permis de séparer les déterminants trophiques et structurels du développement des axes. En plus, des courbes de réponse entre les processus d'organogenèse et le niveau de compétition trophique (estimé par l'intermédiaire du rapport *Q/D* (Mathieu, 2006)) ont été construites. Cette partie de la thèse a été publiée en Février 2009 dans la revue *Functional Plant Biology*. (**36:** 156–170)

Résumé en français

Le rameau de vigne (*Vitis vinifera* L.) présente une structure complexe. Chaque rameau comprend un axe primaire et des axes secondaires, et chaque axe est constitué de structures répétitives de trois phytomères P0-P1-P2. Les phytomères P1-P2 portent un organe oppositifolié (vrille ou grappe) alors que les phytomères P0 n'en portent pas. Le développement des axes présente une grande plasticité, notamment en réponse aux variations de l'état trophique de la plante. L'objectif de cette étude est d'estimer les variations du niveau de compétition trophique au sein du rameau, et d'essayer de relier ces variations à la plasticité observée du développement des axes. Deux cépages (la Syrah et le Grenache N.) ont été cultivés avec deux niveaux contrastés de charge en fruits afin de modifier le niveau de compétition trophique au sein des rameaux. Les processus d'organogenèse et les masses des différents organes ont été mesurés tout au long du développement du rameau. Les variations du niveau de compétition trophique au sein du rameau au cours de son développement ont été estimées en utilisant le modèle GreenLab. Il apparaît que les entrenœuds et les grappes sont de forts compétiteurs. Leur développement affecte dans la même mesure le développement des axes. Cependant l'effet du développement des entrenœuds est plus précoce que celui des grappes au cours du développement du rameau. Le développement des axes secondaires est très affecté par la compétition trophique alors que le développement de l'axe primaire n'est pas affecté quelque soit le niveau de compétition trophique observé. Des corrélations robustes entre le niveau de compétition trophique et l'arrêt de développement des axes secondaires ont été observées. Cependant, les différents axes secondaires n'ont pas tous le même niveau de sensibilité face à la compétition trophique. Le type de phytomère de l'axe primaire (P0-P1-P2) dont sont issus les axes ainsi que leur niveau de développement modulent la sensibilité relative des axes secondaires. Les axes secondaires issus des phytomères P0 sont moins affectés par la compétition trophique. De plus, plus un axe est développé moins il est affecté par la compétition trophique.

CSIRO PUBLISHING
www.publish.csiro.au/journals/fpb
Functional Plant Biology, 2009, **36**, 156–170

Using a mathematical model to evaluate the trophic and non-trophic determinants of axis development in grapevine

Benoît Pallas[A,B], *Angélique Christophe*[A], *Paul-Henry Cournède*[B] *and Jérémie Lecoeur*[C,D]

[A]INRA Montpellier, UMR759 LEPSE, 2 place Viala, F-34060 Montpellier, France.
[B]Ecole Centrale de Paris, Laboratoire MAS, Grande voie des vignes, F-92 295 Châtenay-Malabry, France.
[C]Montpellier SupAgro, UMR759 LEPSE, 2 place Viala, F-34060 Montpellier, France.
[D]Corresponding author. Email: jeremie.lecoeur@supagro.inra.fr

Abstract. The grapevine (*Vitis vinifera* L.) shoot is a complex modular branching system, with one primary axis and many secondary axes organised into a repetitive structure of three successive phytomers (P0-P1-P2). P1-P2 phytomers bear one tendril or cluster, whereas P0 phytomers bear no tendrils or clusters. Axis development displays a high variability, due, partly, to trophic competition. The aim of this study was to estimate changes in trophic competition within the shoot, and to relate plasticity in axis development to changes in trophic competition. 'Grenache N.' and 'Syrah' cultivars were grown with two contrasting levels of cluster load. Organogenesis and organ mass were measured during shoot development. Changes in trophic competition were estimated, using the solver functions of the GreenLab model. Internodes and clusters were strong sinks. They affected the shoot development to the same extent, but the internodes showed an earlier effect. The cessation of development of the secondary axis was affected by trophic competition, but the primary axis continued to develop, regardless of trophic competition. Secondary axes differed in sensitivity to trophic competition as a function of two criteria: their type and their size. The most highly developed axes were less affected than the smaller axes, and secondary axes arising from a P0 phytomer were also less affected than secondary axes arising from a P1 or P2 phytomer.

Additional keywords: branching system, GreenLab, modularity, shoot development, trophic competition, *Vitis vinifera*.

Introduction

The annual shoot of grapevine (*Vitis vinifera* L.) is a hierarchical, modular branching system (Barthélémy and Caraglio 2007; Gerrath and Posluszny 2007), displaying highly plastic vegetative development (Lebon *et al*. 2004). As a result of this plasticity, many agronomic practices, such as pruning, have been developed on the basis of field analyses, to optimise the balance between vegetative and reproductive development (Kliewer and Dokoozlian 2005). Grapevine shoots consist of two orders of indeterminate axes, with each phytomer on the first-order axis generating a secondary axis (known as a lateral in many plants) (Huglin 1986). Each phytomer is composed of an internode, a petiole, a leaf, an axillary bud from which the secondary axis arises and, possibly, a cluster or a tendril. The phytomers are organised into modular structures of three successive phytomer types: P0-P1-P2. Phytomers without tendrils or clusters are classified as P0. Phytomers bearing tendrils or clusters are classified as P1 or P2, depending on their position with respect to the preceding P0 phytomer (Fig. 1) (Jaquinet and Simon 1971; Lebon *et al*. 2004).

Leaf emergence rate on the primary axis is linearly related to thermal time. On this axis, leaf production is a continual process, consistent with a truly indeterminate pattern of development (Schultz 1992; Lebon *et al*. 2004). For the secondary axes, Louarn *et al*. (2007) observed considerable variability between secondary axes in terms of the rate of leaf emergence and the date on which new leaf production ended. The duration of axis development and the rate of leaf emergence on the secondary axes tend to decrease with increasing insertion rank of the secondary axis on the primary axis. Moreover, the secondary axes arising from P0 phytomers have a higher rate of leaf emergence and a longer duration of development than secondary axes arising from P1 or P2 phytomers. A high level of genotypic variability in the development of secondary axes has also been found between different cultivars (Louarn *et al*. 2007). However, no satisfactory formal method for taking this variability into account has yet been developed.

Trophic competition (i.e. competition for carbon) between the developing axes and the other organs, such as fruits and roots, determines vegetative development in many species. For example, branch development in peach (*Prunus persica* L.) has been shown to be highly sensitive to plant trophic status (Génard *et al*. 1998). In other species, such as apple (*Malus domestica* Borkh), meristem mortality and branch death have been linked to an increase in trophic competition induced by fruit development or weak vegetative development (Lauri *et al*. 1995;

© CSIRO 2009
10.1071/FP08178
1445-4408/09/020156

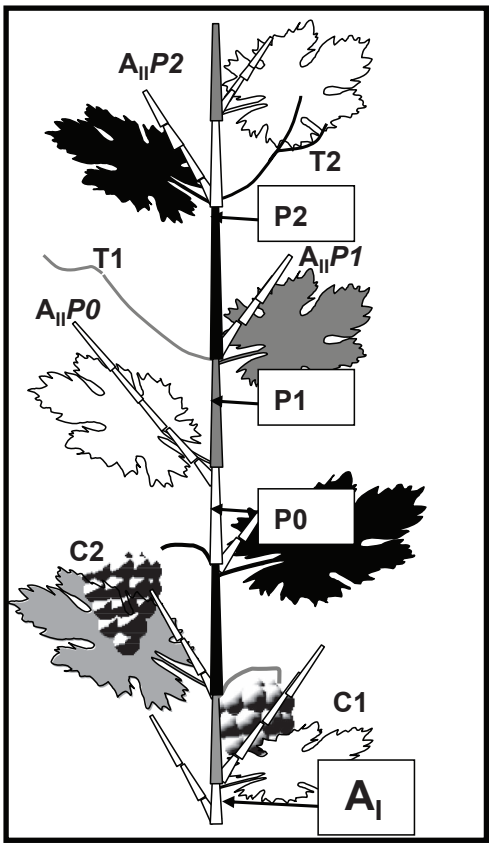


Fig. 1. Diagram of a grapevine shoot. A_I indicates the primary axis, P0 and P1-P2 indicates the type of phytomer on the primary axis and A_{II}Pi, Ti and Ci indicate the secondary axis, the tendril and the cluster of the corresponding phytomer Pi. This figure was adapted from Pallas *et al*. (2008).

Costes *et al*. 2003; Seleznyova *et al*. 2008). In grapevine shoots, annual shoots with strong cluster development display less extensive vegetative development, largely due to lower levels of secondary axis development (Pallas *et al*. 2008). Pallas *et al*. (2008) observed that the organogenesis of P0 secondary axes was less affected by the presence of clusters than that of P1-P2 secondary axes. Moreover, differences in sensitivity to an increase in cluster load have been observed between cultivars ('Grenache N.' and 'Syrah').

Secondary axis development in grapevine is determined by various factors: temperature (Lebon *et al*. 2004; Louarn *et al*. 2007), trophic competition (Pallas *et al*. 2008) and abiotic stresses, such as soil water deficit (Lebon *et al*. 2006). Modelling approaches that take the effects of temperature and soil water deficit on shoot development into account have been proposed (Lebon *et al*. 2006). No quantitative approach relating shoot development to shoot trophic status has been proposed, mostly due to the difficulties involved in quantifying trophic status and the resulting biomass fluxes between the different compartments within the shoot. A modelling approach is required because these fluxes are almost impossible to measure directly.

Several approaches have been proposed for estimating biomass partitioning in the plant, ranging from process-based models using empirical allometries (Brisson *et al*. 2003) and transport-resistance models (Minchin and Lacointe 2005), to models based on the relative sink strength of organs or group of organs (Yan *et al*. 2004). In models based on relative sink strengths, assimilate fluxes and allocation are assumed to depend on the ability of each organ to import available assimilates from sources. This ability is modelled through the individual sink strength of each organ, corresponding to the absolute growth rate of the organ (Marcelis 1996).

GreenLab is a functional–structural plant model estimating biomass fluxes through the ratio between plant biomass supply and the biomass demand of each organ, driven by their individual sink strength (Yan *et al*. 2004). It simulates the growth dynamics of the organ with a generic function controlling the time-course of individual organ demands. Differences in development between organs depend only on the timing of organ development and changes in the source/sink ratio at the whole-plant level (Christophe *et al*. 2008; Mathieu *et al*. 2008). The model simultaneously fits all the parameters of the mathematical equations to the dataset, which includes all the available data for organ and compartment mass at different growth stages (Guo *et al*. 2006). The formalism of this model is suitable for representing changes in biomass production and allocation based on a small number of parameters. This model can also be used to represent biomass partitioning for a wide variety of plant architectures, ranging from simple single-stemmed plants [Guo *et al*. 2006 for maize (*Zea mays* L.)] to branching annuals [Kang *et al*. 2008 for wheat (*Triticum aestivum* L. 'Minaret')].

The aim of this study was to evaluate traits indicative of changes in trophic competition within the shoot and to evaluate trophic and non-trophic determinism of the end of secondary axis development. Different cluster load levels were developed to modify trophic competition within the shoot. Two cultivars widely used worldwide – 'Grenache N' and 'Syrah' – were studied, with the aim of identifying traits related to phenotypic variability in the response to trophic competition. The deterministic version of the GreenLab model (Yan *et al*. 2004), for which plant organogenesis is one of the inputs, was used. Changes in trophic competition within the shoot were quantified during shoot development, and we subsequently analysed the relationship between these changes and axis development, with a view to identifying the factors determining the end of axis development.

Materials and methods

Plant materials and growing conditions

Two grapevine (*Vitis vinifera* L.) cultivars 'Grenache N.' (clone-224) and 'Syrah' (clone-174) grafted on Fercal rootstocks were grown outdoors at the SupAgro – INRA campus in Montpellier (43°38′N, 3°53′E). The plants were grown in large PVC pots (30 cm in diameter and 70 cm high) filled with a 16% clay, 30% loam, 54% sand mixture (by volume). The pots were treated once per month with 25 g of complex fertiliser (Osmocote 18–11–10 NPK, Heerlen, The Netherlands) supplemented with ammonium nitrate (25 g at stage 19 on the modified Eichorn and Lorenz scale (Coombe 1995), 25 g at stage 23, and 50 g at stage 32). Soil water content was measured daily, with a dielectric probe (Echo2, Decagon Devices, Inc. Pullamn, Washington, DC,

USA) connected to a datalogger (CR10X, Campbell Scientific Ltd, Shepshed, Leics, UK). Transpirable soil water content was maintained above 75% of total soil water content. This value is much higher than the thresholds of 35–55% above which no effect of water shortage is observed on physiological or developmental processes (Lebon *et al*. 2006).

Air temperature and relative humidity (RH) were measured with a capacitive thermohygrometer (HMP35A Vaisala, Oy, Helsinki, Finland), protected from direct radiation and placed at a height of 2.5 m. PPFD was measured using a PPFD sensor (LI-190Sb, Li-Cor, Lincoln, NE, USA). Data were collected every 30 s, with averaging and storage on a Datalogger (CR10 Wiring Panel, Campbell Scientific Ltd) every 1800 s. Maximum and minimum daily mean temperatures were 30.8 and 12.2°C, respectively, with a mean value of 21.3°C. Mean PPFD and VPD were 47.4 mol m^{-2} d^{-1} and 1.4 kPa, respectively.

Calculation of thermal time

Thermal time (T_d) was calculated by the daily integration of mean temperature (T_m) minus the base temperature (T_b) of 10°C common to both cultivars (Lebon *et al*. 2004). It was expressed in degree-days (°Cd) for the period 0–i days. The maximum value of i, corresponding to the duration of development in the experiment, was 118 days.

$$T_d = \int_0^i \max[0; (T_m - T_b)]\, dt. \quad (1)$$

Experimental design

Plants were pruned before primary axis budburst, such that each plant had four or five latent buds. At the 'five separated leaves' stage [stage 12 according to the modified Eichorn and Lorenz scale (Coombe 1995)], shoot number was reduced to only three shoots per plant. At the '12 leaves separated' stage (i.e. stage 17; Coombe 1995) two of the three shoots were pruned above the 5th internode and all the leaves were removed. Two clusters were retained on each of these two pruned shoots. The third shoot was allowed to continue its development with two clusters. This unpruned shoot was then trained vertically. All the leaves and axillary buds on the two pruned shoots were removed weekly, until the end of the experiment. There were six clusters on each of these plants during the experiment (6C treatment) for this treatment. We also analysed plants subjected to the same shoot management but without clusters (0C treatment). For each treatment and for each cultivar, we analysed the overall development of 20 plants.

Plant measurements

The numbers of unfolded leaves on the primary and secondary axes were determined once per week, throughout plant development, for each unpruned shoot. Each secondary axis was recorded according to its insertion rank on the primary axis and its relative position within the corresponding P0-P1-P2 module (Jaquinet and Simon 1971; Lebon *et al*. 2004). The secondary axes were then classified as P0, P1 or P2 secondary axes, according to their position with respect to the P0-P1-P2 module on the primary axis. Phytomers bearing tendrils or clusters were classified as P1 or P2, depending on their position with respect to the preceding P0 phytomer (Fig. 1).

Three times per week, internode, petiole and leaf lamina lengths were measured in P0-P1-P2 modules (ranks 10–12 of the primary axes of the unpruned shoots).

For each treatment, four plants were harvested at three developmental stages—'berries of 4 mm in diameter' [stage 29 (almost 600°Cd) according to the modified Eichorn and Lorenz scale (Coombe 1995)], 'veraison' (almost 1050°Cd) (stage 35) and 'maturity' (almost 1200°Cd) (stage 38) – hereafter referred to stages 1, 2 and 3. Internode, petiole and leaf lamina lengths were measured for each phytomer of the primary axes. The diameters of each internode and petiole were also measured. All organs were removed and dried in an oven at 80°C for 2 days. The dry weight of each organ on the primary axes (leaf, internode, petiole and cluster) was then determined. For each secondary axis, total dry weight was determined for each type of organ.

Leaf area variables

The areas of individual leaves on the primary axis (S_f) were estimated from a quadratic relationship between the length of the leaf lamina (L_l) and the corresponding leaf area, as described by Pallas *et al*. (2008), for both cultivars:

$$\text{for 'Syrah'}: S_f = 0.011L_l^2 + 0.1494L_l. \quad (2)$$

$$\text{for 'Grenache N.'}: S_f = 0.091L_l^2 + 0.2547L_l, \quad (3)$$

where S_f is in cm^2 and L_l in mm. The total leaf area of the primary axis was estimated as the sum of individual leaf areas. The leaf area of each secondary axis of insertion rank i on the primary axis ($S_{II,i}$) was also estimated, using an allometric relationship connecting the leaf area of the secondary axis to the number of leaves on that axis ($N_{II,i}$), as described by Pallas *et al*. (2008):

$$\text{for 'Syrah'}: S_{II,i} = 0.93N_{II,i}^2 + 56.63N_{II,i}, \quad (4)$$

$$\text{for 'Grenache N.'}: S_{II,i} = 1.03N_{II,i}^2 + 52.68N_{II,i}, \quad (5)$$

where $S_{II,i}$ is in cm^2.

Axis development

The development of a secondary axis was considered to have ended when no more leaves had been produced on the axis for at least 200°Cd (Louarn *et al*. 2007), corresponding to a duration of nine phyllochrons on the primary axis (the phyllochron is the thermal time interval between the emergence of two consecutive leaves). For each type of secondary axis, the mean probability (P) of maintaining development was calculated as the proportion of secondary axes in which development was maintained. These probabilities (P) were expressed as functions of the corresponding level of trophic competition (see below). This analysis was performed only for data obtained after 350°Cd, to ensure that only results from the

autotrophic phase of shoot development were used (Huglin 1986).

The total dry mass of each secondary axis ($M_{II,i}$) was estimated throughout its development, using a common allometric relationship for both cultivars, connecting the dry mass of the axis to the corresponding number of leaves ($N_{II,i}$):

$$M_{II,i} = 0.081 N_{II,i}^{2.24}, \quad (6)$$

where $M_{II,i}$ (g); $r^2 = 0.95$; Cv (coefficient of variation) = 0.21, $n = 241$.

Description and estimation of the parameters of the GreenLab model for grapevine

The concepts and parametrisation procedures of the GreenLab model have been described in previous studies (e.g. Yan *et al*. 2004; Dong *et al*. 2008).

In the present study, GreenLab was used to solve biomass partitioning. Biomass partitioning between the various organs of the plant was estimated from organ dry mass measurements and a set of equations. Biomass partitioning is driven by the ratio of whole-plant assimilate supply (Q) to the assimilate demand (D) of each organ. Assimilate supply in the plant (Q) is ajusted with a simple Beer–Lambert law, using empirical resistance parameters and projected leaf area. The demand for assimilates (D) is calibrated for each organ type (clusters, internodes, petioles and blades) through a single sink strength, a generic β-law function controlling the time course of organ expansion (Yin *et al*. 2003), and the duration of development of each organ. The ratio of assimilate supply to the total demand of each organ (Q/D ratio) serves as an indicator of the 'intensity' of trophic competition in the model (Mathieu *et al*. 2008). In the current version of the Greenlab model, the Q/D ratio is expressed in arbitrary units. The maximum values of the Q/D ratio do not tend to 1 and vary greatly as a function of plant structure. These maximum values ranged from less than 0.01 for *Arabidopsis thalania* (L.) Heynh (Christophe *et al*. 2008) to up to 5 for trees (Mathieu *et al*. 2008). Nevertheless, for a given plant, an increase in Q/D ratio leads, by definition, to a decrease in trophic competition within the plant, and *vice versa*. The deterministic version of the model was used here to estimate biomass partitioning between organs (Yan *et al*. 2004). Topology is defined in advance in this version of the model.

Carbohydrate influx from the reserve at the start of shoot development is also calibrated. The influx from perennial parts was estimated through an initial reserve mass and a β-law function describing the progressive release of carbon from reserves. The duration of this phenomenon was input into the model. It was fixed at 350°Cd from budburst of the shoot, as suggested by Huglin (1986).

In our particular case, Q/D calculations were made at the shoot level. The topology of the plants (description of the P0-P1-P2 sequence, number of leaves on the different axes) and the duration of development of each organ of the plant were input into the model. All the clusters from pruned and unpruned shoots of the plant were considered as integral parts of the studied leafy shoot, because the two pruned shoots bearing four of the six clusters of the plant had no photosynthetic activity.

A non-linear least-squares method based on Digiplante software (Cournède *et al*. 2006) was used to calibrate the output parameters of the model based on observed data. A multi-fitting procedure was simultaneously applied to the model parameters in three target files corresponding to the harvest dates (Guo *et al*. 2006). This multi-fitting procedure was used to estimate sink strength values for each kind of organ, the parameters of the β function of expansion for each kind of organ (except for clusters) and the assimilate supply for the whole plant, based on Beer–Lambert formalism (Guo *et al*. 2006). The optimisation procedure was applied directly to individual dry weights of internodes, blades, petioles, lengths and diameters of internodes and individual leaf areas, for the primary axis. For each secondary axis, the optimisation procedure was applied to total dry weights for internodes, blades and petioles. For clusters, the optimisation procedure was applied to the total dry weight of the six clusters.

Input parameters of the model

Shoot organogenesis

We used the deterministic version of GreenLab (i.e. topology of the plants and organ dimensions input into the model). The processes involved in organogenesis during axis development were input into the model, according to the development model validated by Louarn *et al*. (2007) and Pallas *et al*. (2008). The timing of axillary budburst and the date on which the leaf production of each secondary axis ended were input into the model, based on measurements. The leaf emergence rate for each secondary axis was also input into the model as the value of the slope of the linear regression between the number of unfolded leaves and thermal time.

Organ development

The duration of development was estimated for internodes, leaves and petioles, using a sigmoid adjustment between organ length or area and thermal time (Eqn 7) (Schultz and Matthews 1988; on grapevine).

$$y = \frac{1}{1 + \exp(a(b - T_d))}, \quad (7)$$

where a and b are two parameters of the sigmoid function.

Cluster dry weight (M_c), expressed as a function of thermal time, was fitted with a double sigmoid function (Coombe 1976). This double sigmoid function (Eqn 8) separated two growing phases (Ollat and Gaudillière 1998), one from anthesis (i.e. stage 27 Coombe 1995) to 'veraison', and the other from 'veraison' to 'maturity'.

$$M_c = \frac{M_f}{\left[1 + \frac{(M_f - M_o)}{M_o \exp(-\mu T_d)}\right]}, \quad (8)$$

where M_f is the dry mass of the clusters at the end of each growing phase, M_o is the initial dry mass of the clusters at the beginning of each growing phase, and μ is the specific growth rate for each growth period.

This double adjustment was used to estimate the duration of cluster development during the two growing phases and the

parameter of the β function for cluster expansion from the dry weights obtained on the nine harvest dates, from anthesis to maturity, for an independent set of plants.

Non-linear regression and statistical analyses

Non-linear regression was carried out with Table Curve 2D 5.01 software (Systat Software Inc., Richmond, CA, USA). The regression equation of the sigmoid curves used was:

$$y = \frac{1}{1 + \exp\left(-\frac{(x-a)}{b}\right)}, \quad (9)$$

where a is the transition centre of the sigmoid curve and b is the transition width of the curve.

The criterion used to evaluate the goodness of fit obtained with GreenLab model adjustments and non-linear regression was the root mean square error (RMSE), which is commonly used to quantify the differences between simulations and measurements.

$$\mathrm{RMSE} = \sqrt{\left(\sum_{i=1}^{N} \frac{(X_i - Y_i)^2}{N}\right)}, \quad (10)$$

where X_i are the observed values, Y_i the corresponding simulated results and N the number of observations.

The relative RMSE (RRMSE) was also used to compare RMSE values between different adjustments.

$$\mathrm{RRMSE} = \frac{\mathrm{RMSE}}{\overline{X}} \quad (11)$$

where $\overline{X}$ is the mean value of all observed data.

The ANOVA procedure of Statistica 6.0 (Statsoft, Tulsa, OK, USA) was used to test for significant differences between cluster load treatments, types of phytomer and cultivars. Newman–Keul's test was used as a post hoc test for pairwise comparisons, with subgroups indicated by letters.

We tested for differences in non-linear regression parameters between datasets, by comparing $\sum$SSi (sum of the residual sums of squares for the individual fitting of each dataset) with SSc (residual sum of squares for common fitting to the whole dataset) as follows:

$$F = \frac{\left|\mathrm{SSc} - \sum_{i=1}^{n} \mathrm{SSi}\right| / ((n-1).k)}{\sum_{i=1}^{n} \mathrm{SSi} / (\mathrm{Ndata} - k)}. \quad (12)$$

This equation follows Fisher's law, with $(n-1)$k and (Ndata – k) degrees of freedom. Ndata is the total number of data points, n is the number of individual regressions and k is the number of fitted parameters for each regression.

Results

Variability of observed plant development

At the end of the experiment, significant differences in the main characteristics of the shoot were observed only for secondary axes (Table 1), confirming that organogenic plasticity at shoot level is related to secondary axis development (Louarn *et al.* 2007). No significant differences between cultivars were observed in terms of the number of leaves, or total and individual leaf area, for any of the axes. Nevertheless, the presence of clusters resulted in a significant ($P < 0.05$) decrease in the number of leaves and in total leaf area on the secondary axes for the unpruned shoot. The decrease in the number of leaves was greater for P1-P2 secondary axes than for P0 secondary axes. For 'Syrah', decreases of 10.7% for the P0 secondary axes and 27.9% for the P1-P2 secondary axes were observed. For 'Grenache N.', decreases of 23.4% for P0 secondary axes and 28.3% for P1-P2 secondary axes were observed. A similar trend was observed for the total leaf area of the secondary axes, except that the decrease was greater. The decrease in total leaf area was 21.1% for P0 secondary axes and 33.0% for P1-P2 secondary axes of 'Syrah', whereas it was 33.6% for P0 secondary axes and 35.6% for P1-P2 secondary axes of 'Grenache N.' Mean individual leaf area (determined from total leaf area and the number of leaves), was reduced on secondary axes, and these differences were significant only for P0 secondary axes.

Table 1. Main characteristics of the grapevine shoots at the end of the experiment

P0 and P1-P2 secondary axes are the secondary axes arising from P0 or P1-P2 phytomers, respectively, on the primary axis. Values were compared by a two-way ANOVA, with treatment and cultivar effects. Values followed by different letters are significantly different ($P < 0.05$). Values are those for the unpruned shoot. Significance levels: *, $P < 0.05$; **; $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$; ns, not significant

		'Syrah'		'Grenache N.'		Treatment	Cultivar	Treatment ×
		0C	6C	0C	6C	effect	effect	cultivar effect
Primary axis	Leaf number	58.5	59.2	58.5	57.3	ns	ns	ns
	Individual leaf area (cm^2)	114	116	109	108	ns	ns	ns
	Total leaf area (m^2)	0.67	0.69	0.64	0.62	ns	ns	ns
P0 secondary axes	Leaf number	308ab	275b	375a	287b	*	ns	ns
	Individual leaf area (cm^2)	81.4a	72.0b	77.9a	67.6b	*	ns	ns
	Total leaf area (m^2)	2.51a	1.98b	2.92a	1.94b	**	ns	ns
P1-P2 secondary axes	Leaf number	161a	116b	166a	119b	**	ns	ns
	Individual leaf area (cm^2)	58.4	54.8	60.8	54.4	ns	ns	ns
	Total leaf area (m^2)	0.94a	0.63b	1.01a	0.65b	***	ns	ns

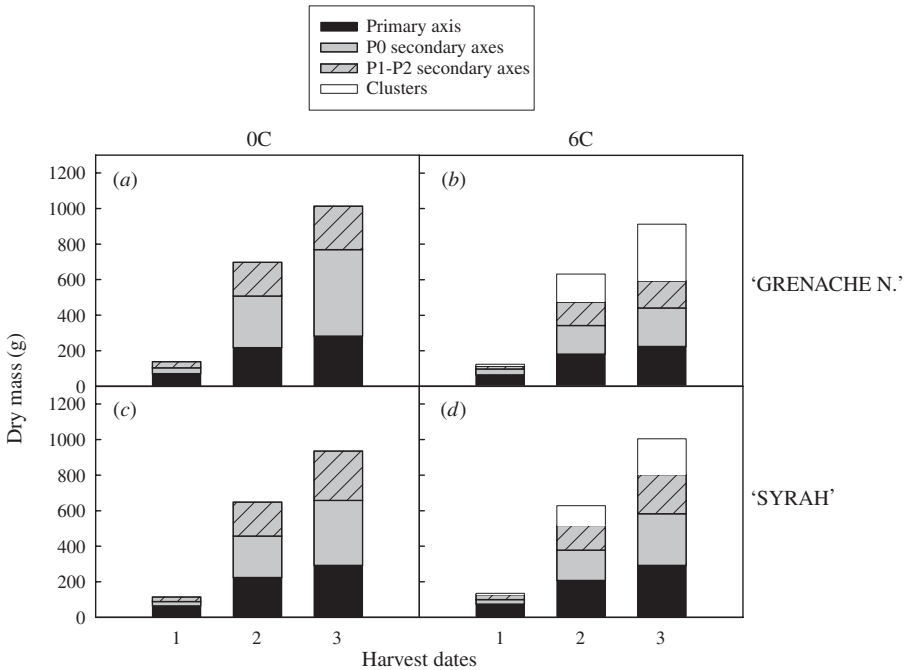


Fig. 2. Dry mass of primary axis, secondary axes (P0 and P1-P2), and clusters for 0C treatments of grapevine cultivars 'Grenache N.' (*a*) and 'Syrah' (*c*) and for 6C treatments of 'Grenache N.' (*b*) and 'Syrah' (*d*) at three harvest dates [stage 1: berries 4 mm in diameter (stage 29 according to the modified Eichorn and Lorenz scale (Coombe 1995)), stage 2: 'veraison' (stage 35) and stage 3: 'maturity' (stage 38)]. P0 and P1-P2 secondary axes are the secondary axes arising from P0 and P1-P2 phytomers, respectively, on the primary axis.

Biomass partitioning

The presence of clusters had no significant effect ($P > 0.21$) on shoot biomass production at the end of the experiment, in either of the cultivars (Fig. 2). Annual shoot biomass at the end of the experiment was 962 g for the 0C and 1003 g for the 6C treatment of 'Syrah', and 1012 g for the 0C and 935 g for the 6C treatment of 'Grenache N.'. At the end of the experiment, cluster dry mass accounted for 21% of total dry mass in 'Syrah' and 32% of total dry mass in 'Grenache N.'. The presence of clusters had no significant effect on the biomass of the primary axes at the three developmental stages for 'Syrah' (Fig. 2*d*) (at 'stage 3', the dry weight of the primary axes was 292 and 293 g for the 0C and 6C treatments, respectively). Nevertheless, the presence of clusters significantly ($P < 0.05$) reduced biomass allocation to the primary axes for 'Grenache N.' at stages 2 and 3 (Fig. 2*b*) (at 'stage 3', the dry weight of the primary axes was 282 and 224 g for the 0C and 6C treatments, respectively). The biomass of P0 secondary axes was significantly ($P < 0.001$) greater than that of P1-P2 secondary axes at stages 2 and 3, for both treatments and for both cultivars. Furthermore, the 6C treatments resulted in a significantly lower ($P < 0.05$) dry mass of the secondary axes at stages 2 and 3, for both cultivars (Fig. 2*b*, *d*). Total dry mass of the secondary axes at 'stage 3' was 25% lower for 'Syrah' and 61% lower for 'Grenache N.' for the 6C treatments.

Assessment of model simulations

The adjustments of the GreenLab model gave promising results at the compartment level. Model simulations were consistent with the observed dynamics of biomass accumulation in the different compartments of the annual shoot (Fig. 3). Average RRMSE was 5.3%, with the error lowest for estimates of primary axis biomass (RRMSE = 2.1%) and highest for those of secondary axis biomass (RRMSE = 7.4%).

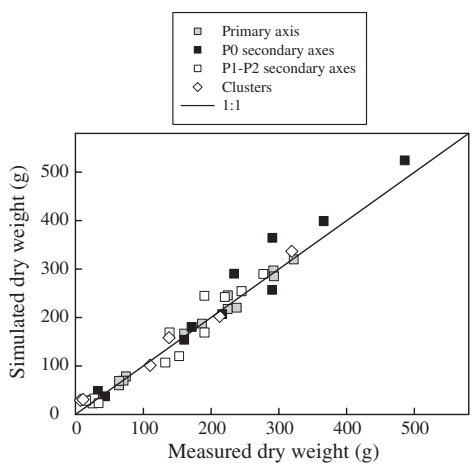


Fig. 3. Comparison between simulated and observed dry mass of primary axes, P0 and P1-P2 secondary axes and clusters on the three harvest dates, for both grapevine cultivars and for both treatments. The straight line represents the function $y = x$. RRMSE between observed data and simulation results were 2.1, 6.8, 7.4 and 5.2% for the primary axis, P0 and P1-P2 secondary axis and clusters, respectively. P0 and P1-P2 secondary axes are the secondary axes arising from P0 and P1-P2 phytomers, respectively, on the primary axis.

Simulations of the individual characteristics of all vegetative organs (length, diameter or area) depending on the organ were satisfactory (Figs 4, 5). For example, mean RRMSE was 16.2% for internode length, 10.2% for internode diameter and 19.9% for leaf area, for the primary axes of the 6C treatments of both cultivars (Fig. 4). A similar range of values was obtained for 0C treatments (data not shown). For internode length, this discrepancy may be linked to the representation of the plant in the GreenLab model. For internode length (Fig. 4*a*, *b*), this model did not take into account variability between the three types of phytomers of the P0-P1-P2 module. The internodes of P2 phytomers have been shown to be much longer than those of P0 and P1 phytomers (Lebon *et al*. 2004). For individual leaf area (Fig. 4*e*, *f*), model fitting results generally showed an underestimation of individual leaf area at the top of the shoot.

The simulated variation in total leaf area of secondary axes with insertion rank on the primary axis was consistent with observed values for 6C treatments at 'stage 3' (Fig. 5). However, the RRMSE ranged between 31% and 51%. These large differences between simulated and observed values were mostly due to overestimations of leaf area for axes at the top of the shoot. This was clear for secondary axes of 'Syrah' with a rank higher than 20 (Fig. 5*a*, *c*). Simulations for 'Grenache N.' gave values much closer to the observed values (Fig. 5*b*, *d*). As overestimation was observed only for smaller axes, estimates of the total leaf area of secondary axes were consistent. For example, total secondary axis leaf area for 'Syrah' was estimated

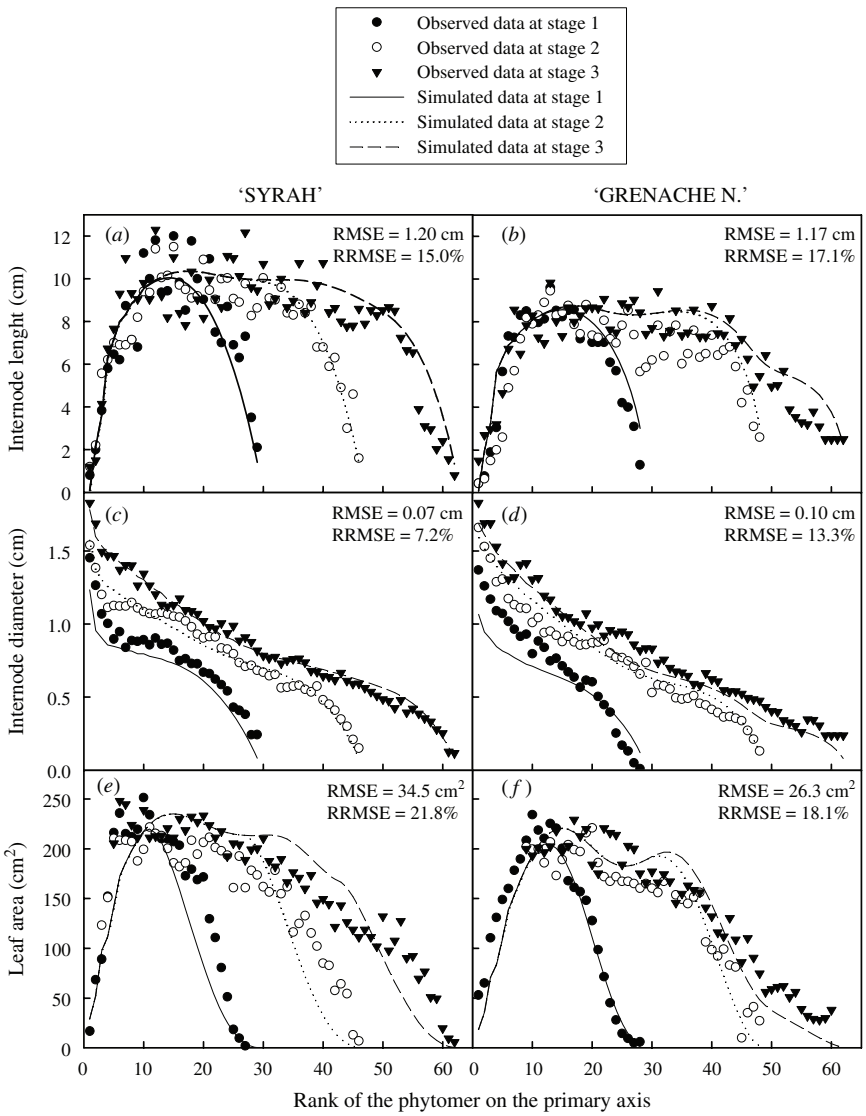


Fig. 4. Observed values (symbols) and values simulated with the GreenLab model (lines) for internode lengths (*a*, *b*), internode diameters (*c*, *d*) and individual leaf areas (*e*, *f*) as a function of the rank of the phytomer on the primary axis at stages 1, 2 and 3 [stage 29, 35 and 38 (Coombe 1995)], respectively, for 6C treatments of grapevine cultivars 'Syrah' (*a*, *c*, *e*) and 'Grenache N.' (*b*, *d*, *f*).

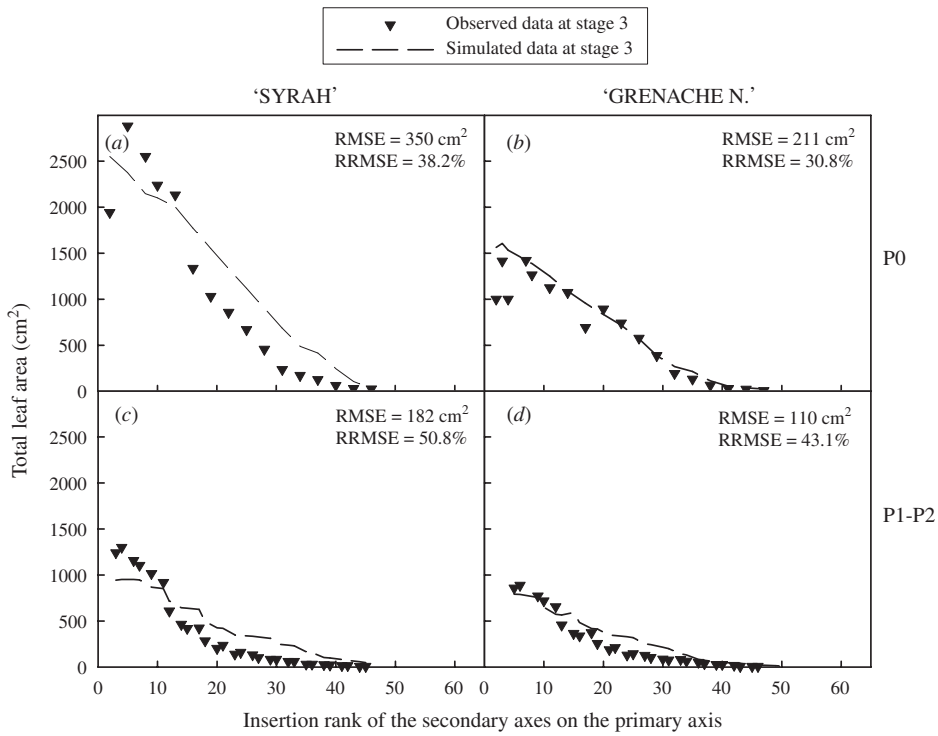


Fig. 5. Observed (symbols) and GreenLab-simulated (lines) values for total leaf areas of P0 (*a*, *b*) and P1-P2 (*c*, *d*) secondary axes as a function of insertion rank of the secondary axis, at stage 3 (stage 38 (Coombe 1995)) for 6C treatments of grapevine cultivars 'Syrah' (*a*, *c*) and 'Grenache N.' (*b*, *d*). P0 and P1-P2 secondary axes are the secondary axes arising from P0 and P1-P2 phytomers, respectively, on the primary axis.

at 3.14 m^2 in GreenLab simulations, whereas the observed value was 2.72 m^2.

Q/D ratio estimation

The pattern of change in Q/D ratio (or the ratio of total assimilate supply (Q) to total organ demand (D) in the shoot) over time was similar for the two cultivars (Fig. 6). Three phases of changes in Q/D ratio over time were observed, for both treatments. During the first phase, from primary axis budburst to roughly 450°Cd, a roughly constant increase in Q/D ratio to a maximum value was observed, for both treatments. During the second phase, from 450°Cd to roughly 1000°Cd, an almost exponential decrease to an asymptote was observed. For 0C treatments, Q/D ratio decreased by 46% for 'Syrah' and 54% for 'Grenache N.' (Fig. 6*a*, *c*). The pattern observed in the third phase depended on treatment. For the 0C treatment (Fig. 6*a*, *c*), a new increase was observed. By contrast, for the 6C treatments (Fig. 6*b*, *d*), Q/D ratio decreased abruptly. Q/D ratio decreased by 71% for 'Syrah' and 84% for 'Grenache N.'.

Timing of the end of secondary axis *development*

The probability of maintaining axis development (hereafter called *P*), regardless of the type of axis, was analysed as a function of thermal time (Fig. 7; Table 2). The development of primary axes was continuous and did not end (Fig. 7). Sigmoid adjustments were used to estimate the thermal date at which 50% of a given category of secondary axes (P0 or P1-P2) had stopped developing, as a function of cluster load and cultivar (Table 2). Secondary axis development ended sooner for P1-P2 secondary axes than for P0 secondary axes, for both cultivars and for both treatments. The thermal time lag between the end of development for P1-P2 secondary axes and that for P0 secondary axes ranged from 141°Cd to 254°Cd, with a mean value of 215°Cd. The presence of clusters tended to decrease the duration of development of the secondary axes. This decrease was greater in 'Grenache N.' than in 'Syrah', with decreases of 311°Cd and 257°Cd for the P0 secondary axes and 305°Cd and 178°Cd for the P1-P2 secondary axes (Table 2).

Impact of trophic competition on the end of secondary axis *development*

The impact of trophic competition on *P* was investigated by studying changes in Q/D ratio during shoot development (Fig. 8). Primary axis development continued throughout the experiment, despite the large range of Q/D ratios with values close to 0. This suggests that Q/D ratio had no impact on primary axis development (Fig. 8*a*). For P0 and for P1-P2 secondary axes, the impact of Q/D ratio on *P* was fitted well by simple sigmoid curves for a range of *P* from 1 to close to zero (RMSE = 0.047 for P0 secondary axes, Fig. 8*b*, and RMSE = 0.062 for P1-P2 secondary axes, Fig. 8*c*). The two sets of parameters used for P0 and P1-P2 secondary axes were significantly different ($F_{2,88}$ = 15.41). The value of the Q/D ratio at which *P* was

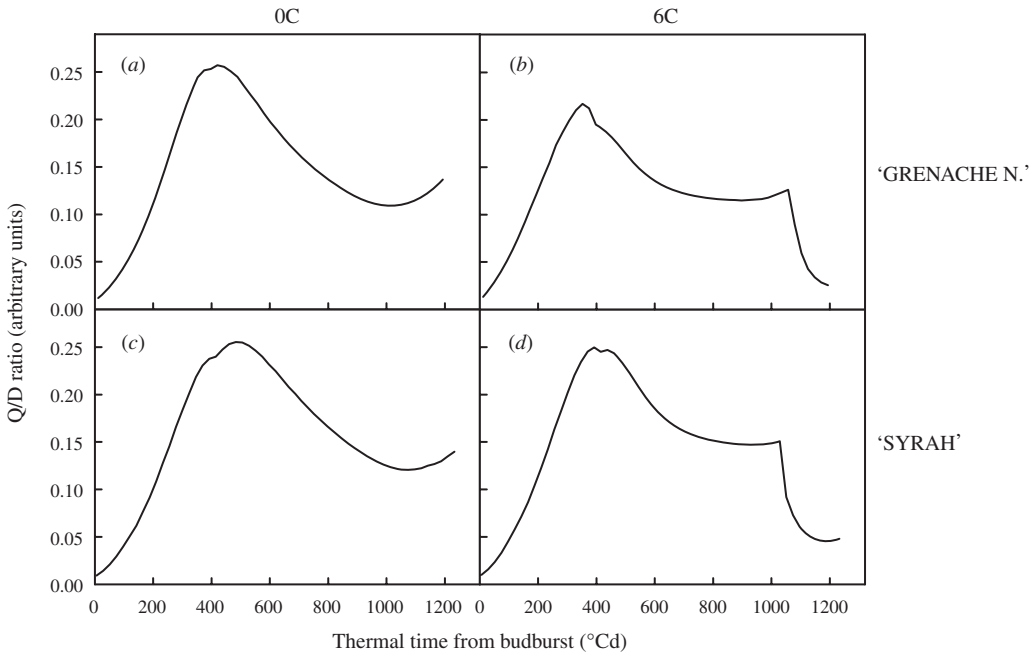


Fig. 6. Changes in Q/D ratio at shoot level from primary axis budburst to 1200°Cd after primary axis budburst for the 0C treatments of grapevine cultivars 'Grenache N.' (*a*) and 'Syrah' (*c*) and for the 6C treatments of 'Grenache N.' (*b*) and 'Syrah' (*d*).

equal to 50% was smaller for P0 secondary axes than for P1-P2 secondary axes (0.023 ± 0.01 and 0.083 ± 0.00, respectively). Moreover, no significant difference was observed between cultivars (at $P = 0.05$ $F_{2,44} = 1.52$; and $F_{2,44} = 2.02$ for P0 and P1-P2 secondary axes, respectively).

The individual probability of maintaining axis development (hereafter called P_i) was investigated by classifying secondary axes into three development level classes, as a function of leaf number and biomass, and phytomer type (P0 or P1-P2) (Fig. 9; Table 3). The same sigmoid adjustments were used to estimate the influence of Q/D ratio variations on the P_i of each class as were previously used for axis types (Fig. 9). These sigmoid adjustments fitted the changes in P_i with Q/D ratio well, with an average RMSE of 0.078. For a given level of development, the changes in P_i with Q/D ratio always differed between P0 and P1-P2 secondary axes (at $P = 0.05$ $F_{2,56} = 5.23$; $F_{2,42} = 6.31$; $F_{2,36} = 4.84$ for the leaf number classes ≤ 5, 6–10 and 11–16, respectively). The value of Q/D ratio when 50% of the axes had stopped developing was higher for P1-P2 axes than for P0 axes, regardless of their level of development (Table 3). Moreover, the value of Q/D at which 50% of the secondary axes stopped developing decreased with the level of axis development (leaf number and biomass), regardless of the type of axis considered (Table 3).

Discussion

Influence of cluster load on vegetative development and biomass partitioning between axes

A hierarchy in response to cluster load was observed between the different axes and between developmental processes within a given axis. The decrease in total leaf area of the shoot with cluster load resulted from the decrease in total leaf area of secondary axes – P1-P2 secondary axes in particular (Table 1). Processes involved in leaf area establishment differ in sensitivity to cluster load levels. Leaf morphogenesis was less affected than leaf organogenesis, as indicated by the smaller changes in mean individual leaf area observed (Table 1). These results were consistent with those observed in previous studies on grapevine (Miller *et al*. 1997; Petrie *et al*. 2000).

The same hierarchy in response to cluster load was observed between the different types of axes for biomass partitioning. Primary axes were less affected by cluster load than secondary axes (Fig. 2). At the end of the experiment, cluster dry weights accounted for 21% of total shoot dry weight for 6C treatments of 'Syrah' and 32% of total shoot dry weight for 6C treatments of 'Grenache N.'. These values are similar to those traditionally reported in vineyard situations, in which cluster dry weight may account for up to 50% of total shoot dry weight (Gutierrez *et al*. 1985; Wermelinger and Koblet 1990). The observed changes in vegetative development and biomass partitioning in agronomic situations should be at least as large as those observed in our experiment.

The presence of clusters on the shoot had no effect on shoot biomass production (Fig. 2). In grapevine, an increase in shoot biomass due to the presence of clusters has been reported in other studies (Edson *et al*. 1993, 1995). This difference in results may be linked to the use of younger plants with a lower level of vegetative development. The stability observed in our study may result from two effects in term of biomass production: an observed decrease in leaf area (Table 1) and a hypothetical increase in photosynthetic activity per area unit. This increase in

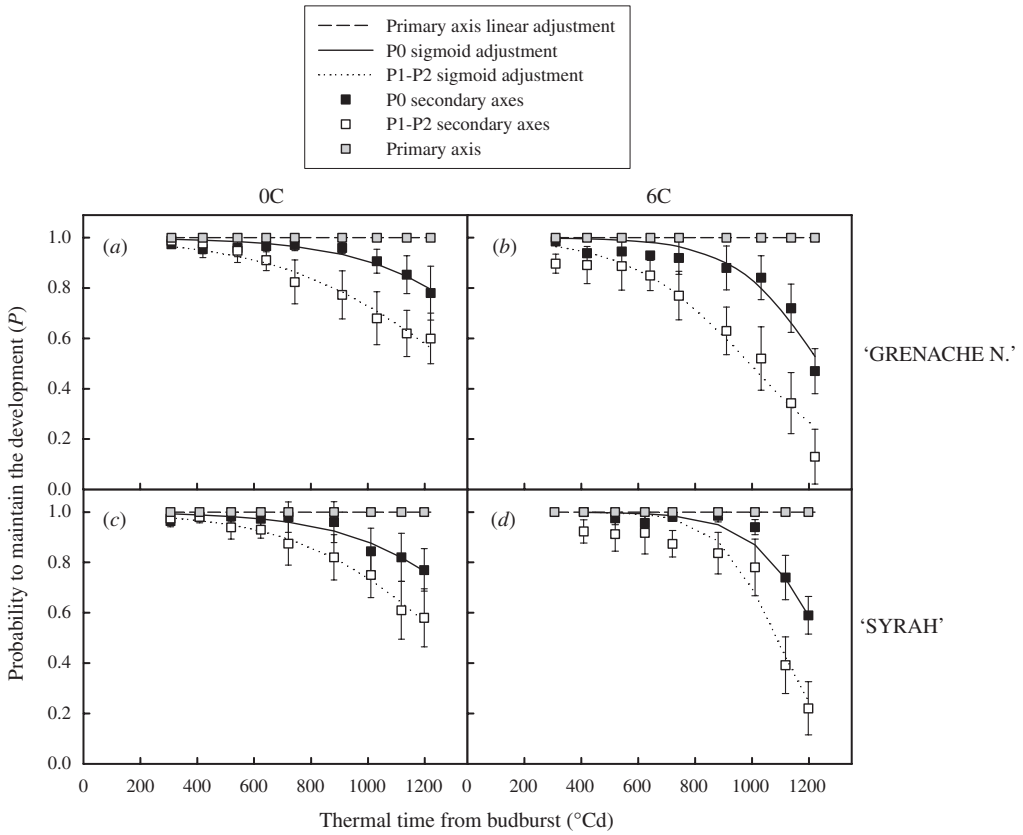


Fig. 7. Mean probability of maintaining secondary axis development (*P*) as a function of thermal time from primary axis budburst for the primary and secondary (P0 and P1-P2) axis for the 0C treatments of grapevine cultivars 'Grenache N.' (*a*) and 'Syrah' (*c*) and for the 6C treatments of 'Grenache N.' (*b*) and 'Syrah (*d*). P0 and P1-P2 secondary axes are the secondary axes arising from P0 and P1-P2 phytomers, respectively on the primary axis. The mean probability of maintaining development was calculated for each type of secondary axis as the proportion of secondary axes of a particular type for which development was maintained. The sigmoid adjustment equation was $y = 1/[1 + \exp(-(x - a)/b)]$. The *a* and *b* values and RMSE and r^2 values for each regression are given in Table 2. Bars indicate 95% confidence intervals for all plants for each treatment.

photosynthetic activity is probably related to the increase in the number and strength of sinks (Buttrose 1966; Miller *et al*. 1997; Naor *et al*. 1997).

Biomass flux simulations

The GreenLab model was used as a numerical tool for evaluating biomass partitioning within the shoot during its development. The use of a deterministic version of the model made it possible to specify, at each time step, the number of organs and the topology of the plant (Yan *et al*. 2004). These variables were determined from observations and were consistent with published results for grapevine development (Lebon *et al*. 2004; Louarn *et al*. 2007; Pallas *et al*. 2008). Despite the fact that the model did not perfectly reproduce all the dimensions of individual organs (Figs 4, 5), the estimates of the masses of plant compartments, such as sets of axes defined according to type or number of clusters, were very consistent (Fig. 3). The assimilate supply of the plant (Q) and the partitioning of the available biomass between organs (D) were therefore accurately estimated. This trend confirmed the utility of Q/D ratio as an indicator of trophic competition in grapevine shoots (Christophe *et al*. 2008; Mathieu *et al*. 2008). These results represent the first evaluation of trophic competition within grapevine shoots and provide quantitative evidence of the relationship between secondary axis development and trophic competition.

In the absence of clusters (0C treatments), three major phases of changes in Q/D ratio were observed, whatever the cultivar (Fig. 6). From primary axis budburst to almost 500°Cd, Q/D ratio increased considerably, due to a rapid increase in the number and size of autotrophic organs, resulting in a global increase in Q. This trend has already been reported for *A. thaliana* (Christophe *et al*. 2008), and in other perennial plants in which shoots are initially heterotrophic but gradually move towards autotrophy (Johnson and Lakso 1986; Lauri and Kelner 2001). From 500 to 1000°Cd, Q/D ratio decreased by ~50%. This decrease in Q/D ratio resulted largely from an increase in total demand (D) linked to the rapid elongation of new axes (Louarn *et al*. 2007) and the initiation of secondary growth in the older internodes of the first-formed axes (Fig. 4). This led to the end of secondary axis development during this phase, with 30% of P1-P2

Table 2. Values of the parameters (and standard errors) of the sigmoid adjustments for analysis of the timing of the end of secondary axis development (Fig. 7) in grapevine

In this adjustment, *a* represents the date on which growth had ceased for 50% of a given category of secondary axis. P0 and P1-P2 secondary axes are the secondary axes arising from P0 and P1-P2 phytomers, respectively, on the primary axis. The regression equation used in this adjustment was $y = 1/[1 + \exp(-(x-a)/b)]$; *y* corresponds to the probability of development being maintained for the secondary axis, and *x* corresponds to the thermal time from primary axis budburst

Secondary axis type	Cultivar, treatment	*a* (date of end of development of 50% of axes)	*b*	r^2	RMSE
P0	Syr, 0C	1481 ± 98	–239 ± 74	0.90	0.021
	Syr, 6C	1227 ± 11	–92 ± 13	0.98	0.023
	Gre, 0C	1549 ± 97	–241 ± 66	0.91	0.019
	Gre, 6C	1238 ± 28	–149 ± 35	0.92	0.042
P1-P2	Syr, 0C	1264 ± 17	–256 ± 26	0.99	0.021
	Syr, 6C	1086 ± 29	–101 ± 24	0.93	0.070
	Gre, 0C	1295 ± 30	–298 ± 52	0.97	0.032
	Gre, 6C	990 ± 35	–206 ± 37	0.96	0.052

secondary axes having stopped growing at 1000°Cd (Fig. 7). In the absence of cluster development (0C treatment), Q/D ratio increased again once the development of many secondary axes had finished, after 1000°Cd (Fig. 7). In addition to the assimilate demand of internodes, the presence of clusters (6C treatment) resulted in an additional increase in assimilate demand in the shoot (Fig. 6). Clusters began to have a significant impact 600°Cd after budburst. A more marked impact was observed after 1050°Cd (Fig. 6). This rapid decrease in Q/D corresponds to rapid berry growth after 'veraison' (Coombe 1976).

In this analysis, three major organs appear to determine trophic relationships within shoots. Leaves tend to increase Q/D ratio, whereas internodes and clusters tend to decrease Q/D ratio in an additive fashion. Internode growth appears to reduce Q/D ratio to the same extent as cluster growth, but much earlier in shoot development, when most secondary axes are producing new organs.

The end of secondary axis *development was clearly affected by trophic competition*

The changes in axis development with Q/D ratio clearly indicated that secondary axis development was affected by changes in trophic competition (Figs 8, 9). The probability of maintaining secondary axis development as a function of Q/D ratio was well fitted by a simple sigmoid function, indicating that an increase in trophic competition within the shoot led to a progressive decrease in the number of developing axes (Fig. 8). Nevertheless, this effect clearly depended on the level of development (dry mass) of each secondary axis (Fig. 9; Table 3). Greater development (higher leaf numbers) was associated with secondary axis development ceasing at a lower Q/D ratio. This trend was previously reported in other species, such as pea (*Pisum sativus*) (Novoplansky 1996) and kiwi fruit (*Actinida deliciosa*) (Piller and Meekings 1997). These studies showed that the more developed axes were at an advantage in terms of competition for biomass. This advantage may be interpreted in two ways. According to the 'common assimilate pool' assumption (Heuvelink 1995), assimilates are allocated to the different axes as a function of sink strength. The larger axes stop developing later because they have a greater ability to attract assimilates. Alternatively, according to the branch autonomy hypothesis (Sprugel *et al.* 1991; Bosc 2000), axes can be distinguished on the basis of their individual level of autotrophy. For secondary axes, assuming that these axes are vegetative reiterations of the primary axis (Barthélémy and Caraglio 2007), the pattern of change in Q/D in each secondary axis may be considered in relation to the number of leaves produced (Fig. 6). Based on the Q/D pattern observed at shoot level (Fig. 6*a*, *c*), all axes may be considered to pass through the same phases, in terms of Q/D changes, during their development. Changes in Q/D for each axis could be

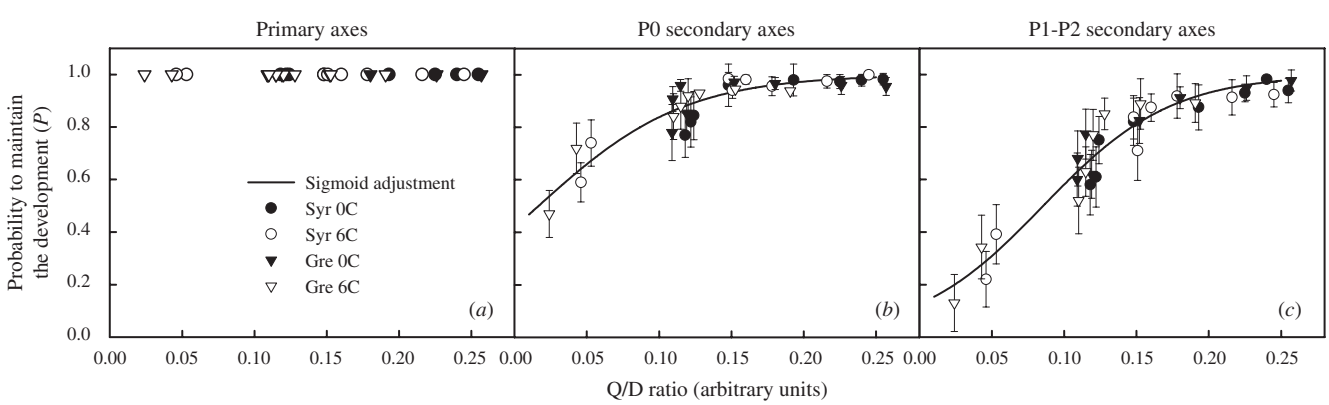


Fig. 8. Mean probability of maintaining secondary axis development (*P*) as a function of Q/D ratio for primary axis (*a*), for all P0 (*b*) and for all P1-P2 (*c*) secondary axes, for both grapevine cultivars and for both cluster load treatments. P0 and P1-P2 secondary axes are the secondary axes arising from P0 and P1-P2 phytomers, respectively, on the primary axis. The mean probability of maintaining development was calculated for each type of secondary axis as the proportion of secondary axes of that type for which development was maintained. The sigmoid adjustment equation was $y = 1/[1 + \exp(-(x-a)/b)]$. For P0 secondary axes $a = 0.023 \pm 0.01$; $b = 0.051 \pm 0.01$, RMSE = 0.047 and $r^2 = 0.94$. For P1-P2 secondary axes $a = 0.083 \pm 0.00$; $b = 0.044 \pm 0.01$, RMSE = 0.062 and $r^2 = 0.92$. Bars indicate 95% confidence intervals for all the plants of each treatment.

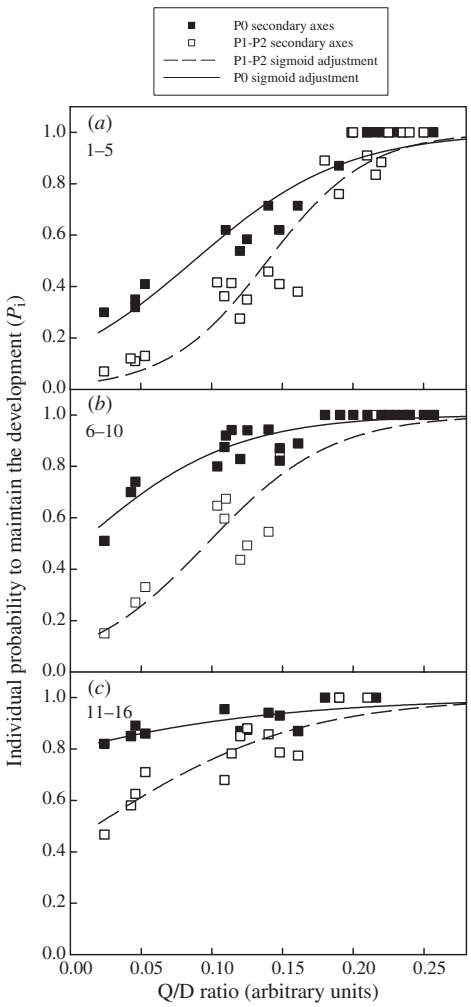


Fig. 9. Individual probability of maintaining secondary axis development (P_i) as a function of Q/D ratio for P0 and for P1-P2 secondary axes, for both grapevine cultivars and for both cluster load treatments. P0 and P1-P2 secondary axes are the secondary axes arising from P0 and P1-P2 phytomers, respectively, on the primary axis. Secondary axes are separated into three classes based on the number of leaves [from 1 to 5 (*a*); from 6 to 10 (*b*) and from 11 to 16 (*c*)]. For each leaf number class, the individual probability of maintaining development was calculated for each type of secondary axis as the proportion of that type of secondary axis for which development was maintained. The sigmoid adjustment equation was $y = 1/[1 + \exp(-(x-a)/b)]$. Values of a and b and RMSE and r^2 values for each regression are given in Table 3.

determined based on the leaf production of each axis. This conversion could be made for a given number of expanded leaves on a secondary axis in thermal time, using a constant leaf appearance rate of 0.044 leaf °Cd^{-1} (Louarn *et al*. 2007; Pallas *et al*. 2008). For instance, small axes with less than five leaves correspond to a small Q/D at the beginning of shoot development, intermediate axes with 10–30 leaves correspond to axes with a higher Q/D and axes with more than 40 leaves correspond to a decreasing Q/D (Fig. 6). Based on these assumptions, smaller axes are completely heterotrophic, with a low individual Q/D ratio, and should stop developing as soon as the Q/D ratio of the whole plant decreases. Intermediate axes should have a higher individual Q/D ratio (Fig. 6) and are likely to be less sensitive to a decrease in Q/D ratio at whole-plant level. Finally, there may be a third class of axes, consisting of the few secondary axes attaining a level of development similar to that of the primary axis. This last class of axes would have a decreasing individual Q/D ratio, due to internal competition between leaves and internodes. The development of these axes would be rapidly halted by small changes in Q/D ratio at whole-plant level. Such behaviour has already been observed in plants with an indeterminate pattern of development, such as field pea (*Pisum sativus*), in which Q/D ratio gradually decreases with decreasing photosynthesis activity in response to a water deficit (Lecoeur and Guilioni 1998).

The general pattern of change in Q/D with thermal time was similar for the two cultivars. The changes in Q/D for 0C treatments were almost superimposable (Fig. 6*a*, *c*). This indicates that vegetative development, in terms of organ production and morphogenesis (Louarn *et al*. 2007), was very similar in the two cultivars, resulting in similar changes in trophic competition. For the 6C treatments, the decrease in Q/D occurred earlier and was larger for 'Grenache N.' than for 'Syrah' (Fig. 6*b*, *d*). This difference resulted from differences in the dynamics of biomass accumulation in clusters between the two cultivars (Fig. 2). These differences were mostly due to the larger berries of 'Grenache N.' than of 'Syrah' (Galet 1993). Moreover, the probability of maintaining secondary axis development decreased earlier and more strongly in 'Grenache N.' than in 'Syrah', as data are expressed as a function of thermal time (Fig. 7). If these probabilities are expressed as a function of Q/D ratio, no difference is observed between cultivars (Fig. 8). Thus, the axes of the two cultivars are probably similarly sensitive to trophic competition, whatever the type of axis.

Trophic competition is not sufficient to account for differences in development between axes

Primary axis development seems to be independent of trophic competition in shoot (Figs 7, 8). Over the entire observed range of Q/D ratio in this experiment, including the lowest value (0.04), primary axis development continued. We could hypothesise that primary axis development should eventually cease when the Q/D ratio tends to zero. However, the perennial parts of the grapevine may sustain primary axis development by supplying carbohydrate reserves. This has already been observed in situations of major trophic stress induced by total plant defoliation (Petrie *et al*. 2000). This may result from the strong dominance of the primary axis in assimilate partitioning, including the use of carbohydrate reserves. Thus, carbohydrate reserves must be considered when trying to account for primary axis development in response to trophic competition.

Differences in the sensitivity of secondary axes to trophic competition within P0-P1-P2 modules were observed. For a given combination of axis development and Q/D ratio, P1-P2 secondary axes were more strongly affected than P0 secondary axes (Fig. 9; Table 3). These results are consistent with previous observations on the development of secondary axes, suggesting that axes may be typed according to their development potential [as reported for grapevine (Lebon *et al*. 2004) and *Lupinus angustfolius* L. (Miguel *et al*. 1998)]. However, no quantitative relationship

Table 3. Mean dry weight of the different classes of secondary axes used to analyse the impact of Q/D ratio on the end of secondary axis development in grapevine, and values of the parameters (and standard errors) of the sigmoid adjustments illustrated in Fig. 9
In this adjustment, a represents the Q/D ratio at which growth ceased on 50% of a given category of secondary axes. P0 and P1-P2 secondary axes are the secondary axes arising from P0 and P1-P2 phytomers, respectively, on the primary axis. Values followed by different letters are significantly different ($P < 0.05$). The regression equation used in this adjustment was $y = 1/[1 + \exp(-(x - a)/b)]$; y corresponds to the probability of the secondary axis continuing to develop, and x corresponds to the Q/D ratio

Secondary axis type	Leaf number class	Mean dry weight (g)	*a* (Q/D ratio at which 50% of secondary axes stopped developing)	*b*	r^2	RMSE
P0	1 to 5	0.29a	0.091 ± 0.01	0.052 ± 0.01	0.92	0.075
	6 to 10	3.06b	0.012 ± 0.06	0.050 ± 0.01	0.86	0.063
	11 to 16	10.53c	–0.141 ± 0.09	0.111 ± 0.08	0.67	0.039
P1-P2	1 to 5	0.30a	0.143 ± 0.01	0.042 ± 0.01	0.91	0.101
	6 to 10	2.57b	0.102 ± 0.02	0.049 ± 0.01	0.83	0.123
	11 to 16	9.74c	0.021 ± 0.01	0.058 ± 0.03	0.89	0.068

between the type of axis and trophic competition was proposed in these studies. The results presented reveal strong agreement between the type of secondary axis and its sensitivity to trophic competition (Fig. 9). The differences between axis types may be related to hormonal equilibrium in the different axillary buds (Emery *et al.* 1998). Several studies have shown that branch development results mostly from hormonal signals, including auxin and cytokinins in particular (Leyser 2003; Ward and Leyser 2004), which are probably determined at the start of secondary axis development, as a function of the initial growth rate of the axes (Novoplansky 1996, 2003). Differences in the anatomy of vascular connections between P0 or P1-P2 secondary axes and the primary axis may also result in the observed differences in development, by modifying resistance to assimilate transfer to the expanding organs (Gerrath *et al.* 2001; Yang and Midmore 2005). In addition to hormonal and/or structural effects, microenvironmental conditions, such as light quality, have also been put forward as factors accounting for differences in branch development (Robin *et al.* 1994). However, the single relationship found between axis development and Q/D ratio, taking into account the difference in behaviour between the two types of axis, is unlikely to be due to environmental conditions, which change considerably over time and space.

Conclusions

A combined approach coupling developmental analysis and modelling (GreenLab) improved our understanding of the structural and functional determinism of branching development and of the modular system in grapevine shoot. GreenLab is, thus, a useful mathematical tool making it possible to exploit time-consuming developmental variables more efficiently, by generating new ecophysiological information relating to integrated plant development, such as the relationship between trophic competition and axis organogenesis. This particular use of this model is possible because the plant is represented mechanistically as a generic automaton consisting of a branching system with topological connections (Yan *et al.* 2004), without the need for a fixed reference plant as in most plant models (e.g. Dingkuhn *et al.* 2006; Luquet *et al.* 2006). This representation of the plant is consistent with the high level of plasticity observed in grapevine development (Petrie *et al.* 2000; Louarn *et al.* 2007).

The development of internodes, and, subsequently, of clusters, tends to limit secondary axis organogenesis. Internodes and clusters limit secondary axis development to similar extents. Nevertheless, current photosynthesis at shoot level is not sufficient to account entirely for the plasticity of axis development. Carbohydrate reserves must be taken into account when interpreting the stability of primary axis development, regardless of the trophic status of the shoot. For the secondary axis, the response to trophic competition should be interpreted taking into account the individual biomass of each axis and the structural hierarchy between the two types of axes (P0 and P1-P2).

Acknowledgements

The authors thank Baptiste Astoury, Jonathan Mineau and Hubert Mallié for technical assistance and Dr Eric Lebon and Dr Véronique Letort for their valuable comments on this study and also Julie Sappa for improving the English of the manuscript.

References

Barthélémy D, Caraglio Y (2007) Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* **99**, 375–407. doi: 10.1093/aob/mcl260

Bosc A (2000) EMILION, a tree functional–structural model: presentation and first application to the analysis of branch carbon balance. *Annals of Forest Science* **57**, 555–569. doi: 10.1051/forest:2000142

Brisson N, Gary C, Justes E, Roche R, Mary B, *et al.* (2003) An overview of the crop model STICS. *European Journal of Agronomy* **18**, 309–332. doi: 10.1016/S1161-0301(02)00110-7

Buttrose MS (1966) The effect of reducing leaf area on the growth of roots, stems and berries of Gordo grapevine. *Vitis* **5**, 455–464.

Christophe A, Letort V, Hummel I, Cournède PH, de Reffye P, Lecoeur J (2008) A model-based analysis of the dynamics of carbon balance at the whole-plant level in *Arabidopsis thaliana*. *Functional Plant Biology* **35**, 1147–1162. doi: 10.1071/FP08099

Coombe BG (1976) The development of fleshy fruits. *Annual Review of Plant Physiology* **27**, 207–228. doi: 10.1146/annurev.pp.27.060176.001231

Coombe BG (1995) Growth stages of the grapevine: adoption of a system for identifying grapevine growth stages. *Australian Journal of Grape and Wine Research* **1**, 104–110. doi: 10.1111/j.1755-0238.1995.tb00086.x

Costes E, Sinoquet H, Kelner JJ, Godin C (2003) Exploring within-tree architecture development of two apple cultivars over 6 years. *Annals of Botany* **91**, 91–104. doi: 10.1093/aob/mcg010

Cournède P-H, Kang M, Mathieu A, Yan H, Hu B, de Reffye P (2006) Structural factorization of plants to compute their functional and architectural growth. *Simulation* **82**, 427–438. doi: 10.1177/0037549706069341

Dingkuhn M, Luquet D, Kim H, Tambour L, Clement-Vidal A (2006) *EcoMeristem*, a model of morphogenesis and competition among sinks in rice. 2. Simulating genotype responses to phosphorus deficiency. *Functional Plant Biology* **33**, 325–337. doi: 10.1071/FP05267

Dong Q, Louarn G, Wang Y, Barczi JF, de Reffye P (2008) Does the structure–function model GreenLab deal with crop phenotypic plasticity induced by plant spacing? A case study on tomato. *Annals of Botany* **101**, 1195–1206. doi: 10.1093/aob/mcm317

Edson CE, Howell GS, Flore JA (1993) Influence of crop load on photosynthesis and dry matter partioning of Seyval grapevines. I. Single leaf and whole vine response pre- and post-harvest. *American Journal of Enology and Viticulture* **44**, 139–147.

Edson CE, Howell GS, Flore JA (1995) Influence of crop load on photosynthesis and dry matter partioning of Seyval grapevines. II. Seasonal changes in single leaf and whole vine photosynthesis. *American Journal of Enology and Viticulture* **46**, 469–477.

Emery RJ, Longnecker NE, Atkins CA (1998) Branch development in *Lupinus augustifolia* L. II. Relationship with endogenous ABA, IAA and cytokinins in axillary and main stem buds. *Journal of Experimental Botany* **49**, 555–562. doi: 10.1093/jexbot/49.320.555

Galet P (1993) 'Précis de viticulture.' (Déhan: Montpellier, France)

Génard M, Pagès L, Kervella J (1998) A carbon balance model of peach tree growth and development for studying the pruning response. *Tree Physiology* **18**, 351–362.

Gerrath JM, Posluszny U (2007) Shoot architecture in Vitaceae. *Canadian Journal of Botany* **85**, 691–700. doi: 10.1139/B07-010

Gerrath JM, Posluzny U, Dengler NG (2001) Primary vascular patterns in the Vitaceae. *International Journal of Plant Sciences* **162**, 729–745. doi: 10.1086/320771

Guo Y, Ma Y, Zhigang Z, Li B, Dingkuhn M, Luquet D, de Reffye P (2006) Parameter optimization and field validation of the functional–structural model GREENLAB for maize. *Annals of Botany* **97**, 217–230. doi: 10.1093/aob/mcj033

Gutierrez AP, Williams DW, Kido H (1985) A model of grape growth and development: the mathematical structure and biological considerations. *Crop Science* **25**, 721–728.

Heuvelink E (1995) Dry matter partitioning in a tomato plant: one common assimilate pool? *Journal of Experimental Botany* **46**, 1025–1033. doi: 10.1093/jxb/46.8.1025

Huglin P (1986) 'Biologie et écologie de la vigne.' (Payot Lausanne: Switzerland)

Jaquinet A, Simon JL (1971) Contribution à l'étude de la croissance des rameaux de vigne. *Revue Suisse de Viticulture, d'Arboriculture et d'Horticulture* **3**, 131–135.

Johnson RS, Lakso AN (1986) Carbon balance model of a growing apple shoot: I. Development of the model. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **111**, 160–164.

Kang M, Evers J, Vos J, de Reffye P (2008) The derivation of sink functions of wheat organs using GREENLAB model. *Annals of Botany* **101**, 1099–1108. doi: 10.1093/aob/mcm212

Kliewer WM, Dokoozlian NK (2005) Leaf area/crop weight ratios of grapevines: influence on fruit composition and wine quality. *American Journal of Enology and Viticulture* **56**, 170–180.

Lauri PÉ, Kelner JJ (2001) Shoot type demography and dry matter partitioning. A morphometric approach in apple. *Canadian Journal of Botany* **79**, 1270–1273. doi: 10.1139/cjb-79-11-1270

Lauri PE, Térouanne E, Lespinasse JM, Regnard JL, Kelner JJ (1995) Genotypic differences in the axillary bud growth and fruiting pattern of apple fruiting branches over several years – an approach to regulation of fruit bearing. *Scientia Horticulturae* **64**, 265–281. doi: 10.1016/0304-4238(95)00836-5

Lebon E, Pellegrino A, Tardieu F, Lecoeur J (2004) Shoot development in grapevine (V*itis vinifera*) is affected by the modular branching pattern of the stem and intra- and inter-shoot trophic competition. *Annals of Botany* **93**, 263–274. doi: 10.1093/aob/mch038

Lebon E, Pellegrino A, Louarn G, Lecoeur J (2006) Branch development controls leaf area dynamics in grapevine (*Vitis vinifera*) growing in drying soil. *Annals of Botany* **98**, 175–185. doi: 10.1093/aob/mcl085

Lecoeur J, Guilioni L (1998) Rate of leaf production in response to soil water deficits in field pea. *Field Crops Research* **57**, 319–328. doi: 10.1016/S0378-4290(98)00076-8

Leyser O (2003) Regulation of shoot branching by auxin. *Trends in Plant Science* **8**, 541–545. doi: 10.1016/j.tplants.2003.09.008

Louarn G, Guedon Y, Lecoeur J, Lebon E (2007) Quantitative analysis of the phenotypic variability of shoot architecture in two grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.) *Annals of Botany* **99**, 425–437. doi: 10.1093/aob/mcl276

Luquet D, Dingkun M, Kim H, Tambour L, Clement-Vidal A (2006) *EcoMeristem*, a model of morphogenesis and competition among sinks in rice. 1. Concept, validation and sensitivity analysis. *Functional Plant Biology* **33**, 309–323. doi: 10.1071/FP05266

Marcelis LFM (1996) Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *Journal of Experimental Botany* **47**, 1281–1291.

Mathieu A, Cournède P-H, Barthélémy D, de Reffye P (2008) Rhythms and alternating patterns in plants as emergent properties of a model of interaction between development and functioning. *Annals of Botany* **101**, 1233–1242. doi: 10.1093/aob/mcm171

Miguel LC, Longnecker NE, Ma Q, Osborne L, Atkins CA (1998) Branch development in *Lupinus angustinofolius* L. I. Not all branches have the same potential growth rate. *Journal of Experimental Botany* **49**, 547–553. doi: 10.1093/jexbot/49.320.547

Miller DP, Howell GS, Flore JA (1997) Influence of shoot number and crop load on potted Chambourcin grapevines. II: Whole-vine vs. single-leaf photosynthesis. *Vitis* **36**, 109–114.

Minchin PEH, Lacointe A (2005) New understanding on phloem physiology and possible consequences for modelling long-distance carbon transport. *New Phytologist* **166**, 771–779. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01323.x

Naor A, Gal Y, Bravdo B (1997) Crop load affects assimilation rate, stomatal conductance, stem water potential and water relations of field-grown Sauvignon blanc grapevines. *Journal of Experimental Botany* **48**, 1675–1680.

Novoplansky A (1996) Hierarchy establishment among potentially similar buds. *Plant, Cell & Environment* **19**, 781–786. doi: 10.1111/j.1365-3040.1996.tb00415.x

Novoplansky A (2003) Ecological implications of the determination of branch hierarchies. *New Phytologist* **160**, 111–118. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00871.x

Ollat N, Gaudillière JP (1998) The effect of limiting leaf area during stage I of berry growth on development and composition of berries of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon. *American Journal of Enology and Viticulture* **49**, 251–258.

Pallas B, Louarn G, Christophe A, Lebon E, Lecoeur J (2008) Influence of intra-shoot trophic competition on shoot development in two grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.). *Physiologia Plantarum* **134**, 49–63. doi: 10.1111/j.1399-3054.2008.01100.x

Petrie PR, Trought MC, Howell GS (2000) Growth and dry matter partitioning of Pinot Noir (V*itis vinifera* L.) in relation to leaf area and crop load. *Australian Journal of Grape and Wine Research* **6**, 40–45. doi: 10.1111/j.1755-0238.2000.tb00160.x

Piller GJ, Meekings JS (1997) The acquisition and utilization of carbon in early spring by kiwifruit shoots. *Annals of Botany* **79**, 573–581. doi: 10.1006/anbo.1996.0382

Robin C, Hay MJM, Newton PCD, Greer DH (1994) Effect of light quality (red : far red ratio) at the apical bud of the main stolon on morphogenesis of *Trifolium repens* L. *Annals of Botany* **74**, 119–123. doi: 10.1006/anbo.1994.1101

Schultz HR (1992) An empirical model for the simulation of leaf appearance and leaf development of primary shoots of several grapevine (*Vitis vinifera* L.) canopy systems. *Scientia Horticulturae* **52**, 179–200. doi: 10.1016/0304-4238(92)90020-D

Schultz HR, Matthews MA (1988) Vegetative growth distribution during water deficit in *Vitis vinifera* L. *Australian Journal of Plant Physiology* **15**, 641–656. doi: 10.1071/PP9880641

Seleznyova AN, Stuart TD, Thorp GT (2008) Apple dwarfing rootstocks and interstocks affect the type of growth units produced during the annual growth cycle: precocious transition to flowering affects the composition and vigour of annual shoots. *Annals of Botany* **101**, 679–687. doi: 10.1093/aob/mcn007

Sprugel DG, Hinckley TM, Schaap W (1991) The theory and practice of branch autonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics* **22**, 309–334. doi: 10.1146/annurev.es.22.110191.001521

Ward PS, Leyser O (2004) Shoot branching. *Current Opinion in Plant Biology* **7**, 73–78. doi: 10.1016/j.pbi.2003.10.002

Wermelinger B, Koblet W (1990) Seasonal growth and nitrogen distribution in grapevine leaves, shoots and grapes. *Vitis* **29**, 15–26.

Yan HP, Kang MZ, De Reffye P, Dingkuhn M (2004) A dynamic, architectural plant model simulating resource-dependent growth. *Annals of Botany* **93**, 591–602. doi: 10.1093/aob/mch078

Yang Z, Midmore DJ (2005) Modelling plant resource allocation and growth partitioning in response to environmental heterogeneity. *Ecological Modelling* **181**, 59–77. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2004.06.023

Yin XY, Stam P, Kropff MJ, Schapendonk AHCM (2003) Crop modelling, QTL mapping, and their complementary role in plant breeding. *Agronomy Journal* **95**, 90–98.

Manuscript received 24 June 2008, accepted 17 November 2008

Annexes

Dans notre approche, les processus sont décomposés à l'aide d'un couple vitesse x durée. Nous avons seulement traité des relations existantes entre les durées de développement et l'intensité de la compétition trophique. Nous n'avons pas présenté les résultats pour les vitesses, car les résultats sont moins probants, principalement du fait de la plus grande difficulté à les estimer. Dans cette partie, un essai de quantification de l'effet du *Q/D* sur les vitesses de développement est exposé. La vitesse de développement est considérée comme constante pour chaque axe tout au long de son développement. Des analyses statistiques préliminaires réalisées par Louarn *et al.,* (2007), et confirmées dans nos expérimentations (données non montrées), ont montré qu'un formalisme utilisant une vitesse constante était celui qui s'ajustait le mieux aux données expérimentales. La vitesse de développement des axes est calculée par la pente de la régression linéaire entre le nombre de feuilles déployées et le temps thermique tout au long de la phase de production de feuilles par l'axe (*cf.* Chap.I.2).

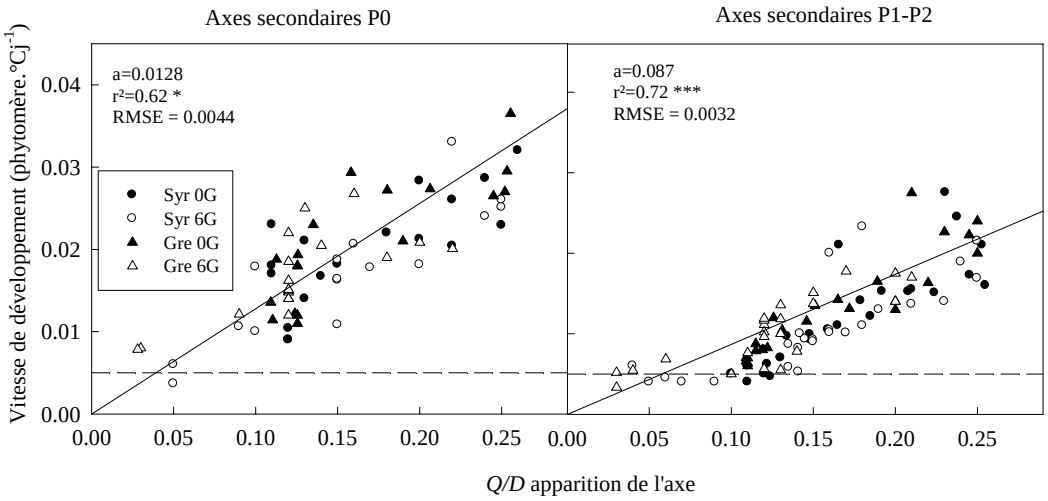


Figure II.13 : Vitesse moyenne de développement des axes secondaires au cours de leur développement en fonction des valeurs de *Q/D* à l'apparition de l'axe, pour les axes secondaires P0 (A) et pour les axes secondaires P1-P2 (B). *a* est le coefficient directeur de la droite de régression linéaire. *La ligne pointillée représente la valeur de vitesse de 0.005 phytomère.°Cj-1, en dessous de laquelle la vitesse de développement des axes peut être considérée comme quasi-nulle.*

Les relations existantes entre le *Q/D* à l'apparition de l'axe et la vitesse moyenne de développement de l'axe ont été analysées (Figure II.13). La date d'apparition de l'axe est déterminée par la date de débourrement de chaque axe. Les corrélations linéaires entre la vitesse de développement des axes et le *Q/D* à l'apparition de l'axe sont significatives ($P<0.05$) ($r^2=0.61$ et $r^2=0.72$ respectivement pour les axes secondaires P0 et P1-P2). Le coefficient directeur de la droite obtenue pour les axes secondaire

P0 est significativement supérieur à celui de la droite obtenue pour les axes secondaires P1-P2 (à P=0.05; F(1,78)=4.58).

Nous discuterons rapidement de ces résultats dans la partie suivante, lorsque nous exposerons les hypothèses régissant le simulateur du développement de la vigne.

Les valeurs des paramètres obtenues par inversion du modèle GreenLab pour les deux génotypes et les deux niveaux de charge en fruits sont donnés Tableau II.2.

Tableau II.2 : Valeurs des principaux paramètres obtenus par inversion du modèle GreenLab (*PA_k est l'âge physiologique)*

Nom des paramètres	Grenache N. 0G	Grenache N. 6G	Syrah0G	Syrah 6G
Production de biomasse				
R1	212	220	178	179
Sp_0	0.48	0.54	0.48	0.54
ta (GU)	60	60	60	60
Réserves				
M_r *(g)*	8.1	6.7	5.9	6.3
T_r *(GU)*	20	20	20	20
a	3.6	3.7	3.8	3.7
b	1.6	1.6	1.7	1.5
Force de puits *Po(k)*				
Limbes	PA_1=1 PA_2=0.51 PA_3=0.38	PA_1=1 PA_2=0.58 PA_3=0.43	PA_1=1 PA_2=0.53 PA_3=0.39	PA_1=1 PA2=0.51 PA_3=0.40
Entrenoeuds	PA_1=0.74 PA_2=0.55 PA_3=0.52	PA_1=0.66 PA_2=0.53 PA_3=0.42	PA_1=0.86 PA_2=0.66 PA_3=0.51	PA_1=0.88 PA_2=0.65 PA_3=0.49
Pétiole	PA_1=0.17 PA_2=0.09 PA_3=0.09	PA_1=0.14 PA_2=0.11 PA_3=0.10	PA_1=0.14 PA_2=0.08 PA_3=0.07	PA_1=0.12 PA_2=0.07 PA_3=0.06
Fruits 1		68		42
Fruits 2		206		153
Fonction de variation *fo(k)*				
Limbes				
T_{exp} *(GU)*	20	20	20	20
a	2.8	2.0	2.7	2.6
b	3.5	2.4	2.0	1.8
Entrenoeuds				
T_{exp} *(GU)*	14	14	14	14
a	2.1	2.0	2.7	2.0
b	4.4	4.3	5.2	4.8
Pétiole				
T_{exp} *(GU)*	20	20	20	20
a	2.5	3.3	3.3	3.2
b	2.6	3.3	1.9	1.7
Fruits 1				
E (GU)		20		20
T_{exp} *(GU)*		29		31
a		3.8		3.9
b		5.0		5.0
Fruits 2				
E (GU)		45		45
T_{exp} *(GU)*		25		25
a		2.9		3.0
b		5.0		4.9
Allométrie				
$SLW\ (g.cm^{-2})$	0.010	0.010	0.009	0.009
Croissance secondaire				
$P_{cII,0}$	0.12	0.08	0.08	0.06
λ	0.76	0.81	0.66	0.81
$p_{cII}(k)$	PA_1=1 PA_2=0.86 PA_3=0.56	PA_1=1 PA_2=0.81 PA_3=0.61	PA_1=1 PA_2=0.91 PA_3=0.43	PA_1=1 PA_2=0.88 PA_3=0.42

CHAPITRE III. Développement d'un modèle intégrant des interactions entre le développement de la plante, la compétition trophique et l'environnement

CHAPITRE III. Développement d'un modèle intégrant des interactions entre le développement de la plante, la compétition trophique et l'environnement

1 Couplage d'un modèle de développement et d'un modèle d'allocation de la biomasse…….…….. 116

1.1 Introduction et objectifs……..... 116
1.2 Nouvelles règles implémentées dans le simulateur GreenLab-vigne……... 118
1.2.1 Vision phénologique……..... 118
1.2.2 Vision carbone……. 119
1.2.3 Vision hydrique……... 120

2 Un modèle stochastique de croissance de la vigne comprenant des interactions entre l'environnement, la compétition trophique et le développement de la plante…. **122**

Manuscrit 3 : A stochastic growth model of grapevine development with full interaction between environment, trophic competition and plant development ……. 124

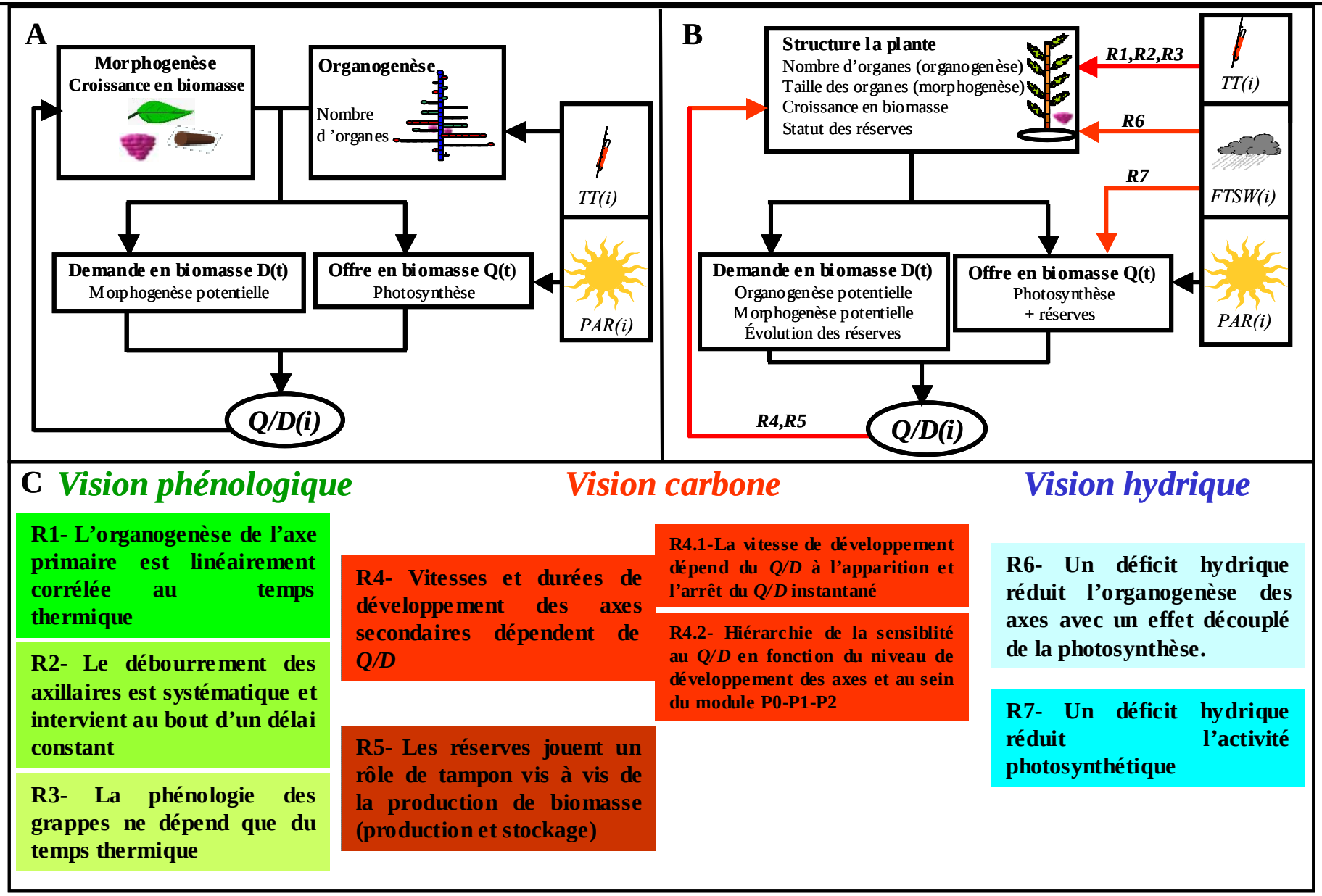


Figure III.1 : Nouvelles règles implémentées dans le simulateur.

A. Représentation schématique de la structure du modèle utilisé Chapitre II. B. Représentation schématique de la structure du simulateur GreenLab-Vigne. *Les flèches en rouge sont les nouvelles relations implémentées dans le modèle.* C. Règles associées aux nouvelles hypothèses de modélisation implémentées dans le modèle.

1 Couplage d'un modèle de développement et d'un modèle d'allocation de la biomasse

1.1 Introduction et objectifs

Les résultats des chapitres I et II indiquent que :

- la compétition trophique affecte principalement l'organogenèse des axes secondaires.
- le mode de représentation des flux de biomasse dans le modèle GreenLab est pertinent pour évaluer le niveau de compétition trophique et pour simuler les processus de morphogenèse et de croissance en biomasse des organes tout au long du développement de la plante.

Cependant, l'absence de rétroaction entre les indicateurs de la compétition trophique dans le modèle GreenLab et l'organogenèse des axes (*cf.* Chap.II), rend impossible la simulation du développement de la plante dans des conditions expérimentales contrastées, notamment avec différentes charges en fruit. L'approche de modélisation présentée au chapitre II est adaptée pour calculer à posteriori les flux de biomasse dans une plante où les processus d'organogenèse des axes sont connus et sont des variables d'entrée du modèle. Dans le modèle GreenLab tel qu'il a été utilisé sur la vigne (Figure III.1.A) aucune rétroaction n'existe entre l'état trophique de la plante (*Q/D*) et l'activité organogénétique des axes. Le rapport *Q/D*, module les processus de morphogenèse et de croissance en biomasse des organes alors que la température, au travers du temps thermique, détermine seule l'ensemble des processus d'organogenèse. L'intensité de la compétition trophique (*Q/D*) est également modulée par l'environnement. L'environnement joue directement sur le *Q/D* au travers de la quantité de rayonnement photosynthétiquement actif et de l'offre en biomasse. La température qui détermine le nombre d'organes se développant et, ainsi, la demande totale en biomasse de la plante module aussi le *Q/D*. Aucun effet de l'état hydrique de la plante n'est pris en compte dans ce modèle que ce soit sur l'offre en biomasse ou sur l'organogenèse.

Des approches de modélisation intégrant une rétroaction dynamique de l'état trophique sur l'organogenèse de la plante et qui utilisent les bases du modèle GreenLab se sont révélées concluantes (Mathieu *et al.,* 2008 & 2009). Cependant, celles-ci sont restées théoriques, sans confrontation réelle à des résultats expérimentaux et sans prise en compte des variables environnementales.

L'objectif de cette partie est de proposer un simulateur du développement de la vigne permettant de rendre compte du développement de la plante dans des situations variées incluant des contraintes environnementales. Ce simulateur devra coupler : (i) le modèle d'allocation de biomasse GreenLab et les indicateurs de la compétition trophique qui en résultent avec (ii) l'automate de développement végétatif et reproducteur du rameau de vigne (*cf.* Chap.II). La prise en compte du déficit hydrique édaphique est primordiale lorsqu'on s'intéresse à la vigne. En effet, dans la plupart des vignobles, le déficit hydrique édaphique est récurrent et il fait partie intégrante du mode de conduite de cette culture. Il est proposé, également, de prendre en compte le comportement des parties pérennes et des réserves de biomasse qu'elles contiennent. Leur rôle de « tampon » vis à vis de la production de biomasse est capital. Les flux de biomasse entrant et sortant des parties pérennes seront modélisés tout au long du développement de la plante pour permettre dans une deuxième étape de réaliser des simulations à des pas de temps pluriannuels. Ces évolutions constituent une étape vers la possibilité d'évaluer la pérennité des systèmes de production.

La nouvelle version du modèle (Figure III.1.B) devra donc prendre en compte les résultats expérimentaux des parties précédentes et ceux de la littérature : (i) l'activité organogénétique des axes dépend à la fois du *Q/D* et du temps thermique, (ii) l'état hydrique de la plante affecte l'organogenèse des axes et l'activité photosynthétique (Lebon *et al.,* 2006), (iii) les parties pérennes jouent un rôle de tampon vis à vis de la production de biomasse (Castellan-Estrada, 2001). Dans cette nouvelle version, trois moteurs principaux du développement de la plante ont ainsi été mis en exergue, le temps thermique, le statut carboné de la plante (*Q/D*) et le niveau de déficit hydrique ressenti par la plante (*FTSW*). Les nouvelles relations implémentées dans le modèle ont été regroupées en sept règles qui seront explicitées par la suite (Figure III.1.C). Dans la partie 1.2, ce sont les principales hypothèses de ces règles qui sont présentées. La structure complète du modèle et les équations qui le régissent seront présentées dans le partie 2 de ce chapitre.

1.2 Nouvelles règles implémentées dans le simulateur GreenLab - vigne

1.2.1 Vision phénologique

Les résultats présentés dans les parties précédentes indiquent que l'organogenèse de l'axe primaire et le débourrement des axillaires sont des phénomènes sous le contrôle quais-exclusif de la température et indépendants de la compétition trophique. Deux règles (R) ont ainsi été implémentées dans le simulateur (Figure III.1.C) :

R1: la vitesse d'apparition des phytomères sur l'axe primaire est constante tout le long du développement de la plante.

R2 : le débourrement des axillaires est automatique et intervient après un délai constant (environ 150°Cj) après l'apparition du phytomère de l'axe primaire qui le porte.

L'absence de sensibilité de ces deux phénomènes à la compétition trophique indique une forte capacité d'attraction de biomasse de la part du méristème de l'axe primaire. Des études ont aussi montré (Petrie *et al.,* 2000) la forte capacité de mobilisation des assimilats provenant des réserves permettant le maintien de l'activité organogénétique de l'axe primaire dans des situations où la production photosynthétique est nulle (R5). Seul un déficit hydrique sévère (Pellegrino *et al.,* 2005 ; Lebon *et al.,* 2006) réduit l'activité organogénétique de l'axe primaire (cf § 1.2.3, R6). Par contre le débourrement des axillaires reste un phénomène automatique et le délai l'apparition du phytomère reste constant quel soit le niveau de déficit hydrique.

Les résultats présentés dans ce travail et confirmés par des études précédentes (Pellegrino *et al.,* 2008) ont montré que l'évolution temporelle des stades phénologiques des grappes est un phénomène peu sensible aux variations de l'état trophique et/ou hydrique de la plante (Ojeda *et al.,* 2001 ; Dai, 2009). Les dates « thermiques » de franchissement des stades sont constantes et connues pour chaque génotype (Huglin, 1986 ; Chuine *et al.,* 2004). On en déduit une nouvelle règle (Figure III.1.C):

R3 : l'évolution de la phénologie des grappes et les différentes phases de développement qui en résultent (Ollat *et al.,* 2002) sont uniquement liées au temps thermique.

1.2.2 Vision carbone

Au vu des résultats précédents, il est apparu que l'état trophique de la plante affecte l'organogenèse des axes secondaires (Figure III.1.C):

R4 : les flux de carbone entre les organes et la compétition trophique qui en résulte modulent à la fois les vitesses et les durées de développement des axes secondaires.

R4 est déclinée en deux sous règles (R4.1 et R4.2) pour rendre compte des variations des différentes relations existantes entre les vitesses et les arrêts de développement et la compétition trophique suivant les axes. Concernant la durée de développement des axes, leur date d'apparition des axes est un phénomène ne dépendant que de la température (*cf.* § 1.2.1) alors que leur arrêt de développement est fortement corrélé au niveau de contrainte trophique à l'arrêt de l'axe (*cf.* Chap.II.2). Les résultats à notre disposition pour étudier ces relations entre la compétition trophique et la vitesse de développement sont moins probants que ceux pour les arrêts. Il semble toutefois que la vitesse de développement des axes secondaires soit essentiellement déterminée par la compétition trophique au moment de l'apparition de l'axe (Figure II.13). Ces résultats soulignent une absence ou un faible niveau de variation de la vitesse de développement de chaque axe secondaire durant la phase de production de nouveaux phytomères. Cette hypothèse de « l'impact initial » est soutenue par d'autres résultats expérimentaux sur la vigne (Louarn, 2005). Sur d'autres espèces, Novoplansky (1996 & 2003) a souligné également que la vitesse de développement de chaque axe serait déterminée précocement en fonction de l'état trophique de la plante lorsque l'axe apparaît. On en déduit donc (Figure III.1.C):

R4.1 : la vitesse de développement des axes secondaires dépend du *Q/D* à l'apparition de l'axe et l'arrêt de développement dépend du *Q/D* lorsque l'axe s'arrête.

Dans la partie précédente une double hiérarchie, relative à la taille des axes et à leur type a été également mise en évidence (*cf.* Chap.II.2) (Figure III.1.C):

R4.2 : (i) les axes secondaires P0 sont moins sensibles à la compétition trophique que les axes secondaires P1-P2 et (ii) pour l'arrêt de développement, les axes secondaires les plus développés sont les moins affectés par la compétition trophique.

Les résultats expérimentaux sur le comportement des réserves sont assez rares car ils sont plus coûteux expérimentalement. Cependant, au vu de la littérature disponible (Petrie *et al.,* 2000), on observe que (Figure III.1.C):

R5 : les réserves ont un rôle capital en tant que tampon vis à vis des fluctuations rapides de la production de biomasse par le rameau.

Du débourrement jusqu'à floraison, une forte mobilisation de la biomasse depuis les réserves permet de pallier le déficit de production de biomasse pendant la phase d'hétérotrophie du développement du rameau (Galet, 1993). L'utilisation du modèle GreenLab en tant que solveur a permis de quantifier les durées de relargage de réserves ainsi que les quantités mobilisées. Au vu de la littérature, en dehors de la période « débourrement - floraison », une mobilisation importante de réserves peut également avoir lieu lorsque le niveau de compétition trophique devient important durant développement des grappes et de l'axe primaire (Keller *et al.,* 1995 ; Petrie *et al.,* 2000). Enfin, au cours du développement de la plante, en situation trophique favorable, une part « quasi-constante » (Pallas, 2006 ; données non montrées) de la biomasse produite par la photosynthèse serait allouée aux parties pérennes.

1.2.3 Vision hydrique

Aucun travail expérimental sur le déficit hydrique n'a été conduit lors de cette étude. L'intégration du déficit hydrique dans le simulateur s'appuie sur des travaux précédents et, pour l'essentiel, sur les résultats des expérimentations conduites par Lebon *et al.,* (2006). Dans ces expérimentation, les plantes de vignes ont été cultivées avec des modes de conduite et avec des génotypes similaires à ceux utilisés dans cette étude. Des plantes dont un seul rameau avait été maintenu ont été soumises à différents niveaux de contraintes hydriques. Une réponse graduelle de la plante au déficit hydrique estimé par la fraction d'eau transpirable du sol (*FTSW*) a été mise en évidence. Les processus affectés sont le développement de la plante et les échanges gazeux (Figure I.16). Au niveau des échanges gazeux, l'occurrence du déficit hydrique se manifeste par une réduction de la conductance stomatique qui entraîne une diminution de l'activité photosynthétique. Pour prendre en compte cette réponse une nouvelle règle a donc été implémentée (Figure III.1.C):

R6 : un déficit hydrique réduit l'activité photosynthétique de la plante.

Dans le modèle cette règle a été directement intégrée par une courbe de réponse de la *RUE*[1] à la *FTSW*.

Lebon *et al.* (2006) ont aussi mis en évidence une réduction de l'organogenèse des axes en réponse au déficit hydrique édaphique. Ils ont montré que l'effet du déficit hydrique sur l'organogenèse des axes est découplé de l'effet sur la photosynthèse soulignant sans doute la présence d'une signalétique non trophique (Sobeih *et al.,* 2004). Cette réduction de l'organogenèse des axes a essentiellement été observée pour les vitesses de production des phytomères plus que pour les arrêts de développement. Dans cette nouvelle version du modèle, comme observé par Lebon *et al.* (2006), l'ensemble des axes secondaires, indépendamment de leur niveau de développement et de leur type, sont affectés de manière identique par le déficit hydrique édaphique, confortant également l'hypothèse de l'existence d'une signalétique non trophique. Par contre l'organogenèse de l'axe primaire est apparue moins affectée que celle des axes secondaires. On peut donc en déduire la règle 7 (Figure III.1.C):

R7 : Un déficit hydrique réduit l'organogenèse des axes secondaires. Le niveau de réduction est identique pour tous les axes quel que soit leur type et leur niveau de développement. L'organogenèse de l'axe primaire est relativement moins affectée.

Dans cette nouvelle version du modèle, la vitesse de développement des axes secondaires dépend des valeurs du *Q/D* à l'apparition des axes (*cf.* § 1.2.2). De ce fait pour les axes secondaires c'est donc les valeurs des paramètres des équations reliant la vitesse de développement au *Q/D* qui varient en fonction de la *FTSW* (Figure II.13)

Aucun effet non trophique du déficit hydrique sur la morphogenèse des organes n'a été implémenté dans le modèle. Pourtant ces effets sont bien connus et bien renseignés. Ils sont essentiellement liés à une diminution de l'extensibilité pariétale en réponse au déficit hydrique (Cosgrove, 2005 ; Bouchabké *et al..,* 2006). Il s'agit pour l'instant d'un choix délibéré de simplification. Les variations observées de la morphogenèse des feuilles n'expliqueraient que 10% de la variabilité observée de la surface foliaire totale de la plante en situation de déficit hydrique (Lebon *et al.,* 2006). De plus, les résultats expérimentaux à notre disposition ne permettent pas de découpler les effets trophiques et non-trophiques du déficit hydrique sur la morphogenèse des organes.

[1] RUE : radiation use efficiency ($g.mol^{-1}$); équivalent de l'efficience biologique de conversion du rayonnement intercepté en biomasse de l'équation de Monteith (ε_b) (*cf.* Chap.I.1).

2 Un modèle stochastique de croissance de la vigne comprenant des interactions entre l'environnement, la compétition trophique et le développement de la plante.

Dans cette partie, les formalismes et les équations de base du simulateur « GreenLab - vigne » sont présentés. Le nouveau simulateur est un modèle complet simulant le développement de la vigne en fonction de l'état trophique de la plante et de l'environnement (*T°C*, *PAR*, *FTSW*). Les résultats des simulations ont été confrontés à des données expérimentales recueillies au cours de ce travail de thèse pour juger de la pertinence de ce modèle. Une analyse de sensibilité réalisée sur les variables environnementales d'entrée complète cette approche. Cette partie a été acceptée en tant que communication orale au congrès PMA 2009 (Plant Growth Modelling, Simulation, Visualization and their Applications), qui aura lieu en Novembre 2009.

Résumé en français

Le développement de la vigne est déterminé par de nombreux facteurs environnementaux dont les effets sont modulés par la structure topologique complexe du rameau. Les relations trophiques entre les organes des différents axes semblent être le principal déterminant qui contrôle l'organogenèse des axes dans des environnements fluctuants. Dans cette étude une nouvelle approche de modélisation basée sur les formalismes du modèle GreenLab a été développée. Dans cette approche, l'organogenèse des axes est contrôlée par des relations stochastiques entre l'organogenèse des axes et le niveau de compétition trophique. Des relations entre l'état trophique de la plante et les processus de développement ont aussi été implémentées. Le modèle a été validé à l'échelle des organes et des axes pour une large gamme de rayonnement photosynthétiquement actif, de température et de niveau de contrainte trophique. La pertinence des simulations du développement des plantes offertes par ce modèle permet de croire en sa capacité à analyser plus finement les rétroactions entre le développement de la vigne et les variables environnementales pour améliorer les pratiques culturales existantes.

A stochastic growth model of grapevine with full interaction between environment, trophic competition and plant development.

Benoît Pallas
Ecole Centrale de Paris
pallas@supagro.inra.fr

Cédric Loi
Ecole Centrale de Paris
cedric.loi@ecp.fr

Angélique Christophe
INRA-UMR LEPSE
christop@supagro.inra.fr

Paul-Henry Cournède
Ecole Centrale de Paris
paul-henry.cournede@ecp.fr

Jérémie Lecoeur
Montpellier-SupAgro
jeremie.lecoeur@supagro.inra.fr

Abstract

Grapevine development is mainly determined by environmental factors whose effects are modulated by its complex topological structure. The trophic relationships between all the organs of the different axes appear to be the main underlying process which drive axis organogenesis in fluctuating environment. A new modelling approach is proposed based on GreenLab formalism in which axis organogenesis is controlled by stochastic processes according to trophic competition between the different axes. In this model, a water budget was also implemented to account for the effects of water depletion. The model was validated at organ and axis scales on a large range of environmental conditions in terms of photosynthetic active radiation, temperature and soil water supply. The efficiency of the model to simulate plant development at a detailed scale proved its ability to further analyse of the retroactions between plant development and the different environmental variables in order to improve crop management.

1 Introduction

Grapevine development is mainly determined by environmental factors such as temperature (through thermal time [1]) and abiotic stresses (e.g. soil water deficit [2]). Moreover, the source-sink relationships during plant development also modulate the vegetative and reproductive development [1], in relation with changes in trophic competition inside the plant [3]. The effects of all these factors on plant development have resulted in the development of diverse agronomic practices, such as pruning [4] or irrigation [5]. However, to improve these practices and increase our understanding of plant development in contrasting environments, modeling approaches appear useful and complementary to experiments.

Grapevine shoot is a modular branching system, with one primary axis and many secondary axes organized into a structure of three successive phytomer types (P0, P1 and P2). P0 phytomer bear no tendril or cluster. Phytomers bearing one tendril or cluster are classified as P1 or P2 phytomers depending on their positions with respect to the previous P0 phytomer [1]. Temperature determines the potential organogenesis of the axes [1], and trophic competition modulates their development [1]. The impact of trophic competition on axis organogenesis varies according to the type of axis. Primary axis appears almost insensitive to trophic competition. Secondary axes born by P0 phytomers are less affected than the ones born by P1 or P2 phytomer [1]. Soil water deficit reduces the photosynthetic activity of the plant [2] and in this way tends to have the same effect on plant development as an increase in trophic competition. Futhermore, soil water deficit also induces a signaletic regulation, which leads to reduce the potential organogenesis of the axes [6].

A model taking into account the effects of temperature and soil water deficit on shoot development have been proposed [2]. Besides, a first attempt to describe biomass fluxes in grapevine was made with GreenLab model [3]. This model proved effective for analyzing the relationships between plant functioning and plant development. However, in this approach, plant organogenesis was fixed and defined with no retroaction between trophic competition and organogenesis. Thus, it did not allow simulating the plant development in fluctuating environments. A formalization of the interactions between plant organogenesis and plant functioning in GreenLab model has been already done [7]. But these studies were purely theoretical with no confrontation with plant measurements. We propose in the present study, a new version of the grapevine model with stochastic organogenetic rules and probability distribution linked to temperature, trophic competition and water plant status. To assess pluriannual simulations this model includes reserve mobilization and storage. The results

of the simulation of the model were compared to experimental data collected on two cultivars 'Syrah' and 'Grenache N.' submitted to different levels of photosynthetic active radiation (PAR) and soil water status (FTSW).

2 Materials and methods

2.1 Model description

General structure. GreenLab is a model which aims to calculate at each time step of the model total assimilate supply (*Q*) and organ demand (*D*). In GreenLab the *Q/D* ratio was observed to be an adequate indicator of plant trophic status [7]. The aims of this present version was to input in the model relationships between *Q/D* values at each growth cycle and organogenesis processes. Moreover, the influence of the plant water status on both organ demand and assimilate supply was also implemented in this version (Fig. 1).

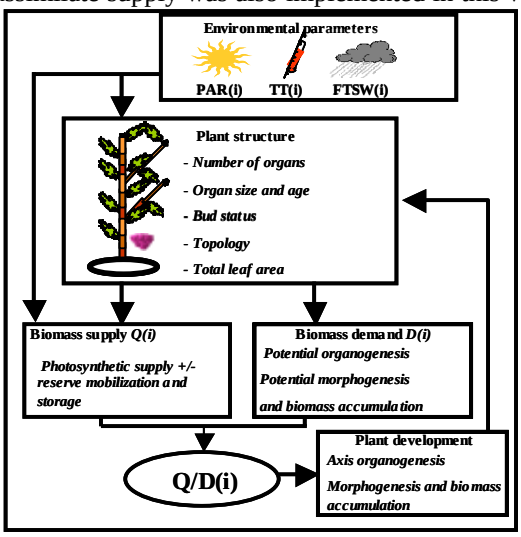


Figure 1 : General structure of the model and method of calculation of *Q* and *D*.

Plant topology. Grapevine shoot is composed of primary and secondary axes. The secondary axes can be separated into two types of axis depending on their observed behaviour [1]. Thus, three orders of physiological ages are implemented in the model, respectively for primary axis, P0 secondary axes and P1-P2 secondary axes (i.e. secondary axes born respectively by P0 or P1-P2 phytomers). On all the axes, the P0 phytomers bear no tendril or cluster, and the P1-P2 phytomers bear a tendril or a cluster [1]. As previously observed, the succession sequence in all the axes is repetitive (P0-P1-P2) excepted at the base of the primary axis (corresponding to the preformed part of the shoot). In this zone the succession of the phytomers is disturbed and a consensus sequence corresponding to the sequence with the greatest probability [8] observed in natural conditions is forced in the model for both cultivars as follows:

P0-P0-P0-P0-P1-P2-P0-P0-P1-P2-(P0-P1-P2)… **(1)**

The clusters, if present in the plant, are located on the two first phytomers P1 and P2 on the primary axis. At most two clusters are able to develop on each shoot [1].

Primary axis organogenesis. In well watered condition, the leaf appearance rate on the primary axis was observed to be constant even in situation of severe trophic competition and equal to $0.044\ phytomer.Cd^{-1}$ [1][8]. This trend allows considering, when there is no water deficit, a constant time step of the model (D_{gc}) equal to the rhythm of phytomer appearance on the primary axis (23°Cd). Preliminary studies emphasized the fact that the development does not end in absence of water deficit, even in situation of high level of trophic competition [3]. Thus, in the model, the organogenesis of the primary axis continues with the same leaf appearance rate as long as *Q(i)* is not equal to 0.

Secondary axis organogenesis. Five development states of the axillary buds are considered in the model (Fig. 2). In state 0 the bud has not broken out, in state 0-1 the bud has broken out and is in a transition phase called 'lag period' during which it is not able to produce a leaf. When the bud becomes active three events can occur at each development stage, the bud may produce a leaf (state 1-1), may stay quiescent (state 1) or may die (state 1-0).

In the current version of the model, the probability of budburst occurrence (P_b) (transition from state 0 to state 0-1), is set to 1 except for the two first axillary buds for which P_b is set to 0 [8]. Note that these probabilities are fixed in the model at the beginning of plant development and do not change during plant development. The transition from state 0-1 to state 1 systematically occurs after a constant lag period (d_l). Thus, an axillary bud of insertion rank *j* on the primary axis, which has broken up, becomes active at the growth cycle $j+d_l$ with d_l generally equal to *6 GC*. [8] When a bud becomes active, P_e corresponds to the probability of an axillary bud to die, P_p corresponds to the probability of an axillary bud to produce a leaf and $1-P_p$ to its probability to stay alive without producing new leaves (i.e. quiescent).

In previous studies [1][8], differences between leaf appearance rate of P0 secondary axes and P1-P2 secondary axes were observed. Moreover, the leaf appearance rate of the different axes was roughly constant during their development and depended on the trophic competition at their appearance which is represented by *Q(i)/D(i)* (called afterwards *Q/D*). This formalism is implemented in the model by considering that P_p depends on the type of secondary axis (i.e physiological age) (*k*) and on the value of *Q/D* when the axillary bud becomes active. The probability of a secondary axis of insertion rank *j* and of type *k* ($P_p(j,k,i)$) to produce leaf (state 1-1) at growth cycle *i* is thus implemented in the model.

$$P_p(j,k,i) = c_p(k).\left(\frac{Q(j+d_l)}{D(j+d_l)}\right) \quad \textbf{(2)}$$

A consistent correlation between the rate of secondary axes which ended their development (T_e) and the *Q/D* values at the corresponding growth cycle (*i*) was observed in previous studies [3]. The sensitivity of secondary axes to trophic competition also depended on the number of leaves on the corresponding axis (*c*) and on the type of secondary axis (i.e physiological age) (*k*). Thus, in the model the probability of a secondary axis of type *k*, with number of leaves *c*, of insertion rank *j*, to die at the growth cycle *i* ($P_e(j,k,c,i)$) is expressed according to the predicted rate of end of development of secondary axes of type *k* and of number of leaves *c* at growth cycle *i* ($T_e(k,c,i)$) as follows [3]:

$$\begin{cases} \text{if} \quad (1-T_e(k,c,i)).N_{II}(k,c,i) < N_{II,p}(k,c,i) \\ \quad P_e(j,k,c,i) = \left(\dfrac{N_{II,p}(k,c,i) - N_{II}(k,c,i).(1-T_e(k,c,i))}{N_{II,p}(k,c,i)}\right) \\ \text{if} \quad (1-T_e(k,c,i)).N_{II}(k,c,i) \geq N_{II,p}(k,c,i) \\ \quad P_e(j,k,c,i) = 0 \end{cases} \quad \textbf{(3)}$$

with $N_{II}(k,c,i)$ the total number of secondary axes of type k, with a number of leaves c at growth cycle i. $N_{II,p}(k,c,i)$ is the potential number of secondary axes calculated by considering that no new axillary bud died (state 1-0) at growth cycle i.

With [4]:

$$T_e(k,c,i) = 1 - \frac{1}{1+\exp\left[\dfrac{-\dfrac{Q(i)}{D_p(i)} + a_e(k,c)}{b_e(k,c)}\right]} \quad \textbf{(4)}$$

with $D_p(i)$ the potential demand for biomass, calculated by considering that no new axillary bud died (state 1-0) at growth cycle i.

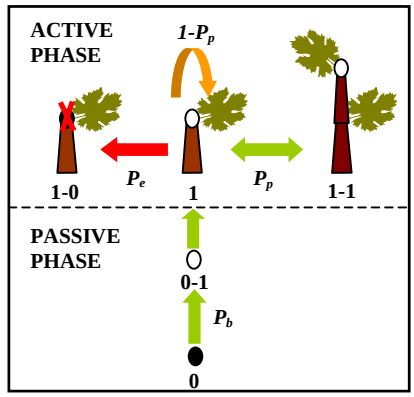


Figure 2: Different states of the axillary buds and transition probabilities.

Photosynthetic production. The photosynthetic production of biomass at each growth cycle (*GC*) *i* ($Q_p(i)$) is implemented in the model using a Beer-Lambert law production function, previously used for grapevine [3] as follows:

$$Q_p(i) = PAR(i).Sp.RUE(i).\left[1-\exp\left(\frac{-k.S(i)}{Sp}\right)\right] \quad \textbf{(5)}$$

with PAR(i), the photosynthetic active radiation at each growth cycle ($mol.m^{-2}.GC^{-1}$), Sp, the projected leaf area (m^2), RUE(i) the radiation use efficiency at growth cycle i ($g.mol^{-1}.m^{-2}$), S(i), the total leaf surface at growth cycle i (m^2) and k the extinction coefficient for the Beer Law.

Reserve behaviour. During the 'heterotrophic' phase of plant development, from budburst to flowering [9], biomass from reserve may be mobilized. The initial biomass ($Q_{r,ini}$) of reserve is an input of the model at the beginning of plant development. A parameter β_h describes the part of non-strutural reserve biomass available for shoot development [10]. The time course of reserve mobilization is modelled with a beta function ($f_r(i)$), and a duration of biomass reserve mobilization ($T_r(i)$). At each growth cycle *i* the quantity of biomass in the reserve ($Q_r(i)$) is calculated as follows:

$$Q_r(i) = Q_r(i-1) - f_r(i).\beta_h.Q_{r,ini} \quad \textbf{(6)}$$

During the 'autotrophic' phase (from flowering to maturity) reserve 'storage' and 'mobilization' can both occur [9].

Reserve 'storage' occurs when:

$$Q_p(i) > r \quad \textbf{(7)}$$

Reserve 'mobilization' occurs when:

$$Q_p(i) \leq r \quad \textbf{(8)}$$

with c ($g.GC^{-1}$), an input parameter of the model.

Which could be simplified for young plant [8][10] to $r=0$.

When reserve 'storage' occurs, the part of biomass allocated to the reserve is estimated from an allometric relationship combining the photosynthetic production to the reserve biomass. A parabolic function is implemented.

$$Q_r(i) = Q_r(i-1) + a.Q_p(i)^2 + b.Q_p(i) \quad \textbf{(9)}$$

When reserve 'mobilization' occurs, a parameter β_a, accounts for the part of biomass that may be mobilizable from the reserve [10]. This parameter allows to estimate the initial available biomass of reserve when the mobilization of reserve begins (during the autotrophic phase), at growth cycle z. The fraction of biomass (μ) that may be mobilized from reserve is considered as constant at each growth cycle. Consequently, we can estimate the quantity of available ($Q_{r,a}(i)$) and total ($Q_r(i)$) reserve biomass as follows:

$$Q_{r,a}(i) = \begin{cases} \beta_a.Q_r(z).(1-\mu.(i-z+1)) & if \quad Q_{r,a}(i-1) > 0 \\ 0 & else \end{cases} \quad \textbf{(10)}$$

$$Q_r(i) = \begin{cases} Q_r(i-1) - \mu.\beta_a.Q_r(z) & if \quad Q_{r,a}(i-1) > 0 \\ Q_r(i-1) & else \end{cases} \quad \textbf{(11)}$$

with z, the growth cycle when reserve mobilization begins.

Biomass allocated to the non-perenial organs (*Q*). The combination between photosynthetic production and reserve behaviour allows to calculate the part of biomass allocated to the shoot ($Q(i)$). To take into account the part of reserve biomass mobilized from the reserve and really converted into biomass for shoot development a parameter α is implemented in the model [11]

In the 'heterotrophic' phase of plant development:

$$Q(i) = Q_p(i) + \alpha.f_r(i).\beta_h.Q_{r,ini} \quad \textbf{(12)}$$

In the 'autotrophic' phase of plant development.

$$\begin{cases} if \quad Q_p(i) > r \\ \quad Q(i) = (1-b)Q_p(i) - aQ_p(i)^2 \\ if \quad Q_p(i) \le r \\ \quad Q(i) = \begin{cases} Q_p(i) + \alpha.\mu.\beta_a.Q_r(z) & if \quad Q_{r,a}(i-1) > 0 \\ 0 & else \end{cases} \end{cases} \quad \textbf{(13)}$$

Biomass allocation between non-perenial organs. In the model biomass allocation processes are separated in two phases, the first phase is a phase of biomass allocation for each growth process (organ expansion, and secondary growth) and the second phase is a phase of allocation between the different organs.

Demand for organ expansion is calculated as already proposed in the GreenLab model [7]. Each organ (o) for each physiological age (k) is defined using a sink strenght ($P_o(k)$), and a beta law function depending on its chronological age (n) ($f_o(n)$) and identical for all the physiological ages. For clusters, two phases of development exist, one from flowering to veraison and the other one from veraison to maturity [12]. Therefore two sink strenghts with their own associate beta function are implemented in the model. The total demand for organ expansion at the growth cycle i ($D_{exp}(i)$) is thus defined by:

$$D_{\exp}(i) = \sum_k \sum_0 P_o(k).\sum_n f_o(n).N_o(n,k,i) \quad \textbf{(14)}$$

where $N_o(n,k,i)$ is the total number of organs of type o, physiological age k and chronological age n in the plant at growth cycle i.

The total demand for secondary growth at growth cycle i ($D_s(i)$) is implemented in the model, according to the total number of leaves ($N_l(i)$) and using a constant sink strenght (P_s).

$$D_s(i) = P_s.N_l(i) \quad \textbf{(15)}$$

Thus the total biomass demand ($D(i)$) of the shoot at each growth cycle i can be expressed by [13]:

$$D(i) = D_{\exp}(i) + D_s(i) \quad \textbf{(16)}$$

The part of biomass allocated to organ expansion (Q_{exp}) and secondary growth (Q_s) is calculted as a function of the total demand:

$$Q_{\exp}(i) = D_{\exp}(i).\frac{Q(i)}{D(i)} \quad \text{and} \quad Q_s(i) = D_s(i).\frac{Q(i)}{D(i)} \quad \textbf{(17)}$$

The biomass allocated to each organ for its expansion ($\Delta q_o(n,k,i)$) is given by:

$$\Delta q_o(n,k,i) = P_o(k).f_o(n).\frac{Q_{\exp}(i)}{D_{\exp}(i)} \quad \textbf{(18)}$$

The biomass allocated for secondary growth of the different internode is implemented according to the formalism previously proposed [13], using a flexible submodel of allocation with two modes of allocation,

one based on the pipe model theory and the second based on a uniform allocation. In the first mode, the biomass allocated for secondary growth of each internode is calculated according to the surface of active leaves above it in the plant topology. In the second mode the surface above the internode is not considered and all the leaves participate equally to secondary growth. The two models are combined with a parameter λ [13].

Organ sizes are calculated with allometric relationships between organ masses and sizes. For leaves, individual leaf area ($S_j(i)$) at each growth cycle is calculated, using a specific leaf weight ($SLW(i)$) which was observed, in previous studies, to be highly correlated to the photosynthetic active radiation ($PAR(i)$) [14].

$$S_j(i) = q_{l,x}(i) / SLW(i) \quad \textbf{(19)}$$

$$With \ SLW(i) = a_l.PAR(i) + b_l \quad \textbf{(20)}$$

Where $q_{l,j}(i)$ is the biomass of the leaf x at growth cycle i.

Influence of water status on plant development. The effect of soil water deficit on axis organogenesis was observed to be independent from the decrease in global photosynthetic activity [2][6], due to hormonal signaletic mainly related to ABA influx from roots [6]. However the observed decrease in axis organogenesis depended on the type of axis. Primary axis was less affected than secondary axes, and the different secondary axes (P0 or P1-P2) were affected to the same extend. Thus, as previous observed [2], the water status dependence of the leaf appearance rate is implemented in the model. For primary axis, this trend forces to change the duration of the growth cycle (d_{gc}), defined as the phyllochrone of the primary axis, and equal to 23°Cd in well-watered situation [8]:

$$d_{gc} = 23.(1 + a_{w,I}.\exp(+b_{w,I}(FTSW(t) + c_{w,I})) \quad \textbf{(21)}$$

with FTSW(t) the fraction of transpirable soil water at date t, $a_{w,I}$, $b_{w,I}$ and $c_{w,I}$ three parameters of the sigmoid equation.

The effect of soil water deficit on $P_p(j,k,i)$ (we recall that $P_p(j,k,i)$ determines at each growth cycle i the probability to produce a leaf for a secondary axis of type k and of insertion rank j) is implemented as proposed by Lebon et al. 2006 [2]:

$$P_p(j,k,i) = \left(\frac{1}{1 + a_{w,II}\exp(+b_{w,II}.(FTSW(i) + c_{w,II}))}\right).c_p(k).\left(\frac{Q(j+l)}{D(j+l)}\right) \quad \textbf{(22)}$$

with $a_{w,II}$, $b_{w,II}$ and $c_{w,II}$ three parameters of the sigmoid equation.

Radiation use efficiency was observed to be reduced by soil water deficit due to the limitation of CO_2 exchange [2]. We define $\alpha_w(i)$ as a function of $FTSW(i)$ to modified RUE_{max} in situation of soil water deficit at each growth cycle i [2]:

$$RUE(i) = \alpha_w(i).RUE_{\max} \quad \textbf{(23)}$$

$$With \ \alpha_w(i) = \frac{1}{1 + 6.20.\exp(-6.36(FTSW(i) + 0.14))} \quad \textbf{(24)}$$

2.2 Experiments used for model parametrization and evaluation.

Five experiments were carried out at the SupAgro-Montpellier-INRA campus in a greenhouse (exps. 3,4,5) and outside (exps. 1&2) on two grapevine (*Vitis vinifera* L.) cultivars 'Syrah' and 'Grenache N.' (Table 1). Experiments were managed on three-year-old plants cultivated in pots (diameter=0.3m, height=0.5m), filled with equal proportion of clay, loan and sand. Only one shoot was kept on each plant in exps. 1 to 5. This shoot was trained vertically during the experiment. All clusters were removed for plants of treatments T whereas for treatment TG (exp.1), two clusters were retained on the shoot. In these experiments water supplies and fertilization were managed in order to avoid any water or mineral deficiency. A large range of PAR conditions was observed among these experiments ranging from 0 to 53.5 mol.m^{-2}.d^{-1}. In exp. 5, plants were subjected to a mean value of PAR of 12.6 mol.m^{-2}.d^{-1} (Table 1) from budburst to 580°Cd and were then placed below a polyester shelter in order to get a complete occultation of incident PAR (Table 1).

Table 1: Environmental conditions in the experiments.

Exp.	Treatment	Duration (°Cd)	Daily mean temperature (°C)	Daily mean PAR (mol.m^{-2}.d^{-1})	mean FTSW
1	T	1158	24.4	53.5	-
1	TG	1158	24.4	53.5	-
2	T	1128	22.6	43.6	-
3	T	1077	21.2	12.6	-
4	T	1210	20.1	6.3	-
5	T	1166	22.4	12.6 then 0	-
6 [2]	T	803	23.4	54.8	0.74
6 [2]	T	803	23.4	54.8	0.31
6 [2]	T	803	23.4	54.8	0.18

The number of leaves on each axis was counted every three days. Axes were distinguished according to their types (primary axis or P0-P1-P2 secondary axis). Roughly, 550, 800 and 1100°Cd after budburst, four plants, per treatment were harvested. The sizes and the

dry masses of all plant organs including roots were then measured. Allometric relationships were used to estimate individual leaf areas and total leaf area of the plants.

The data of exp. 6 were extracted from Lebon et al. 2006 [2]. In this experiment, one shoot without cluster was kept on each plant. Three treatments depending on the mean values of FTSW were applied (0.78, 0.31 and 0.18), on these plants (Table 1). The water deficit was applied to the plant 380°Cd after budburst. Data about the evolution of total leaf area and of the number of leaves were available whereas no data on plant dry mass were available in this experiment.

3. Results

3.1 Assessments of model simulations

The estimated values of the different parameters were obtained from the determinist version of GreenLab by model inversion, from experimental data and from literature. Model inversion of GreenLab model was used to estimate the sink strengths and the associated beta functions for all the organs, the parameters of the relationships between *Q/D* and axis development and the parameters of the production equation. These parameters, largely exposed in Pallas et al. 2009 [3], were obtained on an independent set of plants. Litterature was used to estimate the parameters of the phyllochron [1][8], and the parameters of secondary axis development according to soil water deficit [2]. Measurements were used to estimate the parameters of reserve behaviour and the parameters of the relationship between SLW and PAR. A unique set of constant parameters was used for all experiments, and the number of clusters on each plant was an input of the model. Only the environmental data changed among the experiments (Table 1). The obtained simulations results were then confronted to the experimental measurements.

The results presented in this section are only the results of simulations made on 'Grenache N.', as the results of 'Syrah' are quite similar (data not shown). The simulations of organogenesis processes on plants are consistent with the observed values for the experiment carried out outside, in the greenhouse (Fig. 3). The model simulates well the variations of axis development, due to the modular structure of the shoot (P0-P1-P2) and due to the differences in axis behaviour related to their insertion rank [1]. Moreover the model reproduces the decrease of the number of leaves on the secondary axes in accordance with the decrease of incident PAR in the greenhouse (Fig. 3B).

At the whole plant level the model is strongly consistent with observed values for the six experiments (Fig. 4). The variable with the lowest RRMSE is the total leaf area (12.2%) and with the greatest is total dry mass (22.1%). Note also that the dynamics of biomass growth of clusters (Fig. 4D) is quite similar with others observed dynamic in previous studies [3].

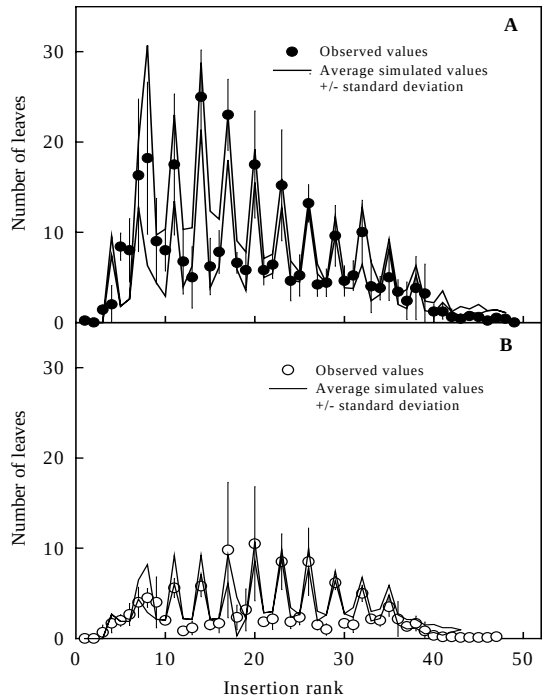


Figure 3. Observed and simulated values of the final number of leaves on each secondary axis according to their insertion rank on the primary axis. Simulation results in exp. 1 with the plants of TG treatment (A). Simulation results in exp. 3 (B). Simulation standard deviations were calculated with 50 repetitions of the adjustment procedure. Bars indicate the standard deviation of the observed values.

3.2 Evolution of the trophic competition in the various experiments.

The evolution of the *Q/D* ratio and its absolute values are consistent with the available data previously obtained by GreenLab model inversion on grapevine [3] (Fig. 5).

In outside experiments for plants without clusters (T) (Fig. 5A, exps. 1&2), after a first decrease at the beginning of shoot development, the *Q/D* ratio tends to increase due to the increase of the number of autotrophic organs. Then, *Q/D* decreases in relation

with the increase of the number of developing axes and of internode secondary growth [3].

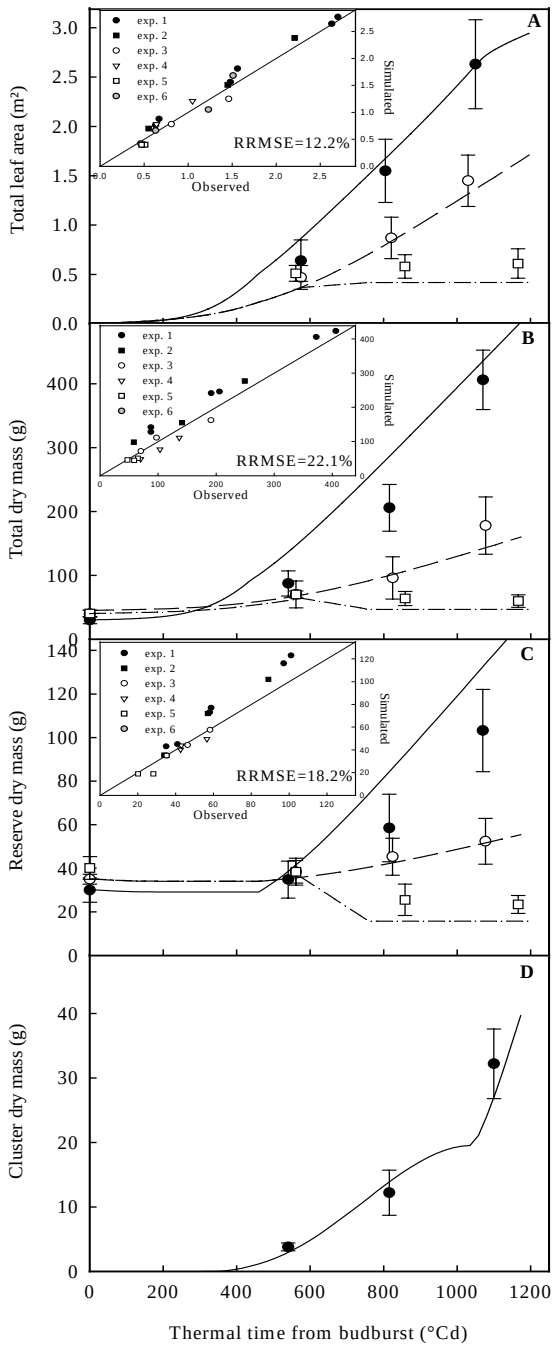


Figure 4. Evolution of total leaf area (A), total dry mass (B), reserve dry mass (C) and clusters dry mass (D) for the plants of exp. 1 (TG) of exp. 3 and 5. The symbols represent the observed values and the solid or dashed lines the simulated values. Bars indicate the standard deviation of the observed values. The inserts represent the comparison between the observed and the simulated values for the whole dataset.

The decrease of incident PAR in the greenhouse (Fig. 5A, exps. 3, 4&5) tends logically to decrease the *Q/D* ratio, which appears to stabilize, with no other observed decrease after 400°Cd because the number of developing axes and secondary growth are limited.
The presence of clusters tends to decrease the *Q/D* ratio particulary after 1100°Cd (veraison stage, Fig. 5B) corresponding to the phase of the greatest increase of cluster growth rate [12] whereas the effect of cluster development before this date is really weak.

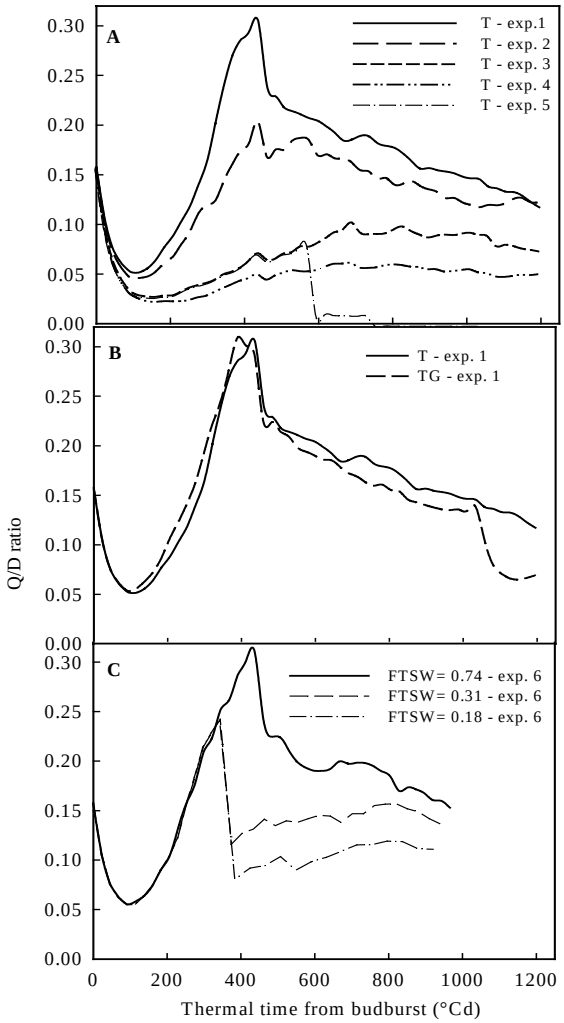


Figure 5. Evolutions of the *Q/D* ratio according to thermal time. in exps. 1 to 5 with T treatments (A), in exp. 1 with T and TG treatments (B) and in 6 exp. 6 (C).

Soil water deficit also decreases the values of *Q/D*, but no decrease of *Q/D* ratio is observed after 450°Cd contrary to what is observed for well-watered plants (Fig 5C). Even a slight increase in Q/D ratio is observed after 450°Cd for the plants in soil water

deficit. This observation is consistent, with a decrease of the competition among the vegetative sinks in situation of water deficit [2].

3.3. Sensitivity analysis

The model was extensively tested for its sensitivity to input variables, in order to explore its behaviour and evaluate the biological coherence of its response. In the present study, two sensitivity analyses illustrate the impact of incident PAR (Fig. 6) and of FTSW (Fig. 7) variations on the model outputs. Concerning changes in PAR values (Fig. 6), reserve and total dry mass appear as the most affected variables as observed in previous experiments [10], whereas total leaf area and cluster development are less affected. The relationship between PAR values and total or reserve dry masses appears to be linear whereas the relationship between PAR values and clusters dry mass or total leaf area appears to be of logistic type with an observed maximal value for high values of PAR. These observations may be related to a priority in biomass allocation for clusters in situations of high trophic competition due to low PAR values [3]. The model also reproduces the existence of a maximum growth rate of clusters for high values of PAR [1]. For total leaf area, the previously observed variation of SLW [14], in fluctuating irradiance environment can also explain the small effect of PAR on total leaf area.

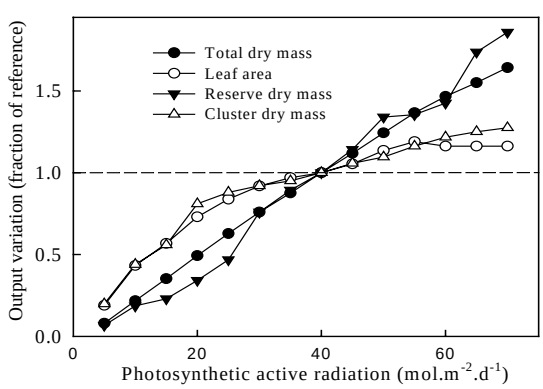


Figure 6. Sensitivity analysis of model outputs to different values of PAR. All model outputs were normalized according to the values observed at 40 mol.m^{-2}.d^{-1}, 1200°Cd after budburst with FTSW=1.

Concerning the effect of FTSW, the model reproduces an observed pattern with potential repercussions on agronomic practices. Cluster dry mass appears to be the least affected by soil water deficit. A significant decrease of cluster dry mass is only observed for FTSW values lower than 0.35, whereas for the other variables, this decrease is observed for values lower than 0.60 [15]. This observation probably results from the decrease of the number of vegetative 'sinks' due to the signaletic regulation of vegetative development, which leads to promote cluster development in situations of moderate soil water deficit.

4. Conclusions-perspectives

This study is a first attempt to simulate real plant development using the principles of retroaction between plant organogenesis, morphogenesis and trophic competition developped with the GreenLab model [7][13]. The *Q/D* ratio appears as a relevant variable to drive plant development in fluctuating environment, including soil water deficit. This new version of the model using the main principles of GreenLab model with stochastic rules of axis development according to trophic competition appears promising to further simulate plant population development in various environments. After other validations, especially on older plants in vineyard situations, this model would also be useful to improve crop strategies in agronomic situations.

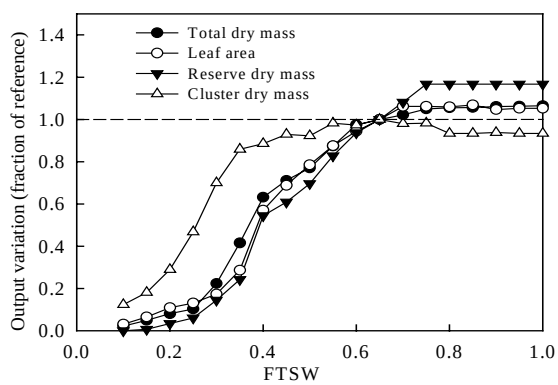


Figure 7. Sensitivity analysis of various model outputs to different values of FTSW. All model outputs were normalized according to the values observed at FTSW=0.7, 1200°Cd after budburst with PAR=40mol.m^{-2}.d^{-1}.

5. References

[1] B. Pallas, G. Louarn, A. Chritophe, E. Lebon and J. Lecoeur. Influence of intra-shoot trophic competition on

shoot development of two grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.). *Physiologia Plantarum.* 2008 134: 49-63.
[2] E. Lebon, A. Pellegrino, G. Louarn and J. Lecoeur. Branch development controls leaf area dynamics in grapevine (Vitis vinifera L.) growing in drying soil. Annals of Botany. 2006 98: 175-185.
[3] B. Pallas, A. Christophe, P.H Cournède and J. Lecoeur. Using a mathematical model to evaluate the trophic and non trophic determinants of axis development in grapevine. *Functional Plant Biology*. 2009. 36: 156-170.
[4] M. Rives. Vigour, pruning, cropping in the grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Agronomie.* 2000. 20: 79-91.
[5] R.M. Stevens, J.M. Pech, M.R. Gibberd, R.R. Walker, J.A. Jones, J. Taylor and P.R. Nicholas. Effect of reduced irrgation on growth, yield, ripening rates and water relations of Chardonay vines grafted to five rootstocks. *Australian Journal of Grape and Wine Research*. 2008. 14: 177-190.
[6] W.J. Davies and J. Zhang. Root signals and the regulation of the growth and development of plants in drying soil. *Annual Reviews of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 1991. 42: 55-76.
[7] A. Mathieu, PH Cournède, V. Letort, D. Barthélémy and P. De Reffye. A dynamic model of plant growth with interactions between development and fucntional mechanisms to study plant structrual plasticity related to trophic competition. *Annals of Botany*. 2009. 103: 1173-1186.
[8] G. Louarn, Y. Guédon, J. Lecoeur and E. Lebon. Quantitative analysis of the phenotypic variability of shoot architecture in two grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.). *Annals of Botany*. 2007. 99: 425-437.
[9] W. Koblet, P. Perret.Wanderung von assimilaten innerhalb der rebe. *Wein-Wiss*. 1969. 24: 277-319.
[10] M. Keller, B. Hess, H. Schwager, H. Schärer and W. Koblet. Carbon and nitrogen partitioning in *Vitis vinifera* L.: Responses to nitrogen supply and limiting irradiance. *Vitis* 1995. 34. 19-26.
[11] P.H. Vivin, M. Castelan, J.P. Gaudillière. Seasonal changes in chemical composition and construction costs of grapevine tissues. *Vitis*. 2003. 42:5-12.
[12] B.G. Coombe. The development of fleshy fruits. *Annual Review of Plant Physiology*. 1976. 27: 207-228
[13] V. Letort, PH Cournède, A. Mathieu, P. De Reffye and T. Constant. Parametric identification of a functional-structural tree growth model and application to beech trees. *Functional Plant Biology*. 2008. 35: 951-968.
[14] D. Mezziane and B. Shipley. 1999. Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irridiance and nutrient availability. *Plant Cell and Environment*. 1999. 22: 447-459.
[15] A. Carbonneau, A. Deloire and B. Jaillard. *La vigne, physiologie, terroir, culture*, Dunod, Paris, 2007.

CHAPITRE IV. Discussion sur les hypothèses de modélisation et voies possibles d'amélioration

CHAPITRE IV. Discussion sur les hypothèses de modélisation et voies possibles d'amélioration

1 Introduction…….....… 135

2 Le pool commun de biomasse et les relations trophiques entre les organes sont-ils pertinents pour rendre compte de la plasticité observée du développement de la vigne ?……... 137

Manuscrit 4 : Are the common assimilate pool and trophic relationships appropriate for dealing with the observed plasticity of grapevine development ?……. 140

3 Conclusions- propositions d'un nouveau formalisme…… 169

3.1 Répartition de la biomasse dans le système…….. 170
3.2 Morphogenèse « potentielle » et demande en biomasse…..……... 172
3.3 Organogenèse des axes……..… 173
3.4 Morphogenèse « réelle » et croissance en biomasse des organes……..….. 174
3.5 Autres possibilités de formalismes……..……. 175

1 Introduction

Dans le chapitre précédent, un simulateur du développement de la vigne pour des situations environnementales contrastées a été proposé. Ce simulateur n'a été validé que pour un mode de conduite particulier (rameau non écimé, non effeuillé) correspondant à un dispositif expérimental utilisé au sein de l'équipe MAPI (Lebon *et al.,* 2004). Ce mode de conduite ne correspond à aucune pratique viticole. Dans la pratique, les nombres d'axes et de feuilles se développant sur la plante sont contrôlés par le viticulteur tout au long du cycle de développement de la vigne (Rives, 2000 pour un article de revue). Les pratiques d'écimage et d'effeuillage modifient les relations « sources - puits » entre les organes, (i) en réduisant l'offre en biomasse provenant de l'activité photosynthétique, (ii) en réduisant le nombre de puits potentiels en croissance et (iii) en modifiant les distances topologiques entre les sources et les puits.

De nombreuses études ont montré que ces pratiques culturales modifient l'activité des méristèmes et les processus de croissance des organes. En analysant des plantes dont l'axe primaire avait été écimé, des études ont mis en évidence une augmentation du rythme d'émission des feuilles des axes secondaires proches du point d'écimage de l'axe primaire (Candolfi-Vasoncelos et Koblet, 1990 ; Louarn, 2005). Cet effet de l'écimage résulte sans doute d'une modification des balances hormonales provoquée par l'ablation du méristème de l'axe primaire (Ward et Leyser, 2004, pour un article de revue). Le simulateur proposé (*cf.* Chap.III.2), ne tient pas compte de ce type de signalétiques non trophiques, et ne permet pas de rendre compte, de manière satisfaisante de ce type de situation. Dans la chapitre I, il a été observé que l'approche « pool commun » de biomasse (Heuvelink, 1995) semble peu adaptée pour simuler le développement de rameau « non écimé, non effeuillé ». Ceci devrait être encore plus vrai pour des plantes dont l'architecture et les distances topologiques entre les sources et les puits sont modifiées au cours du développement par des pratiques culturales. Il est donc nécessaire de proposer un modèle alternatif permettant de rendre comte de l'effet des pratiques culturales. Dans un premier temps, il s'agira d'analyser et de quantifier l'influence des distances topologiques et des signalétiques non trophiques sur le développement de la plante.

Toujours dans l'objectif de rendre compte de modes de culture variés, il sera aussi nécessaire, d'améliorer la fonction « offre » du modèle, notamment pour quantifier précisément l'interception lumineuse locale. La performance des différents modes de conduite se juge, en grande partie, sur leur efficience d'interception du rayonnement et sur le niveau d'auto-ombrage au sein de la plante (Louarn *et al.,* 2008 (a)(b), *cf.* Chap.I.1). Pour atteindre cet objectif, il est nécessaire que le simulateur

reproduise précisément les dimensions des organes et leur disposition spatiale. Or, le simulateur présenté précédemment atteint ses limites dans l'estimation de la taille des organes pour des conditions trophiques et environnementales contrastées. Les longueurs des entrenœuds et les surfaces des limbes sont reliées directement à leurs masses respectives par des relations allométriques variables selon les conditions environnementales. Ces dernières ne peuvent être déterminées qu'à postériori à partir des résultats expérimentaux obtenus préalablement sur les plantes simulées (*cf.* Chap.II.1). Cette difficulté à simuler les processus de morphogenèse dans le modèle GreenLab résulte avant tout de l'absence d'indépendance des déterminismes des processus de morphogenèse et de croissance en biomasse des organes (*cf.* Chap.I.2). Ceci découle de l'absence de prise en compte des nombreux facteurs non trophiques déterminant les processus de morphogenèse (Granier et Tardieu, 2009 pour un article de revue).

Trois problématiques sont donc abordées dans ce chapitre :
L'approche « pool commun » de biomasse est-elle pertinente pour des plantes dont l'architecture est modifiée par les pratiques culturales ?

Quelle est l'importance des signalétiques non trophiques pour des plantes ayant subi des pratiques d'effeuillage et/ou d'élagage ?

Quels sont les déterminismes communs et distincts des processus de morphogenèse et de croissance en biomasse des organes ?

L'étude de ces questions permettra de proposer des pistes de développement d'un nouvel automate de développement de la plante qui, à terme, devrait permettre de développer un outil de simulation et d'aide à la décision en agronomie.

2 Le pool commun de biomasse et les relations trophiques entre les organes sont-ils pertinents pour rendre compte de la plasticité observée du développement de la vigne ?

Dans ce chapitre, certaines des hypothèses fondatrices du modèle GreenLab ont été testées. Six expérimentations conduites en 2007, 2008 et 2009 (Figure IV.1) ont été utilisées pour tester la pertinence des formalismes du « pool commun » de biomasse et de la compétition trophique pour modéliser le développement du rameau de vigne. Une étude fine des différents déterminants de la croissance en biomasse et de la morphogenèse a aussi été entreprise. Cette partie a été rédigée sous forme d'article scientifique qui sera soumis pour possible publication en Août 2009 à la revue *Annals of Botany*.

Figure IV.1: Photographies des expérimentations
A. expérimentation en serre (Avril-Mai, 2008), B. expérimentation en extérieur (Août-Septembre 2007), C. expérimentation en serre sous une tente imperméable au rayonnement photosynthétiquement actif (Avril-Mai et Novembre-Décembre 2008), D. expérimentation en serre (Novembre-Décembre 2008), E. expérimentation en extérieur (Juin-Août 2008), F. expérimentation en extérieur (Août-Septembre 2008), G. expérimentaion en serre (Janvier 2009).

Résumé en français

Les modèles dans lesquels le développement des plantes résulte des relations trophiques entre les organes (modèles « sources - puits ») manquent souvent d'une quantification en amont des effets de la compétition trophique sur les différents processus de développement des organes. L'hypothèse du pool commun d'assimilats est fréquemment utilisée dans ce type de modèles, bien qu'elle soit contestable et peu compatible avec de nombreuses observations.

Six expérimentations en serre et à l'extérieur ont été menées sur deux cépages (la Syrah et le Grenache N.) et avec 12 modes de conduite différents. 10 variables ont été calculées pour quantifier l'effet des variations de l'offre en assimilats et des distances topologiques entre les organes sur les processus d'organogenèse, de morphogenèse et de croissance en biomasse.

Une hiérarchie des réponses des différents processus aux variations d'offre en assimilats a été observée. La morphogenèse des organes est apparue comme étant indépendante de l'offre en assimilats alors que l'organogenèse et la croissance en biomasse des organes sont très affectées. La plasticité de la croissance en biomasse des organes en réponse à l´offre en assimilats est sans doute un des principaux mécanismes permettant le développement des plantes dans des environnements radiatifs contrastés. Les pratiques de défoliation et d'ablation d'axes ont perturbé les relations entre l'offre en assimilats et les processus de développement. Ce dernier résultat souligne la part importante des déterminants non-trophiques qui modulent le développement de plantes aux architectures modifiées. Enfin les résultats expérimentaux de cette étude remettent en cause l´hypothèse du pool commun d'assimilats pour pouvoir simuler correctement le développement de rameaux de vigne.

Les résultats de cette étude suggèrent de nouveaux formalismes pour augmenter la capacité des modèles « sources-puits » à rendre compte de la plasticité phénotypique des plantes. Un modèle écophysiologique de la morphogenèse des organes tenant compte de l'effet des variables environnementales couplé à un modèle de flux de biomasse entre les organes tenant compte de l'effet des distances topologiques apparaît comme une bonne piste de travail. Enfin pour simuler l'impact de différents modes de conduite, il semble indispensable de prendre en compte dans les modèles les signalétiques non-trophiques qui modulent aussi fortement le développement des plantes aux architectures modifiées par les pratiques culturales.

Are the common assimilate pool and trophic relationships appropriate for dealing with the observed plasticity of grapevine development ?

Benoît Pallas[1,2], Angélique Christophe[2] and Jérémie Lecoeur[3]

[1]Ecole Centrale de Paris - Laboratoire MAS, Grande voie des vignes, F-92 295 Châtenay-Malabry, [2]INRA Montpellier, UMR759 LEPSE, 2 place Viala, F-34060 Montpellier, France, [3]Montpellier SupAgro, UMR759 LEPSE, 2 place Viala, F-34060 Montpellier, France.

ABSTRACT

Background and Aims. Models based on the consideration of plant development as the result of source-sink relationships between organs suffer from an inherent lack of quantification of the effect of trophic competition on organ growth processes. The 'common assimilate pool theory' underlying many such models is highly debatable.

Methods. We carried out six experiments in a greenhouse and outdoors, with two grapevine cultivars, and with 12 management systems resulting in different types of plant architecture. We used 10 variables to quantify the impact of variations in assimilate supply and topological distances between sources and sinks on organogenesis, morphogenesis and biomass growth.

Key Results. We identified a hierarchy of the responses of these processes to variations in assimilate supply. Organ size seemed to be independent of assimilate supply, whereas both organogenesis and biomass growth were affected by variations in assimilate supply. Lower levels of organ biomass growth in response to the depletion of assimilate supplies seemed to be the principal mechanism underlying the plasticity of plant development in different environments. Defoliation or axis ablation resulted in changes in the relationship between growth processes and assimilate supply, highlighting the influence of non-trophic determinants. Our findings cast doubt on the relevance of 'the common assimilate pool theory' for modelling the development of grapevine.

Conclusions. The results of this study suggest new formalisms for increasing the ability of models to take plant plasticity into account. The combination of an ecophysiological model for morphogenesis taking environmental signals into account and a biomass driven model for organogenesis and biomass allocation taking the topological distances between the sources and the sinks into account appears to be a promosing approach. Moreover in order to simulate the impact of agronomic practices it will be necessary to take into account the non-trophic determinants of plant development such as hormonal signaletics.

Key words. *biomass growth, branching system, common assimilate pool, morphogenesis, organogenesis, source-sink, Vitis vinifera* L.

INTRODUCTION

Plant development is strongly affected by trophic competition, through the source-sink relationships between organs (Wardlaw, 1990). Trophic competition affects all processes of organ development, including organogenesis (Valantin *et al.,* 1999), morphogenesis (Costes *et al.,* 2000) and biomass accumulation (Heuvelink and Bruiskol, 1995). Recently, several functional structural plant models (FSPM), such as GreenLab (Letort *et al.,* 2008 (a)) and Ecomeristem (Luquet *et al.,* 2006), have been proposed for the modelling of plant development in response to trophic competition through the existing source-sink relationships at the organ scale. Nevertheless, most of these models do not take into account the impact of trophic competition on the various developmental processes. This quantification of the effect of trophic competition is necessary to improve model performance, because the development of the entire plant system is the result of different growth processes operating at different levels of organisation (Fourcaud *et al.,* 2008, Mathieu *et al.,* 2009). This quantification is of particular interest for grapevine, which has been shown to display highly plastic development in response to trophic competition (Lebon *et al.,* 2004; Pallas *et al.,* 2008). Grapevine shoots have a hierarchical structure (primary and secondary axes), with complex connections between the various organs tending to modify the effects of trophic competition (Pallas *et al.,* 2009). Finally, in vineyards, grapevine development is strongly modified by agronomic practices, which tend to modify the existing relationships between the different organs (Rives, 2000).

In several modelling approaches, the effect of trophic competition in plants is considered to be identical for all the developing organs. These models do not take into account the topological distance between the sources and sinks of assimilates in the simulation of biomass fluxes (e.g. Letort *et al.,* 2008 (a)). In this approach, based on the so-called ‘common assimilate pool’ (Heuvelink*,* 1995), the ability of developing organs to attract the available plant biomass does not depend on their topological position on the plant. Assimilate partitioning between organs is considered to depend principally on sink strength (i.e. the ability to attract assimilates (Ho, 1988)), and the timing of development (Letort *et al.,* 2008 (a)). Nevertheless, previous studies have shown that the partitioning of assimilates may also depend on the topological distance between sources and sinks (Lacointe, 2000). Studies in grapevine have highlighted the importance of this source-sink distance for the estimation of biomass fluxes (Hale and Weaver, 1962). Nevertheless, the impact of source-sink distance on organ development has yet to be definitively demonstrated and quantified. For grapevine, there seems to be a need to increase our knowledge of this aspect, to improve our understanding of the impact of the agronomic practices modifying these distances (Jackson and Lombard, 1993).

In several models (Luquet et *al.,* 2006; Drouet and Pagès, 2006; Letort et *al.,* 2008 (a)) the development of vegetative organs has been broken down into three different processes : initiation (organogenesis), elongation or expansion (morphogenesis) and biomass growth. Organogenesis processes have been studied in detail in grapevine, and have been described using a constant rate and a duration of development for all axes (Lebon *et al.,* 2004; Louarn *et al.,* 2007). As observed in many species, the number of organs initiated and expanded on primary axis is linearly correlated with temperature (Turc and Lecoeur, 1997 for *Pisum sativus* L.). No effect of trophic competition induced by differences in cluster loads or environmental conditions has been observed for primary axis development (Lebon *et al.,* 2006; Pallas *et al.,* 2008). By contrast, secondary axis development is strongly affected by trophic competition (Pallas *et al.,* 2008). Morphogenetic processes have also been analysed in studies of internode and leaf development in many species, based on analyses of the duration and rate of development (Schultz and Matthews, 1988 for grapevine, Dosio *et al.,* 2003 for sunflower, *Helianthus annuus* L.). These morphogenetic processes appear to be affected by trophic competition in many species with a determinate pattern of development (Christophe *et al.,* 2008 for *Arabidopsis thaliana* Heynh.). For grapevine, no clear effect of trophic competition on organ morphogenesis has yet been identified (Lebon *et al.,* 2004; Pallas *et al.,* 2008). The relative plasticity of organogenesis and morphogenesis therefore seem to depend on the species. In plants with indeterminate patterns of development, such as pea (Turc and Lecoeur, 1997), kiwi fruit (Seleznyova *et al.,* 2002) and white clover (Belaygue *et al.,* 1996), total leaf area depends more on leaf number than on individual leaf area. In plants with determinate patterns of development, such as maize (Fournier and Andrieu, 2000 (a)) and sunflower (Dosio *et al.,* 2003), total leaf area seems to be highly dependent on individual leaf area. Organ biomass growth has been less intensively studied than organ morphogenesis, due to its apparent lower interest for plant development. Indeed, leaf area or axis length are generally considered the principal traits for studies of whole-plant development (Granier and Tardieu, 2009). Thus, in modelling approaches, organ mass and size are generally connected through simple allometric relationships (Letort *et al.,* 2008 (a)). Secondary growth of the internodes is modelled principally with the “pipe model theory” in FSPM (Makela, 1986), making it possible to connect internode mass to plant leaf area without considering the trophic status of the plant. In many functional structural plant models, specific leaf area depends on the position of the leaf on the plant (Luquet *et al.,* 2006) or on its age (Christophe *et al.,* 2008). Few modelling approaches (e.g. Drouet and Pagès, 2006) take into into account the impact of plant trophic status on specific leaf area. Nevertheless, organ biomass growth has been shown to be a major underlying process modulating the impact of trophic competition in plants by affecting specific leaf area or internode linear weight (Sultan, 2000). The plasticity of these underlying variables makes it possible for plants to develop in many different environments, by increasing specific leaf area when levels of photosynthetically active radiation are low (Meziane and Shipley, 1999), for example, or by decreasing internode linear weight in conditions of high population density (Donohue *et al.,* 2000).

In this study, we aimed to analyse the impact of variations in source-sink relationships on grapevine plant development by acting directly on the source activity. We set up a wide range of experimental conditions by varying levels of photosynthetically active radiation, to evaluate the plasticity of the various processes (organogenesis, morphogenesis and biomass growth) in response to trophic competition. These processes were studied for internodes, leaves, roots and clusters. Local defoliation was also carried out to quantify the relative contribution of assimilate supply and changes in architecture to the observed plasticity of the growth processes. These modifications to plant architecture were made with the aim of evaluating the relevance of the 'common assimilate pool' assumption to model grapevine development. Two cultivars used worldwide – 'Grenache N.' and 'Syrah' – were studied, to identify possible phenotypic variability in the response to trophic competition.

MATERIALS AND METHODS

Plant material and growing conditions

We carried out six experiments at the Montpellier-SupAgro Campus (43°38'N, 3°53'E) from 2007 to 2009, resulting in nine different sets of experimental conditions. We studied three-year-old grapevine (*Vitis vinifera* L.) plants of two cultivars 'Syrah' and 'Grenache N.' grafted onto Fercal rootstocks. We studied 44, 51, 48, 36, 55 and 22 plants of each cultivar (except in experiment 6, in which we grew only 'Grenache N.'), were studied in experiments 1 to 6, respectively. Plants were grown outdoors in experiments 1, 2 and 3, and in a greenhouse in experiments 4 to 6. Plants were grown in different seasons: summer (expts. 1 to 3), spring (expt. 4), autumn (expt. 5) or winter (expt. 6). In all experiments, plants were grown in 6 l PVC pots filled with a 1:1:1 (by volume) mixture of topsoil, sand and organic compost. Pots placed outdoors (expts. 1 to 3) were watered daily and treated every two weeks with 15 g of complex fertiliser (Osmocote 18%–11%–10% NPK, Heerlen, The Netherlands) supplemented with 10 g of ammonium nitrate fertiliser (33%, N) and 7 g of phosphorus/potassium fertilizer (18%-10%, PK). Pots placed in the greenhouse (expts. 4 to 6) were watered with Hoagland (N/5) nutrient solution, the pH of which was adjusted to 5.5 with HNO_3, resulting in a final $[NO_3^-]$ of 2.8 mol m^{-3}. In all experiments, transpirable soil water content was maintained above 75% of pot capacity. This value is higher than the thresholds of 35 to 55% defined as limiting physiological or developmental processes for grapevine (Lebon *et al.,* 2006).

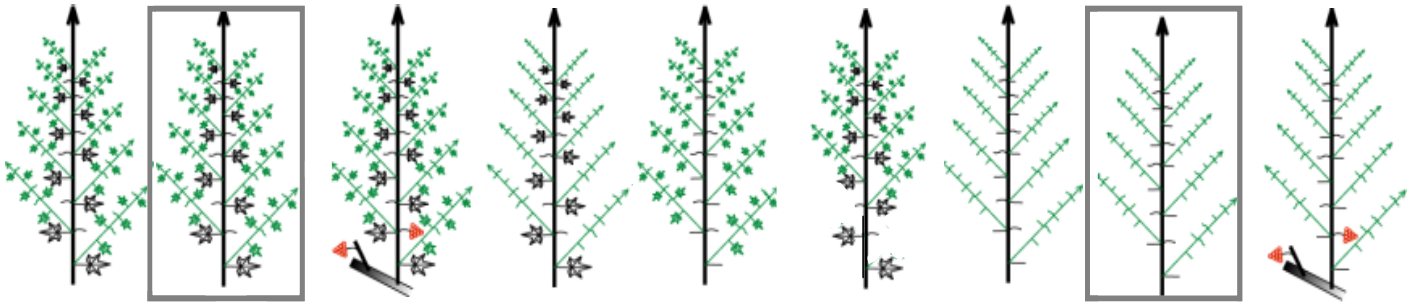
Experimental design

Impact of source-sink relationship variation on the growth of an individual shoot. In experiments 1 to 5, at the 'five separated leaves' stage (stage 12 on the modified Eichorn and Lorenz scale (Coombe 1995)), plants were pruned to a single shoot and all the clusters were removed. The remaining shoot was trained vertically, and allowed to continue its vegetative development until 25 leaves appeared on the primary axis. Thereafter, the various treatments were applied (Fig. 1).

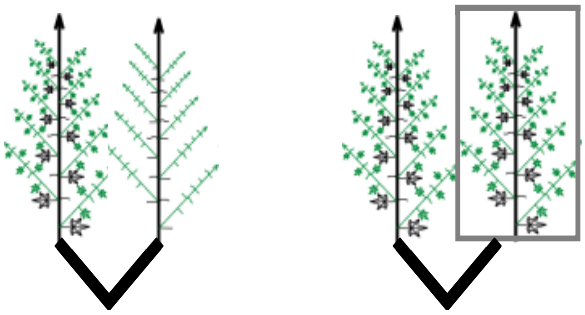
On one set of plants, the architecture of the plant was not modified in any other way and the remaining shoot was allowed to undergo normal vegetative development in the same growing conditions (outdoors or in the greenhouse ; 'control' treatments, expts. 1 to 5). In experiments 4 and 5, a set of plants subjected to the same shoot management procedure was placed in the dark under a polyester shelter ('dark control' treatments, expts. 4& 5) (Fig. 1). These treatments ('control' and 'dark control') resulted in plants with a similar shoot architecture but subject to a broad range of light conditions ranged from 0 to 53.5 mol m^{-2} d^{-1} (Table 1). They were used to analyse the impact of photoasssimilate supply on potential plant growth.

Different architectural management practices were applied to four other sets of plants. These practices included defoliation or axis ablation on the remaining shoot. In one set of plants, all the leaves on all axes were removed ('full defoliation' treatments, expts. 2, 4 & 5). In another set of plants, all the secondary axes on the shoots were defoliated ('secondary axis defoliation' treatments, expts. 3 & 4) and in a third set of plants the primary axis on the shoots were defoliated ('primary axis defoliation' treatments, expts. 3 & 4). In experiment 1, the secondary axes at the base of the shoot (below insertion rank 15 on the primary axis) were pulled out in one set of plants ('basal axis ablation' treatments, expt. 1) (Fig. 1). Plants subjected to these various defoliation and axis ablation treatments were compared with plants without axis ablation or defoliation ('control' treatments), to assess the impact of shoot structure on plant development.

In addition, in experiment 5, the remaining shoot was completely defoliated and placed in the dark under the polyester shelter ('dark full defoliation' treatments expt. 5) in one set of plants (Fig. 1). This treatment was used to assess interactions between photoassimilate supply and architectural shoot management, by comparing treatments 'control', 'dark control', 'full defoliation' and 'dark full defoliation' treatments.



Treatments	control	dark control	control with clusters	secondary axis defoliation	primary axis defoliation	basal axis ablation	full defoliation	dark full defoliation	full defoliation with clusters
Cultivars	'Syrah' - 'Grenache N.'								
Expt.	1,2,3,4,5	4,5	2	3,4	3,4	1	2,4,5	5	2



Treatments	1/2 defoliation	1/2 dark
Cultivars	'Grenache N.'	
Expt.	6	6

FIG. 1. Schematic diagram of the treatments in the experiments.

Impact of variations in source-sink relationships on the growth of two shoots. In experiment 6, at the 'five separated leaves' stage (stage 12 on the modified Eichorn and Lorenz scale (Coombe 1995)), the plants were pruned to two annual shoots per plant and all the clusters were removed. These two shoots were then trained vertically and allowed to continue their vegetative development until 25 leaves had appeared on each primary axis. Thereafter, various treatments were applied to the two remaining shoots. The two shoots of the plant subjected to 'half defoliation' treatments (Fig. 1) were grown in the same climatic conditions (in the greenhouse), but one shoot was completely defoliated, whereas the second was allowed to grow without any additional modification. This treatment management led to the development of two shoots subjected to two different treatments on each plant : 'full defoliation' and 'control'. In a second set of plants, no defoliation treatment was applied to either of the two

shoots. However, one shoot was grown in same light conditions as before (greenhouse), whereas the second was grown in the dark under a polyester shelter. The plants of these treatments are referred to as 'half dark' treatments. This treatment management led to the development of two shoots subjected to two different treatments on each plant : 'dark control' and 'control'.

Microclimate and thermal time calculation

Air temperature and relative humidity were measured with a capacitive hygrometer (HMP35A, Vaisala; Oy, Helsinki, Finland) protected from direct radiation and placed at a height of 1.5 m (expts 4 to 6) or at a height of 2.5 m (expts 1 to 3). Photosynthetic flux density (PPFD) was measured with a PPFD sensor (LI-190SB; LI-COR; Lincoln, NE, USA). Data were collected every 30 s, averaged over 1800 s and stored in a datalogger (CR10X; Campbell Scientific Ltd, Shepshed, Leicestershire, UK). Thermal time was calculated by daily integration of air temperature minus the base temperature of 10°C common to both cultivars (Lebon *et al.,* 2004) and is expressed in degree days (°Cd).

All the values presented for microclimate variables (Table 1) are those obtained during the measurement period (i.e. from the date at which the 25th leaf appeared on the primary axis (start of treatment) until the end of the experiment). For the experiments carried out in the greenhouse (expts. 4,5&6), two sets of environmental conditions were established, based on the growth of the plants in the greenhouse (experimental conditions a) or under the shelter (experimental conditions b). In the various experiments, a range of photosynthetic active radiation (PAR) values was established with mean values ranging from 0 (below the shelter, experimental conditions 4b,5b,6b) to 53.5 mol m^{-2} d^{-1} (outdoors, expt 3). In the various environments, mean temperature ranged from 17.5°C (experimental conditions 6b) to 24.4°C (expt. 2), with mean maximal values of 18.7 (experimental conditions 6b) to 28.7°C (expt 2) and mean minimal values of 16.7 (experimental conditions6b) to 20.7°C (experimental conditions 6a) (Table 1). Mean vapour presure deficit ranged from 1.0 (expt. 4a) to 1.6 kPa (expt. 2).

Plant measurements and variables

For each treatment (except for expt. 6), four plants were harvested at each of three stages of development (Table 2). The first harvest was performed when there were 25 leaves on the primary axis (initiation of treatments). The second and third harvests were carried out approximately 250 and 500°Cd later, respectively. (Table 2). All organs were removed and oven-dried at 80°C for 48 h. The root system and trunk were also extracted and dried. They were subsequently considered together as

the ‘reserve’. The dry weight of each organ on the primary axis (leaf, internode, cluster) was determined. For each secondary axis, the total dry weight of each type of organ (leaf, internode) was also determined. The total dry weights of the clusters and ‘reserve’ were also determined. The organs on the primary and secondary axes were assigned to two categories on the basis of their date of appearance. The phytomers appearing before the first harvest were classified as ‘old’ and those appearing during the measurement period were classified as ‘new’. At each harvest date, internode and leaf lamina lengths were measured for each phytomer of the primary axis. The number of berries on the clusters was also evaluated. For secondary axes, the total length of the axis was recorded. During experiment 6, no organs were harvested from the plants. From the first harvest to the end of experiment (Table 2), the number of phytomers on the various axes (primary and secondary) was recorded twice weekly for all the plants in each experiment. The secondary axes were distinguished on the basis of their insertion rank on the primary axis.

We analysed 10 variables, classified according to the three processes studied: organogenesis, morphogenesis and biomass growth. For organogenesis, the variables studied were: the rate of phytomer appearance on the primary axis (phytomer Cd^{-1}) and the rate of phytomer appearance on the secondary axes (phytomer Cd^{-1}). For morphogenesis, the variables studied were: the length of ‘newly’ formed internodes on each axis (for the primary axis and for the secondary axes), and the individual leaf area of ‘newly’ formed leaves on the primary axis (cm^2). For biomass growth, the variables studied were: the increase in whole-plant biomass (mg Cd^{-1}), and the increase in reserve biomass (mg Cd^{-1}) during the measurement period, the linear internode weight of ‘newly’ formed internodes (mg cm^{-1}) on each axis ((for the primary axis and for the secondary axes), and the area leaf weight of each ‘newly’ formed leaf on the primary axis (mg cm^{-2}).

Table 1: Environmental conditions in different experiments or experimental conditions. Daily mean temperature, daily cumulative PPFD (photosynthetic photon flux density) and daily mean VPD (vapour pressure deficit). Mean, minimal and maximal values observed from the start of treatment to the end of the experiments.

						Daily mean temperature (°C)			Daily cumulative PPFD (mol.m².j-1)			Daily mean VPD (Kpa)		
Expt.	Experimental conditions	Location	Cultivars	Year	Date	Min	Max	Mean	Min	Max	Mean	min	max	moy
1	1	Outside	Syrah-Grenache	2007	01-aug - 13 sept	18.6	27.9	22.6	18.9	58.2	43.6	0.7	2.3	1.4
2	2	Outside	Syrah-Grenache	2008	30-june - 08-aug	20.4	28.7	24.4	24.3	65.7	53.5	0.6	2.4	1.6
3	3	Outside	Syrah-Grenache	2008	05-aug - 18-sept	16.4	28.2	22.3	9.3	57.8	39.6	0.6	2.4	1.3
4	4a	Greenhouse	Syrah-Grenache	2008	9-apr - 26-may	17.4	24.0	21.2	3.8	22.8	12.6	0.5	2.1	1.0
4	4b	Greenhouse - Shelter	Syrah-Grenache	2008	9-apr - 26-may	17.9	25.4	22.4	0.3	0.4	0.3	0.4	2.1	1.1
5	5a	Greenhouse	Syrah-Grenache	2008	3-nov - 17-dec	19.5	22.6	21.1	4.1	7.4	6.3	0.8	2.0	1.4
5	5b	Greenhouse - Shelter	Syrah-Grenache	2008	3-nov - 17-dec	18.6	21.1	20.1	0.0	0.1	0.0	0.6	1.5	1.1
6	6a	Greenhouse	Grenache	2009	9-jan - 29-jan	20.7	23.1	22.3	5.6	11.1	8.2	0.8	1.7	1.2
6	6b	Greenhouse - Shelter	Grenache	2009	9-jan - 29-jan	16.7	18.7	17.5	0.0	0.2	0.0	0.7	1.6	1.1

Table 2: Dates of start of treatment, end of the experiment and harvest for the various experiments and experimental conditions.

Experimental conditions	Date of installation of treatment and of 1st harvest date (°Cd after budburst)	2nd harvest date (°Cd after budburst)	Date of the end of experiment and of the 3rd harvest date (°Cd after budburst)
1	556	834	1128
2	591	877	1158
3	541	857	1076
4	561	824	1077
4a	561	858	1166
5a	710	951	1210
5b	710	942	1161
6a	462 *(no harvest)*	-	743 *(no harvest)*
6b	462 *(no harvest)*	-	716 *(no harvest)*

Concerning the increases in whole plant and reserve biomass the total biomass increase during the experiments was divided by the duration of the experiments to avoid potential bias due to variations in experiment durations (Table 2).

The rate of appearance of phytomers on the axes was determined as the slope of the regression between the number of phytomers and thermal time throughout the duration of the experiment. The average phytomer appearence rate of all the secondary axes was determined for each treatment.

Individual leaf areas on the primary axis ($S_{f,l}$) were estimated from a quadratic relationship between the length of the leaf lamina L_l and the corresponding leaf area, as described by Pallas *et al.* (2008).

$$S_{f,l} = a.L_l^2 + b.L_l \quad (1)$$

with a=0.011 and 0.0091 and b=0.149 and 0.254 for 'Syrah' and 'Grenache N., respectively; S_f *(cm²);* L_l *(mm)*

The total leaf area of each secondary axis of insertion rank i on the primary axis ($S_{II,i}$) was estimated with an allometric relationship linking the leaf area on the secondary axis to the corresponding number of leaves ($N_{II,i}$), as follows (Pallas *et al.,* 2008):

$$S_{II,i} = a N_{II,i}^2 + b N_{II,i} \quad (2)$$

a=0.93 and 1.03 and b=56.63 and 52.68 for 'Syrah' and 'Grenache N.', respectively (cm²).

Internode linear weight (mg cm^{-1}) was calculated for each internode as the ratio between its dry mass and its length for the primary axis and secondary axes. Area leaf weight (mg cm^{-2}) of each leaf on the primary axis was calculated as the ratio of the dry mass of the leaf to its area.

The relative variation of the mean value for a variable X was calculated as follows for all observed variables:

$$\Delta X = \frac{X - \overline{X}}{\overline{X}} \tag{3}$$

$\overline{X}$ *is the mean value of the variable observed in the experiments.*

Statistical analysis

The coefficient of variation of each variable X was calculated as follows:

$$CV = \frac{\sigma}{\overline{X}} \tag{4}$$

with σ the observed standard deviation of the variable X

Correlations between the variables were analysed by calculating the mean observed values of the variables for each plant in each experiment. The Pearson coefficient was determined and its significance tested. The ANOVA procedure of Statistica 6.0 (Statsoft, Tulsa, OK, USA) was used to test for significant differences between treatments. Newman–Keul's test was used as a post hoc test for subgroups. We used the ANOVA/MANOVA procedure of Statistica 6.0 (Statsoft, Tulsa, OK, USA) to check for significant differences between means. The differences in slopes and intercepts of linear regressions between datasets were assessed by comparing ΣSSi (sum of the residual sum of squares for individual fits to each dataset) with SSc (residual sum of squares for a common fit to the whole dataset), as follows:

$$F = \frac{\left| SSc - \sum_{i=1}^{n} SSi \right| \Big/ ((n-1).k)}{\sum_{i=1}^{n} SSi \Big/ (Ndata - k)} \tag{5}$$

which follows Fisher's law with (n-1) k and (Ndata-k) degrees of freedom. Ndata is the total number of data points, n is the number of individual regressions and k is the number of fitted parameters for each regression.

Table 3 : Mean shoot leaf area before and after the treatment (see Table 2 for the treatment start date)

			Syrah'		**Grenache N.'**	
Expt.	Treatment	Shoot treatment	Leaf area before treatment (m^2)	Leaf area after treatment (m^2)	Leaf area before treatment (m^2)	Leaf area after treatment (m^2)
1	control		0.79	0.79^a	0.71	0.71^a
	basal axis ablation		0.72	0.35^b	0.72	0.27^b
treatment effect			ns	***	ns	***
2	control		0.68	0.68	0.67	0.67
	control with clusters		0.64	0.64	0.64	0.64
	full defoliation		0.63	-	0.63	-
	full defoliation with clusters		0.65	-	0.67	-
treatment effect			ns	ns	ns	ns
3	control		0.55	0.55^a	0.51	0.51^a
	primary axis defoliation		0.54	0.17^c	0.51	0.15^c
	secondary axis defoliation		0.56	0.37^b	0.49	0.35^b
treatment effect			ns	***	ns	***
4	control		0.42	0.42^a	0.47	0.47^a
	control dark		0.43	0.43^a	0.45	0.45^a
	primary axis defoliation		0.41	0.30^b	0.46	0.31^b
	secondary axis defoliation		0.44	0.13^c	0.47	0.15^c
	full defoliation		0.42	-	0.46	-
treatment effect			ns	***	ns	***
5	control		0.32	0.32	0.45	0.45
	control sark		0.32	0.32	0.45	0.45
	full defoliation		0.31	-	0.44	-
	full defoliation dark		0.32	-	0.45	-
treatment effect			ns	ns	ns	ns
6	half defoliation	control	-	-	0.31	0.31
		full defoliation	-	-	0.32	-
	half dark	control	-	-	0.31	0.31
		control dark	-	-	0.27	0.27
treatment effect					ns	ns

***, significant at P<0.001; ns, not significant, Values followed by different letters were significantly different, Data for expt. 2 are those for the unpruned shoot.

RESULTS

Variability of observed plants

Before treatment initiation, no difference in shoot leaf area was observed between cultivars in all experiments, except experiment 5, in which the shoot leaf area of 'Grenache N.' was significantly ($P<0.05$) greater than that of 'Syrah' (Table 3). Significant differences in shoot leaf area were observed between the different experiments. The shoot leaf area of plants (before treatment initiation) grown outdoors (expts. 1,2,3) tended to be greater than that of plants grown in the greenhouse (expts. 4,5,6). In all experiments, the shoot leaf area of the plants subjected to different treatments did not differ significantly before the initiation of the treatments.

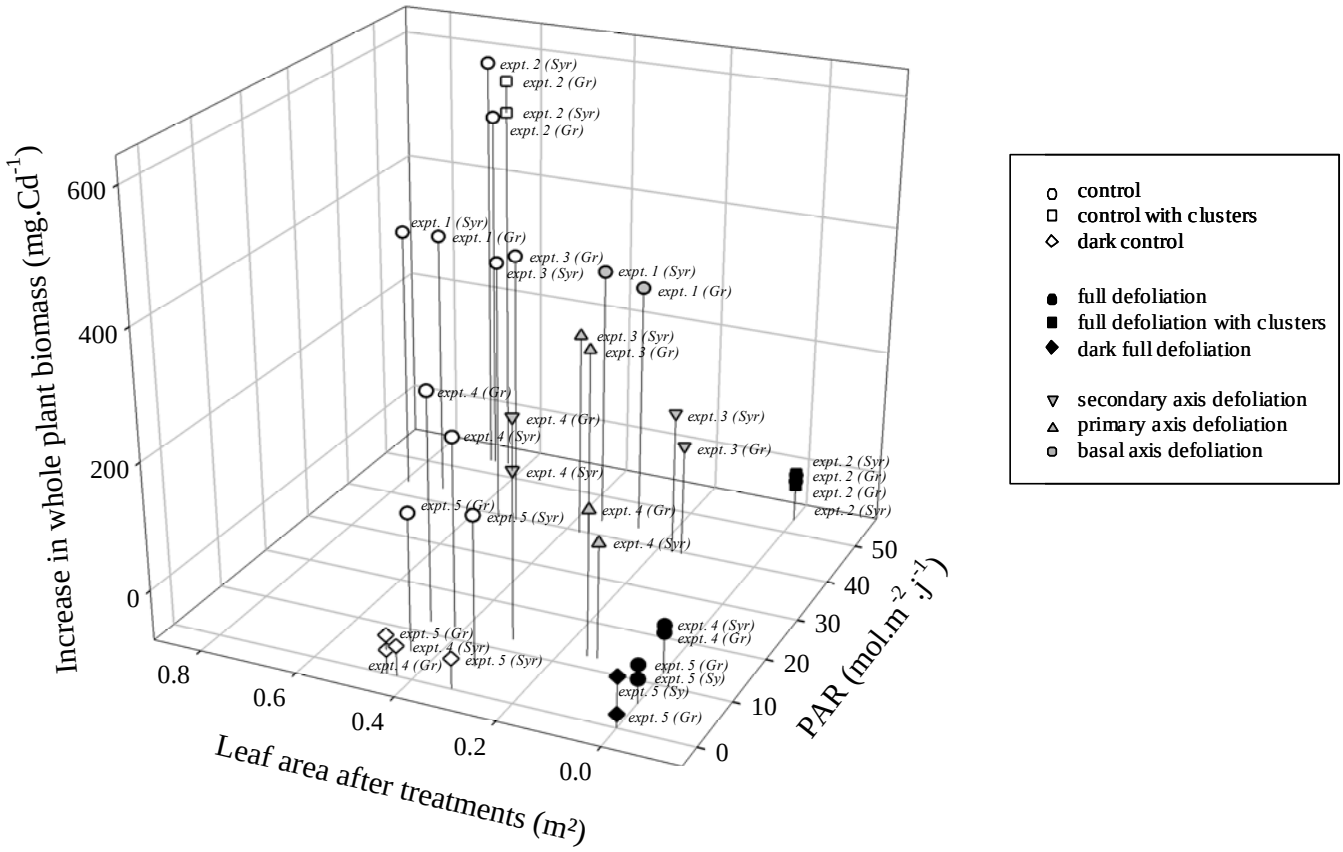


FIG.2. Increase in whole plant biomass (Q) during the experiments as a function of the amount of incident PAR and the initial leaf area of the plants after treatment initiation. Each point represents the observed mean value for a treatment.

Defoliation and axis ablation modified the total leaf area of the shoots. Shoots subjected to full defoliation on primary (expts. 3&4) and secondary axes (expts. 3&4), and with ablation of secondary axes at the base of the shoot (expt. 1) had a significantly lower leaf area than the shoots with no defoliation or axis ablation ('control'; 'dark control', 'control with clusters' treatments). The ablation of secondary axes at the base of the shoot (below insertion rank 15) ('basal axis ablation' treatment) led to decrease shoot leaf area (56 and 62% for 'Syrah' and 'Grenache N.', respectively). In experiment 3, shoot leaf area was significantly greater for 'secondary axis defoliation' treatment (0.37 and 0.35 m² for 'Syrah' and 'Grenache N.') than for 'primary axis defoliation' treatment (0.17 and 0.15 m² for 'Syrah' and 'Grenache N.', respectively). Conversely, in experiment 4, the shoots of plants subjected to defoliation on the secondary axes had a significantly greater leaf area (0.30 and 0.31 m² for 'Syrah' and 'Grenache N.', respectively) than the shoots of plants subjected to defoliation on the primary axis (0.13 and 0.15 m² for 'Syrah' and 'Grenache N.', respectively).

Considerable variability in the increase in whole plant biomass throughout the experiments was observed between different experiments and treatments (Fig. 2). In 'control' treatments, the plants grown outdoors (expts. 1 to 3) had a significantly greater increase in whole plant biomass than plants grown in the greenhouse (expts. 4& 5). The plants subjected to 'control' treatments in expt. 2 had the highest increase in whole plant biomass (587 and 503 mg Cd^{-1}, for Syrah and Grenache N., respectively), whereas the plants grown in expt. 5 had the lowest increase (139 and 156 mg Cd^{-1}, for Syrah and Grenache N., respectively). In expt. 2, plants subjected to 'control' and 'control with clusters' treatments had similar whole plant biomass increase, for both cultivars (P=0.35). If we consider treatments without defoliation or axis ablation only ('control', 'dark control', 'control with clusters', white points in Fig. 2), the plants subjected to 'dark control' treatments (expts. 4&5) had the lowest increase of whole plant biomass. If we consider the treatments with defoliation or axis ablation, the completely defoliated plants ('full defoliation', 'full defoliation with clusters', 'dark full defoliation' treatments, dark points in Fig. 2) had the lowest increase in whole plant biomass, these values being below 0. Partial defoliation or axis ablation ('primary axis defoliation', 'secondary axis defoliation' and 'basal axis ablation' treatments, grey points in Fig. 2) resulted in lower increase of whole plant biomass than for the corresponding 'control' treatments. No significant difference in increase in whole plant biomass was observed between the two cultivars, in any of the experiments other than expt. 4 (for 'secondary axis defoliation' treatments).

The mean, minimum and maximum values of the 10 variables analysed are presented in Table 4. The coefficient of variation (CV) was calculated in each experiment to make it possible to compare the relative dispersion of variables between experiments. The variables related to biomass growth in individual plants had the highest CV (1.42 for the increase in reserve biomass and 1.18 for the increase in whole plant biomass). For internodes and leaves, the CV for variables related to morphogenesis

processes were lower than those related to organ biomass growth. For morphogenesis and biomass growth, a similar range of variation was observed for these variables on the primary and secondary axes. Secondary axis organogenesis displayed a range of variation similar to that for morphogenetic processes, whereas primary axis organogenesis had the lowest CV.

Table 4 : Maximum, minimum, mean values and coefficient of variation observed for the 10 variables studied.

	Processes	Variables	Mean observed values	Maximum observed values	Minimum observed values	CV *(unitless)*
Whole plant	Biomass accumulation	Increase in whole plant biomass (mg Cd^{-1})	172	587.2	-42.1	1.18
		Increase in reserve biomass (mg Cd^{-1})	42.7	144.2	-28.2	1.42
Primary axis	Organogenesis	Phytomer appearence rate (phytomer Cd^{-1})	0.036	0.047	0.017	0.23
	Morphogenesis	Internode length (cm)	5.1	9.1	0.8	0.63
		Individual leaf area (cm²)	96.2	141.2	12.3	0.52
	Biomass growth	Internode linear weight (mg cm^{-1})	52.8	136.7	1.6	0.86
		Area leaf weight (mg cm^{-2})	3.9	6.3	0.3	0.69
Secondary axis	Organogenesis	Phytomer appearence rate (phytomer Cd^{-1})	0.01	0.021	0.001	0.61
	Morphogenesis	Internode length (cm)	1.4	2.5	0.5	0.51
	Biomass growth	Internode linear weight (mg cm^{-1})	10.9	25.9	3.4	0.78

Cv for each variable was calculated as the ratio between the observed standard deviation and the observed mean value for the whole dataset.
Data were collected in experiments 1 to 5.

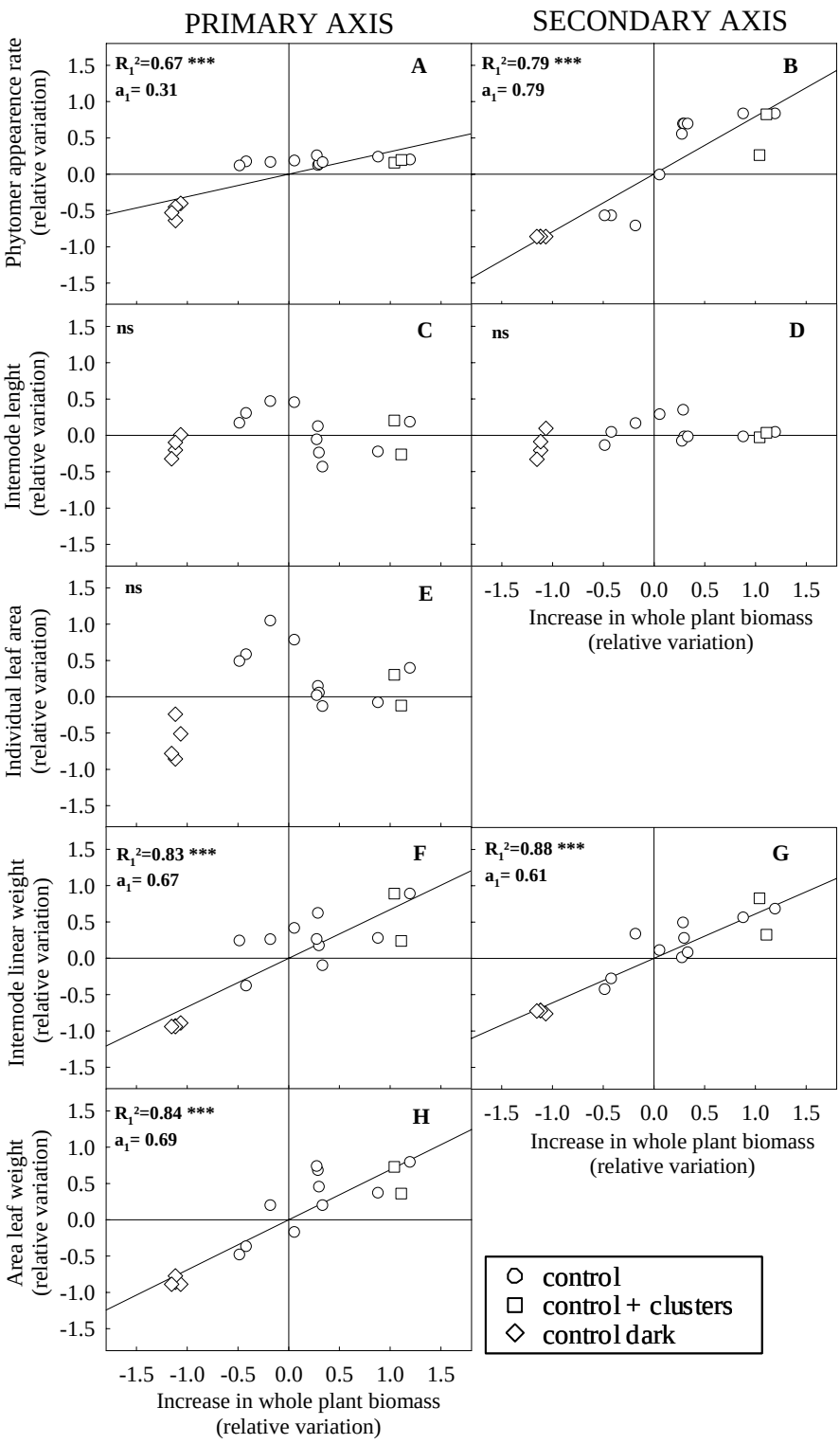


FIG. 3. Relative variation around the observed mean values for phytomer appearance rate, individual leaf area, internode length, internode linear weight and area leaf weight (see Table 4 for the description of the variables), as a function of variation around the mean for increase in whole plant biomass for 'control', 'control with clusters' and 'dark control' treatments. The lines represent the linear regression for 'control', 'dark control' and 'control with clusters' treatments. Each point corresponds to the mean value for plants subjected to the same treatment in each experiment (except in expt. 6). R_1^2 is the correlation coefficient for the linear regressions, and a_1 is the slope of the linear regression Line. The significance of the regressions was assessed with Pearson's test. *** significant at P<0.001; ns, not significant.

Impact of variations in photoassimilate supply on the various vegetative growth processes

The impact of variations of photoassimilate supply on plant development was analysed with the plants with no defoliation or axis ablation ('control', 'control with clusters' and 'dark control' treatments) to assess the potential for shoot development in the different environmental conditions established in expts. 1 to 5. We assessed the significance of correlations between the relative variations of the organogenesis (phytomer appearance rate), morphogenesis (internode length and individual leaf area), and biomass growth variables (internode linear weight and area leaf weight) and the relative variations of increase in whole plant biomass (Fig. 3). No significant correlation was found between the morphogenesis variables and the relative increase in whole plant biomass (Fig. 3C,D,E). If we consider 'control', 'control with clusters' and 'dark control' treatments, significant correlations ($P<0.001$) were found between the organogenesis and biomass growth variables and the relative increase in whole plant biomass (Fig. 3A,B,F,G,H). The slopes of the regression lines for the relative variation of phytomer appearance rate on secondary axes and for biomass growth variables were significantly greater than those for phytomer appearance rate on primary axis (at $P=0.05$; $F(1,32)=4.15$; 3.42; 3.51; 3.63, respectively). Similar results were obtained if we considered the two cultivars separately (data not shown).

Impact of architectural management znd darkness practices on the various vegetative growth processes

The impact of complete defoliation, and of darkness on axis development was analysed by comparing the development of the plants subjected to 'full defoliation', 'dark control' and 'dark full defoliation' treatments with plants subjected to 'control' treatments (Fig. 4) . Significant decreases ($P<0.05$) in phytomer appearance rate, internode length and internode linear weight on primary axis was observed for the three treatments compared to the value observed for the 'control' treatments. Internode lenght was more reduced for 'full defoliation' treatment (-72%, Fig. 4A) than for 'dark full defoliation' and 'dark control' treatments (-38 and -28 % respectively, Fig. 4B, C). Except for phytomer appearance rate, same trends were observed for secondary axes with an absence of significant decrease in internode length for 'dark control' and 'dark full defoliation' treatments. For secondary axes, in comparison to the values observed for 'control' treatments, the phytomer appearance rate significantly decreased (-71%) for 'dark control' treatments (Fig. 4B) and significantly increased (+111%) for 'full defoliation' treatments (Fig. 4A). 'dark full defoliation' treatments (Fig. 4C) involved no change in phytomer appearence rate on secondary axes.

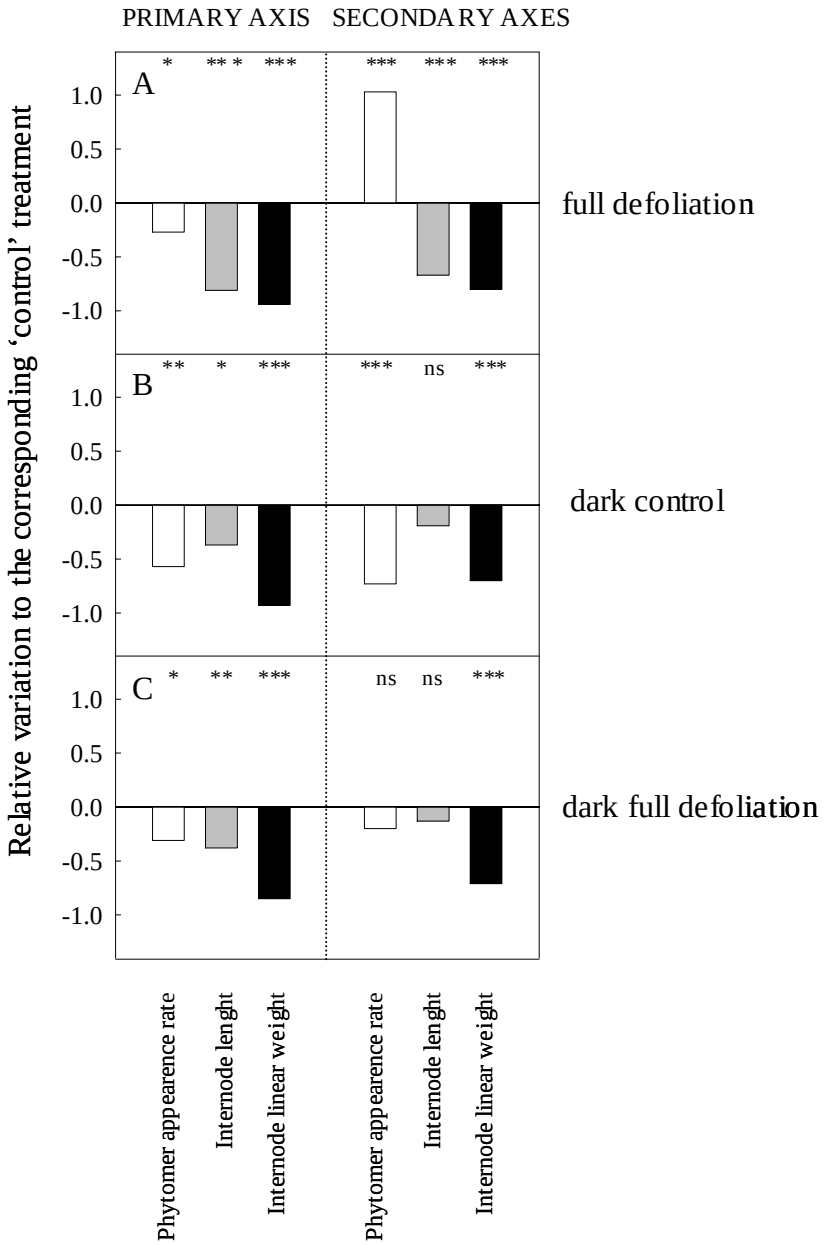


FIG. 4. Relative phytomer appearance rate, internode length and internode linear weight on primary and secondary axes normalized using the observed values for the corresponding 'control' treatments in each experiment for 'full defoliation' (A), 'dark control' (B), 'dark full defoliation' (C) treatments. ***, significant at P<0.001; **, significant at P<0.01; *, significant at P<0.05; ns, not significant.

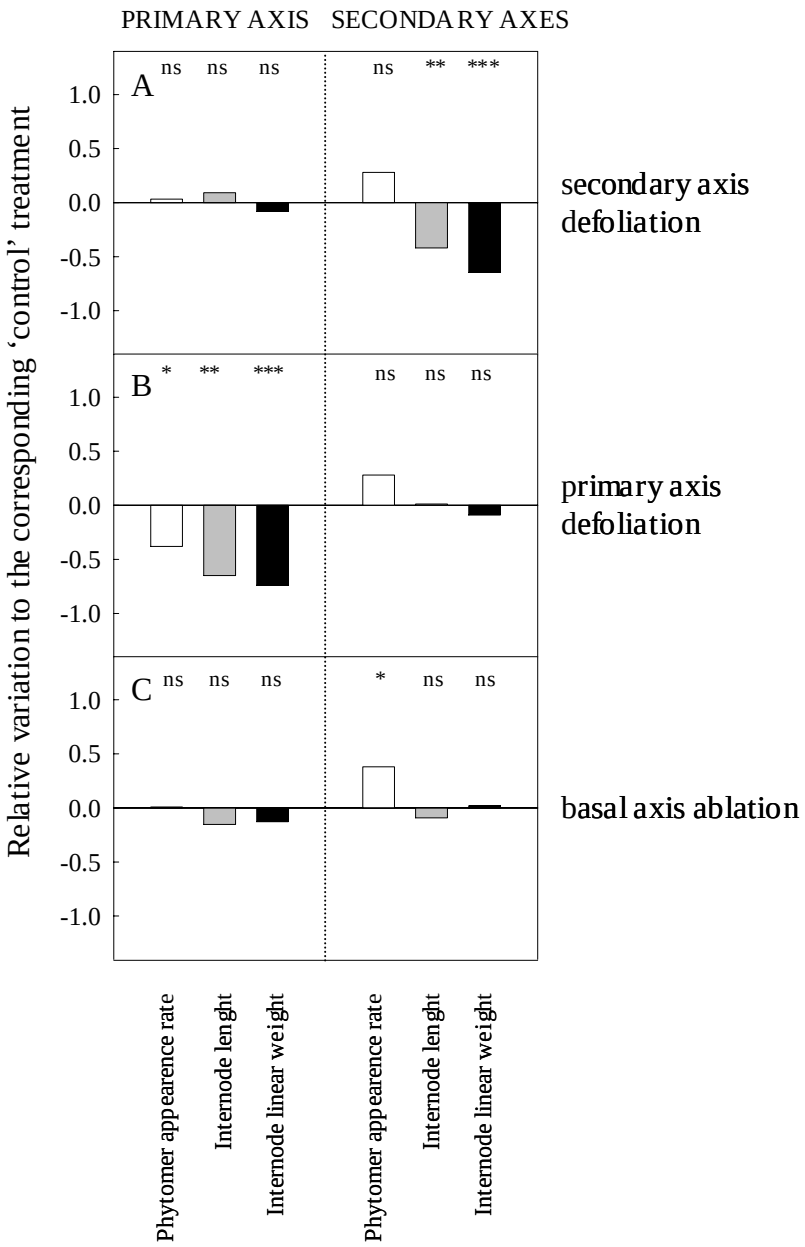


FIG. 5. Relative phytomer appearance rate, internode length and internode linear weight on primary and secondary axes normalized using the observed values for the corresponding 'control' treatments in each experiment for 'secondary axis defoliation' (A), 'primary axis defoliation' (B), 'basal axis ablation' (C) treatments. ***, significant at P<0.001; **, significant at P<0.01; *, significant at P<0.05; ns, not significant.

The impact of partial defoliation and ablation on axis development was analysed by comparing the development of plants subjected to 'secondary axis defoliation', 'primary axis defoliation' and 'basal axis ablation' treatments with plants subjected to 'control' treatments (Fig. 5). No change in primary axis development was observed for 'secondary axis

defoliation' and 'basal axis ablation' treatments compared to the values observed for 'control' treatments (Fig. 5A, C). Conversely for primary axis, phytomer appearance rate, internode length and internode linear weight were significantly decreased for 'primary axis defoliation' treatments (Fig. 5B). Complete defoliation of the primary axis involved no change of secondary axis development (Fig. 5B) whereas complete defoliation of secondary axes (Fig. 5A) led to decrease the length and the linear mass of the internode on the secondary axes. Basal axis ablation (Fig. 5C) involved a significant (+31%) increase in phytomer appearance rate of secondary axes. No significant difference in morphogenesis and biomass growth processes on secondary axes was observed between 'basal axis ablation' and 'control' treatments.

In experiment 6 (Fig. 6), we compared the development of the two shoots of each plant. For the 'half defoliation' treatment, for each plant, the development of the completely defoliated shoot (afterwards called 'full defoliation' shoot) was compared with the development of the 'control' shoot (Fig 6A). For the 'half dark' treatment, for each plant, the development of the 'dark control' shoot was compared with the development of the 'control' shoot (Fig 6B). In treatment 'half dark', the phytomer appearance rates on primary and secondary axes were significantly ($P<0.01$) lower for the 'dark control' shoots than for the 'control' shoots (Fig. 6B). No difference in internode length on the primary axis was observed between the two shoots ('control' or 'dark control') of the plants subjected to the 'half dark' treatment. For the 'half defoliation' treatment, phytomer appearance rate on the secondary axes was significantly higher for the 'full defoliation' shoots than for the corresponding 'control' shoots. For this treatment ('half defoliation'), no significant difference was observed between the two shoots for phytomer appearance rate on primary axis (Fig. 6A). Internode length was significantly shorter (-62%) for the 'full defiolation' shoots than for the corresponding 'control' shoots.

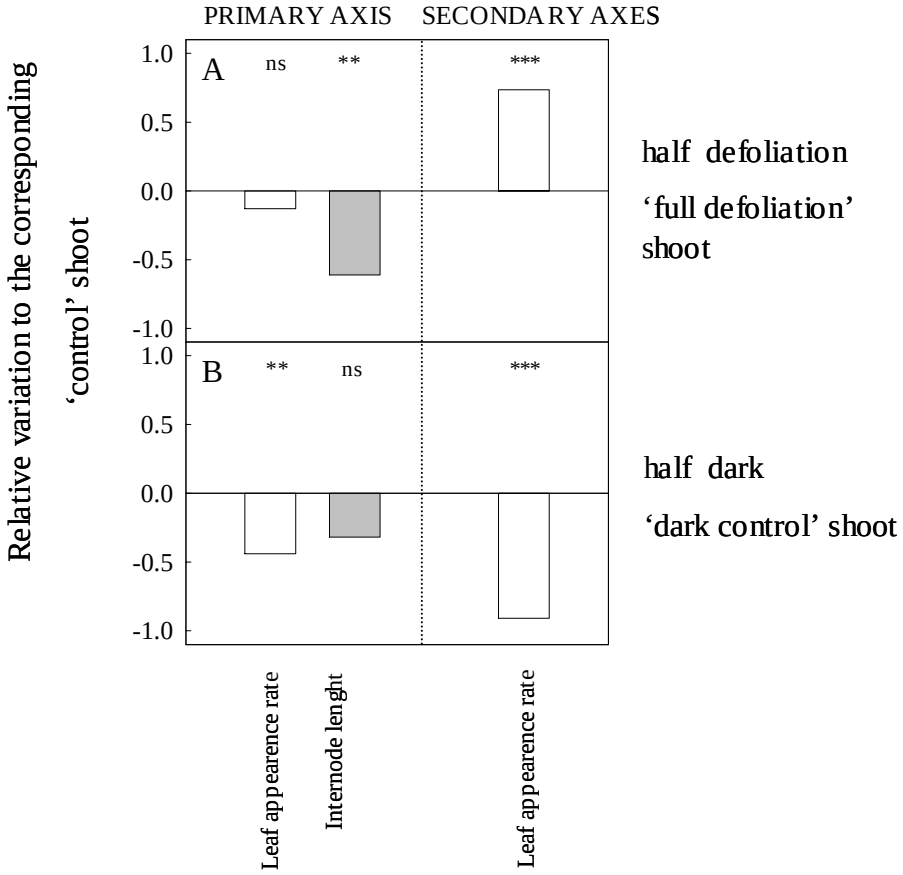


FIG. 6. Relative variation of phytomer appearance rate on primary and secondary axes and of internode length on primary axis for the 'full defoliation' shoot ('half defoliation' treatments at the whole plant level) (A), and for the 'control dark' shoot ('half dark' treatments at the whole plant level) (B) normalized using the observed values for the corresponding 'control' shoots for both treatments. ***, significant at P<0.001; **, significant at P<0.01; ns, not significant.

Root development

We investigated the impact on root development of modifying photoassimilate supply, by analysing the correlation between the relative increase in whole plant biomass increase and the relative increase in reserve biomass increase. We carried out the correlation analysis for the whole dataset, to assess the differences in root development associated with changes in architecture. These correlations were significant (P<0.001) (Fig. 7), whether we considered plants without axis ablation or defoliation ('control', 'control with clusters' and 'dark control' treatments) only or the whole dataset (R_1^2=0.93 for 'control', 'control with clusters' and 'dark control' treatments and R_2^2=0.91 for the whole dataset). The slopes of the two linear regression lines (a_1=1.60 and a_2=1.50) were not significantly different (F(2,78)=2.14). We

observed no significant difference between the two cultivars in terms of the significance of the correlation or the slopes of the regression lines obtained (data not shown).

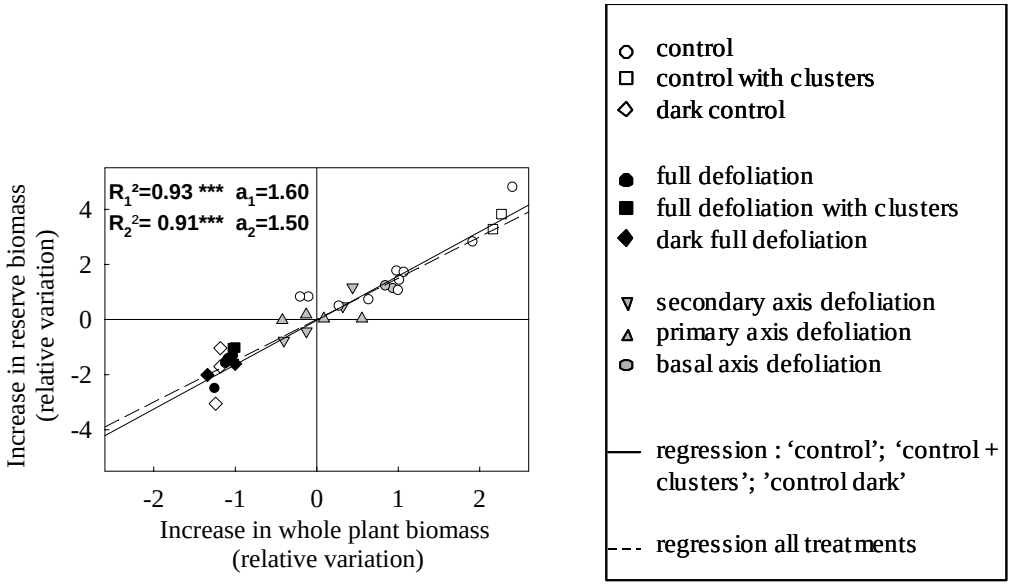


FIG. 7. Variation around the observed mean values for the increase in reserve biomass (see Table 4 for a description of the variable) as a function of variation around the mean for whole plant biomass increase. The solid lines represent the linear regression for 'control', 'control with clusters' and 'dark control' treatments and the dashed lines represent the same regression for the whole dataset. Each point corresponds to the mean value for the same treatment in each experiment (except expt. 6). R_1^2 is the correlation coefficient of the linear regression for the plants subjected to 'control', 'control with clusters' and 'dark control' treatments and R_2^2 is the equivalent correlation coefficient for the whole dataset. a_1 and a_2 are the slopes of the regression lines. The significance of the regressions was assessed with Pearson's test. *** significant at P<0.001, ns, not significant.

Cluster development

The development of clusters and berries was investigated in experiment 2, for 'control with clusters' and 'full defoliation with clusters' treatments. Two clusters were retained on each plant (Fig. 1), one cluster (C1) on a shoot with unmodified vegetative development for 'control with clusters' treatment, or on a completely defoliated shoot for treatment 'full defoliation with clusters' treatment. The other cluster (C2) was retained on a completely defoliated and pruned shoot for both treatments (Fig. 1). No significant difference in the number of berries per cluster or cluster biomass was observed between cultivars. Furthermore, no significant differences in the number of berries was found between the two treatments, for either cluster position (P=0.35). The increase in cluster or berry biomass throughout the

experiment was almost zero for both clusters of the ‘full defoliation with clusters’ treatment. For the ‘control with clusters’ treatment, the increase in cluster (Fig. 8A) and berry biomass (Fig. 8B) was significantly (P<0.05) greater for C1 than for C2 clusters.

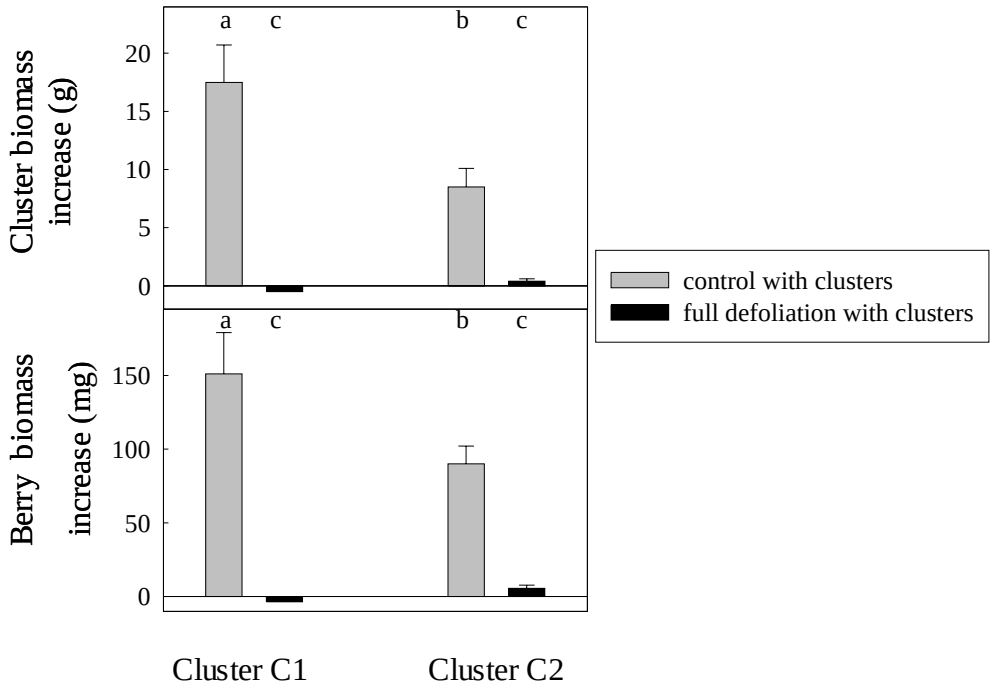


FIG. 8. Increase in cluster biomass (A) and in berry biomass (B) for the two clusters for ‘control with clusters’ and ‘full defoliation with clusters’ treatments in experiment 2, for both cultivars. Cluster 1 (C1) was located on an unpruned shoot and cluster 2 (C2) was located on the pruned shoot (see figure 1 for treatment description). Values with different letters were significantly different at P<0.05, errors bars represents the standard deviation.

DISCUSSION

Plasticity of plant development

Considerable variability of microclimatic conditions (9) (Table 1), coupled with various architectural management practices (11) (Fig. 1) and resulting in 40 sets of conditions defined in terms of the combination of initial plant leaf area and level of photosynthetic active radiation, was observed in the experiments (Table 3, Fig. 2). The impact of these experimental combinations on plant development was analysed as a function of the variation of ten growth variables. These variables were related to various plant growth processes, such as organogenesis, morphogenesis, biomass production and biomass allocation. Those processes were studied at different scales: the whole plant scale for variations of total and reserve biomass, and at the scale of the organ for organogenesis, morphogenesis and biomass growth processes on primary and secondary axes. Based on the extent of the variation in these variables, biomass accumulation at whole plant level seemed to be the most plastic process (Table 4). The processes operating at whole-plant level displayed twice as much variation as the processes operating at the organ level. For processes operating at the organ level, a hierarchy was observed as a function of two criteria: type of axis, and process (Table 4). For comparisons of similar processes, less variation was observed for the primary axis than for the secondary axes. Variability depended also on the nature of the process, with an increasing gradient from organogenesis to morphogenesis to biomass growth. The various experimental designs resulted in a wide range of assimilate supply among the treatments (Fig. 2). The assimilate supply for each plant was quantified by assessing the increase in whole plant biomass (Fig. 2), which is equivalent to the net carbon balance (Monteith, 1977).

A co-ordinated system of regulation for growth processes allows plant development in fluctuating radiative environments

We classified the responses of growth processes to assimilate supply in the absence of defoliation or axis ablation. We obtained the following hierarchy: primary axis organogenesis < internode linear weight = area leaf weight < secondary axis organogenesis < reserve biomass accumulation, with primary axis organogenesis the least affected by assimilate supply. We did not include organ morphogenesis in this hierarchy because it was not correlated with assimilate supply. No significant difference in the response to variations in assimilate supply was observed between cultivars, as previously reported for the response to variations in trophic competition (Pallas *et al.,* 2009).

Primary axis organogenesis was maintained at a sustained rate even in situations in which the assimilate supply was small, including situations with no incident PAR. This finding highlights the predominance of the production of new phytomers by the primary axis meristem over the other processes (Table 4). Conversely, a marked decrease in secondary axis organogenesis was observed in situations of strong trophic competition (Lebon *et al.,* 2006; Pallas *et al.,* 2008). This finding confirms that the decrease in total leaf area observed in the absence of assimilate results mostly from a decrease in the number of leaves on the secondary axes (Lebon *et al.,* 2006; Pallas *et al.,* 2008).

The lower area leaf weight recorded in low-irradiance conditions was associated with an increase in leaf area with respect to biomass allocation to the leaves. Similarly, the lower internode specific weight was associated with an increase in the length of internodes with respect to biomass allocation to the internodes. This finding is consistent with other studies reporting lower organ specific weights for plants grown in low-irradiance conditions (Meziane and Shipley, 1999; Chenu *et al.,* 2007, Bell and Galloway, 2008). Allometric changes in plant organs can be analysed as an adaptive property partly counterbalancing the lower level of total plant growth under conditions of resource limitation (Sultan, 2000; Chenu *et al.,* 2007). In individual plants, this adaptation results from the regulation of signalling (Pigliucci and Schmitt, 1999) during plant development, to promote the growth of organs involved in resource capture (Sultan, 2000). However, other authors have interpreted variations of the specific weight of the organs as being a result of source-sink equilibrum unrelated to the functional adaptation of plants. In the first of these two theories, the decrease in area leaf weight results from a change in leaf morphology during leaf expansion, particularly as concerns the thickness of the mesophyllum (Granier and Tardieu, 2009). This change leads to both a decrease in photosynthetic activity per unit leaf area and an increase in total leaf area for a given amount of biomass allocated to leaves. The overall advantage at the scale of the plant depends on the cumulative photosynthesis response. This increase in plant leaf area and internode length appears to be advantageous for young plants competing with other plants, as it increases the amount of light intercepted (Violle *et al.,* 2009). However, its potential advantages are less clear for large plants with a high level of self-shading, because an increase in plant leaf area does not result in an increase in the amount of intercepted light.

In the second theory, variations in organ weight are linked only to the existence of a transient carbohydrate reserve pool in these organs. The potential size of this pool is determined by organ size, regardless of the level of trophic competition, and the amount of carbon in this pool is determined by the level of trophic competition in the plants (Thornley and Hurd, 1974; Bertin *et al.*, 1999).

Consequently, two alternative approaches may be used to analyse the absence of a link between organ morphogenesis and assimilate supply. These two approaches differ in terms of the status of specific organ weight, which may be either a controlled variable or dependent on organ morphogenesis and

trophic competition. In the first case, area leaf weight is determined by environmental signals, such as incident PAR, regardless of trophic competition. Organ size is determined by the amount of biomass allocated to the organ, divided by the specific weight of the organ. The resulting organ size therefore depends on the relative decreases in specific organ weight and allocated biomass. No relationship is found between organ size and biomass production (Fig. 3) if the decrease in biomass production is perfectly compensated by changes in specific organ weights in response to incident PAR. Secondly, many authors have suggested that organ morphogenesis is determined by variations of the rate and duration of organ expansion in response to environmental conditions, in a process mediated by non-trophic signalling (e.g. Tardieu *et al.,* 1999). This would suggest that organ size determines the capacity of the transient reserve pool of the organ and that trophic competition determines the level to which this pool is filled. Indeed, a number of relationships have consistently been identified, establishing a link between the rate and duration of organ morphogenesis on the one hand and environmental variables on the other. For example, leaf expansion has consistently been shown to be very sensitive to soil water status (Lecoeur *et al.,* 1995; Lechner *et al.,* 2008), temperature (Fournier and Andrieu, 2000 (a)), vapour pressure deficit (Chenu *et al.,* 2008) and light quality (Christophe *et al.,* 2006). Going beyond analyses of the correlations between organ expansion and environmental conditions, organ size development seems to be linked to a system of genetic regulation (Reymond *et al.,* 2003) in response to microclimatic variations, ensuring robust plant development in various environments.

The absence of a decrease in root/shoot ratio in response to decreasing assimilate supply (Fig. 7) is not consistent with an adaptive response promoting leaf development in conditions in which assimilate is lacking similar to that observed for herbaceous species (Shipley and Meziane, 2002). The observed difference between our results and the predictions of this theory may be linked to the higher level of priority accorded to the storing of reserves in young perennial plants than in grapevine (Keller *et al.,* 1995).

Defoliation, axis ablation and darkness involve changes in the relationships between growth processes

Defoliation, axis ablation or darkness treatments resulted in many changes in the relationships between growth variables and assimilate supply that could not be directly attributed to source-sink relationships (Figs. 4,5 & 6). This was particularly true for secondary axis organogenesis (Figs. 4,5 & 6). The increase in the rate of organ production on the defoliated secondary axes of shoots subjected to the ‘full defoliation’ and ‘primary axis defoliation’ treatments highlights the existence of a non-trophic determinant of axis development. This increase probably resulted from a hormonal signal that increased axis organogenesis by decreasing ABA synthesis (Abo Hamed *et al.,* 1981). Indeed, in

natural conditions, the production of ABA by leaves has been observed, leading to a decrease in meristem activity (Neales and McLeod, 1991). The absence of such an increase for primary axis organogenesis in 'full defoliation' and 'secondary axis defoliation' treatments clearly emphasizes the fact that the phyllochron of primary axis is really stable and can not increase. The absence of an increase of the rate of phytomer production on secondary axes for the shoots subjected to 'dark full defoliation', 'dark control' treatments which had the same photosynthetic activity than 'full defoliation' shoots also highlights the existence of a light-mediated signal regulating meristem activity (Robin *et al.,* 1994; Warnasooriya and Montgomery, 2009) (Fig. 4). The existence of this light mediated signal has been confirmed by the differences in term of internode length between the shoots subjected to 'full defoliation', 'dark control' and 'dark full defoliation' treatments. The darkness led to increase internode length relatively to the amount of assimilate allocated to internode. Conversely, a trophic approach could be used to analyse the results for plants subjected to the 'basal axis ablation' treatment. Based on the changes in source/sink ratio (Pallas *et al.,* 2009), axis ablation at the base of the shoot leads to an increase in development of the remaining axes, due to a decrease in trophic competition between the secondary axes (Fig. 5).

Is the common assimilate pool assumption appropriate?

Models of carbon production and allocation are generally based on one of two hypotheses: the 'common assimilate pool' assumption (e.g. Letort *et al.,* 2008 (a)) or 'the transport-resistance' assumption (e.g. Deuleuze and Houllier, 1997). The transport-resistance assumption arose from physiological studies of phloem transport (Münch, 1930), in which assimilate fluxes were found to be proportional to an osmotic gradient between the sources and sinks of the assimilates, divided by a transport-resistance factor (Thornley, 1976). The 'common assimilate pool' theory has been used in various modelling approaches and is supported by experimental evidence. For instance, Heuvelink (1995) showed that the distance between leaves and trusses had no impact on truss development in tomato plants. The total amount of assimilate in the plant was the only factor determining final truss weight. Most of the results we obtained in this study suggest that this assumption is not appropriate for studies of the plasticity of grapevine development. According to this theory, in experiment 2, the two clusters on the shoots with and without leaves should have displayed similar patterns of development regardless of their positions on the plant (Fig. 8). In experiment 6, the two shoots corresponding to the 'half defoliation' and 'half dark' treatments should have displayed similar patterns of development (Fig. 6). The results of these two experiments go against expectations based on the common assimilate pool theory. Thus, the common assimilate pool appears to be an inadequate simplification for the modelling of grapevine development. The observed differences between tomato and grapevine may be linked to the rate of assimilate circulation in the phloem, with a greater impact of topological distance

in larger plants. This hypothesis appears to be relevant to the transport-resistance theory approaches used to model tree development (e.g. Allen *et al.*, 2005). The 'common assimilate pool' assumption may, however, be appropriate for descriptions of biomass allocation in such complex systems, provided they are broken down into smaller subunits, such as individual axes, to which the 'common assimilate pool' assumption could then be applied. According to the results of this study, it appears that a representation of grapevine as a sum of independent axes could be relevant in term of biomass partitioning (Sprugel et *al.,* 1991 ; Lacointe et *al.,* 2004). Indeed, the biomass growth of the secondary axes (respectively primary axis) in the plants subjected to primary axis defoliation (respectively secondary axis) was the same than in 'control' plants. The relevance of this theory remains unclear and needs to be further evaluated, using, for example, ^{14}C labels in order to evaluate the ratio of photo-assimilates produced inside an axis and allocated to an other one. A dynamic study of these fluxes could be relevant, if we consider each axis as an independent unit, to determine the carbon balance of each axis and the transition time between the heterotrophic and the autotrophic phase of its development (Bosc, 2000).

Conclusions

Many of the results of this study clearly highlight the inadequacy of some of the hypotheses underlying the use of plant carbon partitioning models to model grapevine development. In these models, all plant developmental processes are considered to be a consequence of the source-sink relationships between organs (Letort *et al.,* 2008 (a)). Many other non-trophic effects and compensatory growth mechanisms were observed in this study, showing that plant development is driven by a combination of trophic and of non-trophic determinants. Moreover, in many models, carbon partitioning depends purely on the sink strength of organs, with the topological distances between the organs not taken into account (Luquet *et al.,* 2006; Letort *et al.,* 2008 (a)). The results of our study suggest that it is essential to take into account the topological distances between the sources and the sinks of assimilates for grapevine. Some of the quantifications in this study also suggest new formalisms for increasing the ability of models to take plant phenotypic plasticity into account. The combination of both an ecophysiological model for morphogenesis taking environmental signals into account and a biomass-driven model for organogenesis and biomass allocation appears to be a promising approach.

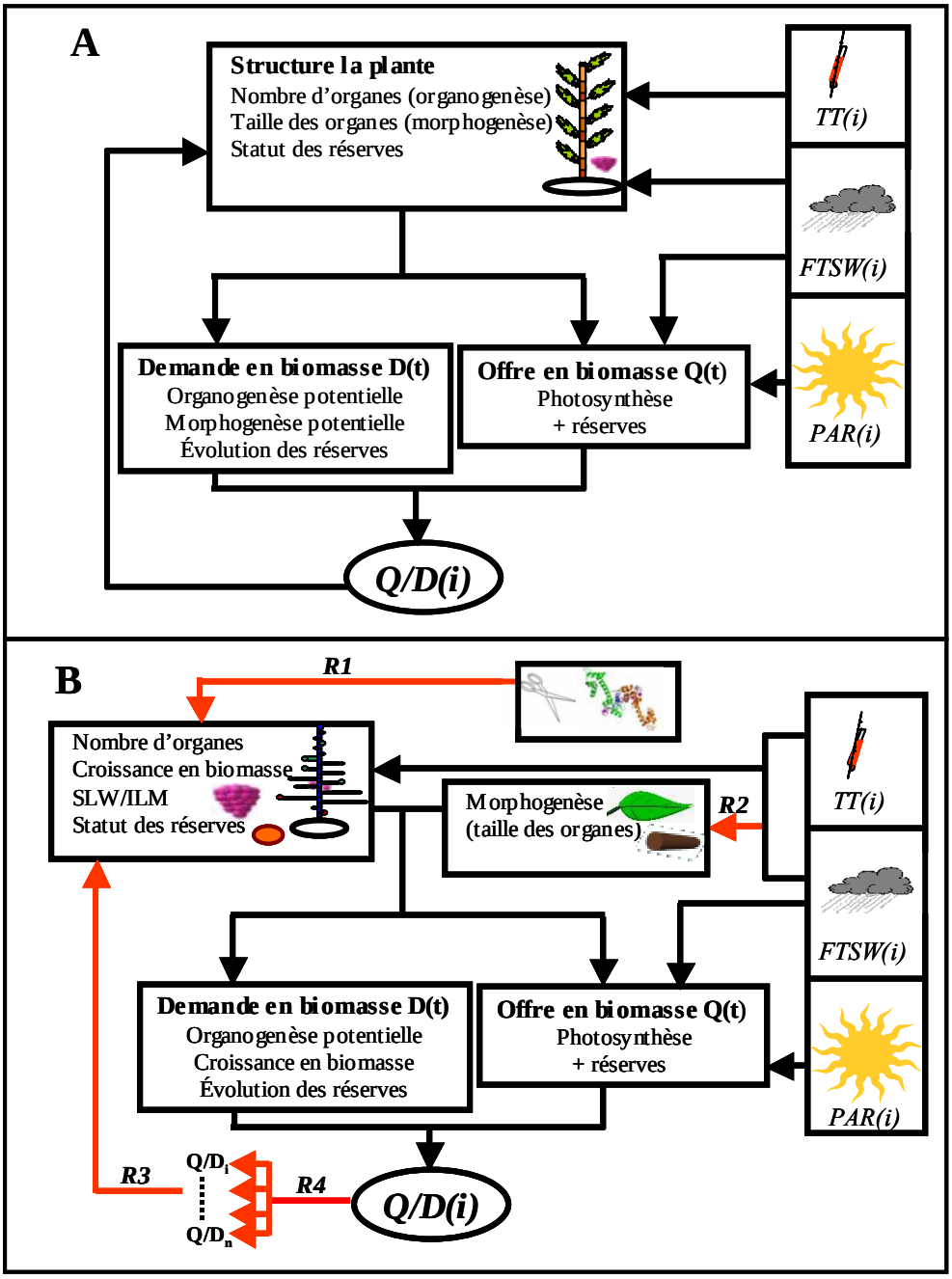


Figure IV.2 : Proposition des nouveaux formalismes. A. Représentation schématique du simulateur développé chapitre III. B. Représentation schématique du nouveau formalisme envisagé à partir des résultats du chapitre IV. *R1, R2, R3, R4* sont les nouvelles règles envisagées.

3 Conclusions – proposition d'un nouveau formalisme

A partir des résultats analytiques de la partie précédente de nouvelles hypothèses de modélisation de la croissance des organes et de la plante entière sont proposées dans ce chapitre. Par rapport aux précédents formalismes (*cf.* Chap.III.1 (Figure IV.2.A)), quatre nouvelles règles sont proposées (Figure IV.2.B). Les règles proposées restent à être entièrement justifiées expérimentalement. Une étape supplémentaire de validation exacte des différentes relations puis de quantification des paramètres sera nécessaire pour que de nouvelles relations soient incluses dans un modèle complet.

- Règle 1 : L'organogenèse et ses relations avec la compétition trophique (*Q/D*) (*cf.* Chap.II.2) peuvent être modulées par des modifications de l'architecture.
- Règle 2 : L'expansion des organes est déterminée par un programme endogène qui est modulé par les variables environnementales (disponibilité en eau, température). La compétition trophique n'affecte l'expansion des organes que dans des cas « limites », où la disponibilité en carbone est très faible.
- Règle 3 : La compétition trophique détermine la croissance en biomasse des organes. Tous les organes sont considérés comme des « pools transitoires de biomasse » qui stockent et remobilisent de la biomasse.
- Règle 4 : La biomasse produite par la photosynthèse n'est pas répartie selon la théorie du « pool commun » à l'échelle de la plante entière. Elle est allouée préférentiellement à la croissance des organes situés à proximité topologique des sources. La théorie du « pool commun » peut être appliquée à des sous-ensembles homogènes comme par exemple des axes individuels.

Ces nouvelles règles remettent en cause certaines des hypothèses fondatrices du modèle GreenLab. Nous présenterons rapidement une description de nouveaux formalismes de modélisation s'appuyant sur ces 4 règles qui pourraient être intégrées dans une nouvelle version du modèle GreenLab. Toutefois une réflexion doit être menée pour éviter un « sur-paramétrage » du modèle. Les hypothèses présentées ci-après n'en sont qu'au stade de proposition. Une fois que l'importance relative des différentes relations pour rendre compte de la plasticité du développement de la plante aura été effectivement quantifiée, un choix définitif des formalismes pourra être réalisé.

3.1 Répartition de la biomasse produite dans le système

Les expérimentations précédentes ont montré que la biomasse produite n'est pas allouée à un « pool commun » mais que la biomasse est allouée préférentiellement aux puits les plus proches des sources (règle 4). Une réflexion doit être menée sur le niveau de complexité nécessaire pour rendre compte de ces effets locaux.

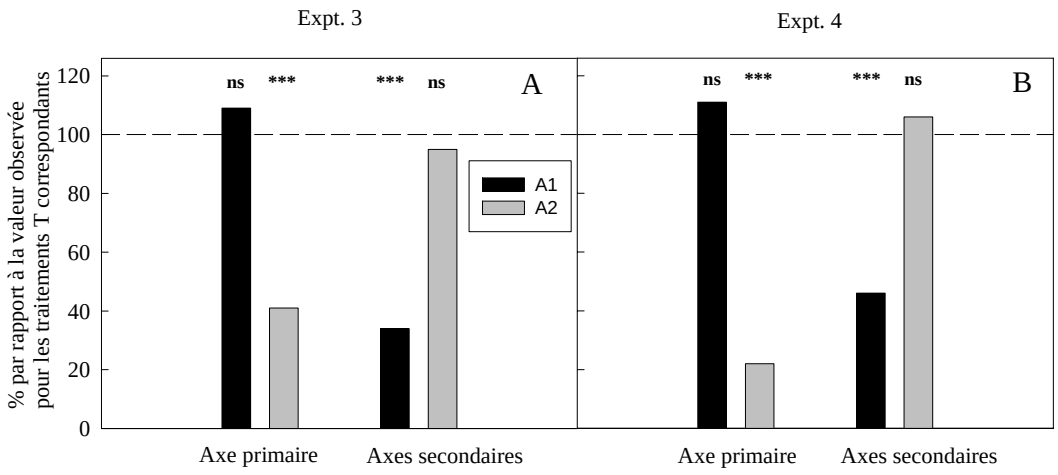


Figure IV.3: Variation de la masse linéaire des entrenœuds (*ILM*) par rapport aux valeurs observées pour les traitements T correspondants dans l'expérimentation 3 (A) et 4 (B). ns, non significatif, *** significatif à P<0.001. (voir § 2 pour la description des traitements et des expérimentations).

Deux modes de représentation peuvent être envisagés. Le premier mode tiendrait compte d'une décomposition de la plante en sous-ensembles, en considérant chaque axe ou ensemble d'axes comme des sous-ensembles indépendants. Dans le deuxième mode, la plante serait décomposée en phytomères qui échangent de la biomasse en fonction de leurs distances respectives. Le premier mode se rapproche de la théorie de l'autonomie des branches, où la biomasse produite est allouée aux organes de ce même axe (Sprugel *et al.,* 1991 ; Kurth, 1994). Le deuxième mode est proche des principes des modèles « transport - resistance » (Minchin *et al.,* 1993) et présente de fait tous les inconvénients exposés précédemment (*cf.* Chap.II.1) (difficulté à évoluer et/ou optimiser les paramètres). Ce mode de représentation (« transport - resistance ») nécessiterait une description de l'interception du rayonnement à l'échelle de l'organe, alors que le mode de représentation basé sur la théorie de l'autonomie des branches ne nécessite cette description qu'à l'échelle de l'axe. De plus, les expérimentations réalisées durant ce travail, notamment celles où les plantes étaient effeuillées sur l'axe primaire ou sur l'ensemble des axes secondaires (traitements A1, A2 *cf.* § 2), ont confirmé que le mode de représentation basé sur l'autonomie des branches est proche des modalités d'allocation de la

biomasse pour la vigne. Dans ces expérimentations, les axes feuillés des traitements A1, A2 et T avaient des niveaux de développement proches de ceux des traitements T, même si les autres axes étaient effeuillés (Figure IV.3). Ces résultats soulignent bien le caractère « quasi-autonome » de chaque axe en terme de répartition de biomasse.

Nous présentons ici un essai de formalisation du mode de répartition de biomasse basé en partie sur la théorie de l'autonomie des branches tout en considérant malgré tout qu'une partie variable des assimilats produits par l'activité photosynthétique d'un axe peut être exportée en dehors de l'axe. Une partie de la biomasse produite par un axe serait allouée à ce même axe et l'autre partie serait allouée à « un pool d'assimilats circulants » auquel tous les axes auraient un accès commun quelle que soit leur position topologique dans le système. On obtiendrait donc, à l'aide d'un coefficient $\lambda_i(t)$ pour chaque axe i au cycle t de développement de la plante, la part de biomasse produite par l'axe i qui serait allouée aux organes de ce même axe. D'où, en considérant $Q_i(t)$ la biomasse photosynthétique produite par l'axe et $q_i(t)$, la biomasse provenant de la photosynthèse qui est allouée à cet axe, on obtiendrait:

$$q_i(t) = (1 - \lambda_i(t)).Q_i(t) \qquad \text{(IV.1)}$$

Si $\lambda_i(t)$=0 toute la biomasse produite par l'axe « resterait » dans l'axe. Si $\lambda_i(t)$=1 toute la biomasse produite serait alors allouée au « pool d'assimilats circulants ». Ce coefficient λ_i peut varier en fonction de l'âge de l'axe, de son niveau de développement, et de son type. L'importance relative de ces différents facteurs pouvant faire varier le coefficient λ_i devra être évaluée pour éviter tout sur - paramétrage. On peut donc déduire la quantité de biomasse allouée au « pool d'assimilats circulants » ($Q_{pool}(t)$) au cycle t de développement de la plante :

$$Q_{pool}(t) = \sum_{i=1}^{n} \lambda_i(t).Q_i(t) \qquad \text{(IV.2)}$$

avec n le nombre total d'axes.

L'implémentation de ce nouveau formalisme de répartition de biomasse dans un nouveau modèle, nécessiterait une description précise dans l'espace de la structure du couvert pour pouvoir calculer la part de rayonnement incident intercepté par chaque axe. Ceci serait possible à l'aide d'une représentation 3D à l'échelle de la plante couplée à un bilan radiatif.

3.2 Morphogenèse « potentielle » et demande en biomasse

Les observations préalables ont montré que la morphogenèse des organes est très peu ou pas affectée par la compétition trophique mais qu'elle est principalement déterminée par les variables environnementales (règle 2). Nous proposons de considérer l'expansion potentielle des organes comme dépendante d'une vitesse d'expansion (cm².GC^{-1}, pour les feuilles ; cm.GC^{-1}, pour les entrenœuds ; cm^3.GC^{-1} pour les baies) et d'une durée d'expansion déterminée pour chaque organe en fonction des variables environnementales.

Dans ce nouveau formalisme, la vitesse potentielle d'expansion serait décomposée pour chaque organe en un produit de deux fonctions f_0 et E_o (avec $o=f,e,b$, respectivement pour les feuilles, les entrenœuds et les baies). $f_o(j)$ serait une fonction décrivant l'évolution de la vitesse maximale de croissance en fonction de l'âge chronologique de l'organe. Cette vitesse maximale de croissance serait celle observée dans des conditions environnementales « optimales ». La deuxième fonction E_o prenant des valeurs comprises entre 0 et 1 permettrait de moduler les processus d'expansion de chaque organe en fonction de leur sensibilité aux variables environnementales pour pouvoir obtenir une vitesse potentielle de croissance à chaque cycle de développement de la plante.

En considérant $SF(j,t)$, $L(j,t)$, $V_{b,}(j,t)$ respectivement la surface de la feuille, la longueur de l'entrenœud, et le volume de la baie, d'âge chronologique j, au cycle t de développement de la plante ; on obtiendrait les dimensions potentielles $SF_p(j,t)$; $L_p(j,t)$; $V_{b,p}(j,t)$ des différents organes au cycle t de développement de la plante :

$$SF_p(j,t) = SF(j-1,t-1) + E_f(t).f_f(j)$$
$$L_p(j,t) = L_p(j-1,t-1) + E_e(t).f_e(j)$$
$$V_{b,p}(j,t) = V_b(j-1,t-1) + E_b(t).f_b(j) \qquad \text{(IV.3)}$$

La grappe serait représentée comme une population de baies indépendantes et non plus comme un compartiment homogène. Cette décomposition permettra de prendre en compte les variations de croissance des baies au sein d'une même grappe (Ollat *et al.,* 2002).

En considérant $SLW_{\min}$, $ILM_{\min}$, $BM_{\min}$ comme étant respectivement la masse surfacique minimale des feuilles, la masse par unité de longueur minimale des entrenœuds, et la masse par unité de volume

minimale des baies, on pourrait en déduire la demande totale $d_{exp,i}(t)$ de chaque axe i au cycle t de développement de la plante :

$$d_{exp,i}(t) = \sum_{j=1}^{t} E_f(t).f_f(j).SLW_{\min} + \sum_{j=1}^{t} E_e(t).f_e(j).ILM_{\min} + \sum_{j=1}^{t} E_b(t).f_b(j).BM_{\min} \qquad \text{(IV.4)}$$

Suivant ce formalisme, si pour un axe donné la quantité totale de biomasse allouée à l'axe était suffisante pour égaliser sa demande (eq. IV.3), l'expansion potentielle des organes pourrait être réalisée (eq. IV.3). Dans ce cas là, les valeurs de *SLW*, *ILM*, et B*M* seraient supérieures aux SLW_{min}, ILM_{min}, et BM_{min} pour cet axe (*cf.* § 3.4). Si, par contre, la quantité de biomasse allouée à chaque axe était inférieure à leur demande (eq. IV.4) l'expansion « potentielle » ne pourrait être réalisée et l'expansion des organes serait alors contrainte par les valeurs de SLW_{min}, ILM_{min}, et BM_{min}. Ce cas où la morphogenèse potentielle n'a pas été maintenue n'a été observé que dans des situations où le niveau de contrainte trophique était très fort (*cf.* § 2.3). Cette robustesse de la morphogenèse est sans doute à mettre en relation avec de possibles remobilisations d'assimilats depuis les autres organes de la plante pour « maintenir » la morphogenèse potentielle. Les formalismes permettant de calculer la quantité totale de biomasse allouée à chaque axe (photosynthèse, remobilisation, « pool d'assimilats circulants ») sont exposés au paragraphe 3.4.

3.3 Organogenèse des axes

L'organogenèse des axes devra pouvoir répondre à des modifications de l'architecture. Pour chaque axe, le rapport $q_i(t)/d_{exp,i}(t)$, pourrait être assimilé à un *Q/D* à l'échelle de l'axe, qui déterminerait les probabilités d'arrêt, de pause ou de production de feuilles pour chaque axe. Ces probabilités dépendraient du type d'axe, de leur niveau de développement (*cf.* Chap.III.2) mais aussi des perturbations du fonctionnement de chaque axe liées aux pratiques de taille en vert (Régle 1). Les variations des vitesses de développement des axes au cours du développement de chaque axe en fonction des pratiques culturales qu'ils subissent remettraient en cause l'hypothèse de « l'impact initial » adoptée dans le modèle précédent (*cf.* Chap.III). Cette nouvelle hypothèse nécessiterait de calculer à chaque cycle de croissance de l'axe une vitesse de développement en fonction de l'état trophique de l'axe et des pratiques culturales que la plante subit.

3.4 Morphogenèse « réelle » et croissance en biomasse des organes

En plus d'agir directement sur l'organogenèse des axes, la compétition trophique détermine la croissance en biomasse des organes (Règle 3). La compétition trophique affecte aussi la morphogenèse des organes, mais uniquement dans des cas limites où le niveau de compétition trophique est très élevé. Dans ce cas-là, les organes ne peuvent atteindre leur expansion potentielle (*cf.* § 3.2) (Règle 2). Nous proposons ainsi un formalisme permettant à la fois de calculer en fonction de l'intensité de la compétition trophique à l'échelle de l'axe, la croissance en biomasse et l'expansion « réelle » de chaque organe.

- 1er cas : $\frac{q_i(t)}{d_{\exp,i}(t)} \geq 1$.

Dans ce cas, la biomasse photosynthétique allouée à l'axe *(i)* permettrait de couvrir la demande des organes pour réaliser leur expansion potentielle (*cf.* § 3.2). L'excédent de biomasse serait alors mis « en réserve » dans les différents organes de l'axe pour permettre leur croissance en biomasse (détermination des *SLW*, *ILM* et *BM* réels) en fonction des forces de puits des différents organes.

- 2ème cas : $\frac{q_i(t)}{d_{\exp,i}(t)} < 1$

Dans ce cas, la biomasse photosynthétique allouée à l'axe *(i)* ne permettrait pas de couvrir la demande en biomasse des organes pour leur expansion. Les organes auraient donc besoin de biomasse provenant d'autres sources. Les différentes sources de biomasse pourraient être classées en fonction de priorités en termes de remobilisation de biomasse :

- biomasse « mise en réserve » dans l'organe
- biomasse « mise en réserve » dans l'axe
- biomasse du « pool d'assimilats circulants » (*cf.* § 3.1)
- biomasse « mise en réserve » dans les parties pérennes

L'ensemble de ces compartiments pourrait « fournir » de la biomasse selon des seuils définis par avance. Des ordres de priorités pourraient être envisagés pour rendre compte également de la capacité de chaque organe à attirer la biomasse provenant de ces différentes « sources » en fonction de leur type, et de leur âge. La prise en compte de ces paramètres (seuils de mobilisations ou capacité d'attraction de la biomasse) devra être sans doute simplifiée pour éviter le « sur - paramétrage » du

modèle et pour éviter de longues et complexes expérimentations dont la plus-value sur la capacité du modèle à rendre compte de la plasticité phénotypique sera sans doute faible.

Ainsi, par exemple, selon le classement ci-dessus, ce serait tout d'abord la biomasse provenant de l'organe lui-même qui serait mobilisée. En effet, il est tout à fait envisageable avec le formalisme présenté, que la biomasse de l'organe au cycle *t-1* de développement soit suffisante pour aboutir à des valeurs de *ILM*, *SLW* ou *BM* au cycle *t* supérieures à leur valeur minimale (ILM_{min}, SLW_{min}, BM_{min}) tout en maintenant l'expansion potentielle. Si la quantité de biomasse des organes n'était pas suffisante pour aboutir à des valeurs supérieures à ILM_{min}, SLW_{min} ou BM_{min}, ce serait ensuite la biomasse mise en « réserve » dans les autres organes de l'axe qui serait mobilisée. Si la quantité de biomasse mobilisable depuis les organes de l'axe ne suffisait toujours pas à couvrir la demande il serait alors nécessaire de mobiliser de la biomasse, depuis le « pool d'assimilats circulants », puis depuis les réserves. Si après tous ces phénomènes de remobilisation de biomasse la quantité de biomasse allouée aux axes ne permettait pas de réaliser l'expansion potentielle des organes, les organes seraient alors dans ce que l'on pourrait appeler le « cas limite de la morphogenèse » (*cf.* § 3.2). L'expansion potentielle des organes ne pourrait être assurée et les dimensions des organes seraient alors contraintes par les valeurs de SLW_{min} , ILM_{min} et BM_{min}.

Une fois que tous les phénomènes de remobilisation et d'allocation de biomasse auraient eu lieu pour chaque et s'il restait encore de la biomasse au sein du « pool d'assimilats circulants », celle-ci serait répartie entre les différents organes, incluant les parties pérennes, pour permettre leur croissance en biomasse en fonction des forces de puits respectives des différents organes.

3.5 Autres possibilités de formalismes

Nous avons présenté ci-dessus, des formalismes résultant des quatre hypothèses exposées précédemment que nous pensons être les plus adéquats pour rendre compte des phénomènes observés dans les expériences conduites durant ce travail. Une des plus importantes hypothèses qui affectent tous les processus de développement est celle concernant la répartition de la biomasse produite entre les axes. Selon notre hypothèse, la biomasse serait allouée à chaque axe et au « pool d'assimilats circulants », à priori, sans considérer l'état trophique des différents axes. Un avantage net serait alors donné à l'ensemble des processus de développement (organogenèse, morphogenèse, croissance en biomasse) des axes ayant un état trophique favorable. Cette hypothèse nous semble pertinente car elle est proche des résultats expérimentaux obtenus pour les traitements A1, A2 et T (Figure IV.3).

Une autre possibilité, qui modifierait l'ensemble des processus de croissance des organes, serait de considérer que l'allocation de la biomasse issue de la photosynthèse au « pool d'assimilats circulants » se ferait à postériori. Dans ce cas-là, la biomasse produite par chaque axe permettrait de combler uniquement la demande en biomasse nécessaire pour réaliser la morphogenèse potentielle des axes (*cf.* § 3.2). L'excès de biomasse serait alors alloué au « pool d'assimilats circulants» pour permettre l'expansion potentielle des autres organes des axes où l'offre en biomasse serait insuffisante pour combler leur demande. S'il y a un excédent global de biomasse à l'échelle de la plante, après que les processus de morphogenèse aient été réalisé, cet excédent serait ensuite réparti pour réaliser les processus de croissance en biomasse des organes annuels et des parties pérennes, en fonction de leur force de puits et indifféremment de leur position dans le système. Ce formalisme donnerait, *de facto*, un avantage aux processus de morphogenèse qui seraient réalisés en priorités par rapport aux processus de croissance en biomasse.

CONCLUSION GENERALE

La modélisation dynamique du développement de la vigne offre de nombreuses possibilités pour évaluer la pertinence des pratiques culturales actuelles ou futures. Le développement de la vigne cultivée résulte de l'effet de différents facteurs environnementaux, génotypiques et techniques. Une des principales variables endogènes déterminant en grande partie la plasticité phénotypique est la compétition trophique entre les organes. Elle résulte des effets combinés de ces trois facteurs.

Ce travail a fourni les bases pour la construction d'un modèle prédictif, permettant de simuler le développement de vignes soumises à des pratiques culturales variées et dans des environnements contrastés. L'approche proposée combine la modélisation écophysiologique de la mise en place de la surface foliaire à l'échelle de l'axe individuel et la modélisation mathématiques (GreenLab) du développement des plantes considérant la plante comme une cohorte d'organes topologiquement branchés et se développant en fonction de l'intensité de la compétition trophique. L'originalité de ce travail a été d'utiliser conjointement les deux approches afin de tirer parti des outils et des concepts de chacune et de combler leurs lacunes respectives dans un objectif de modéliser les interactions plante x environnement. Le modèle GreenLab et les outils d'optimisation qui lui sont associés ont permis de quantifier précisément l'état trophique tout au long de son développement. L'approche écophysiologique a permis de proposer de nouveaux formalismes de la réponse du développement de la vigne aux contraintes environnementales, et de les implémenter dans le modèle GreenLab. Un simulateur stochastique du développement de la vigne dans des environnements variés (thermiques, hydriques, lumineux) a ainsi pu être développé.

1 Bilan de la thèse

1.1 Etude de l'influence de la compétition trophique sur l'organogenèse du rameau

Dans ce travail, nous avons confirmé que chez la vigne, la variabilité observée de la surface foliaire du rameau est principalement liée aux variations des processus d'organogenèse des axes secondaires.

Une série d'expérimentations a été menée où le niveau de compétition trophique au sein des plantes a été modulé en manipulant le nombre de fruits se développant sur chaque plante. Grâce aux formalismes utilisés dans le modèle GreenLab et grâce à ses outils d'optimisation associés, il a été possible d'estimer par inversion du modèle le niveau de la compétition trophique au sein de chaque plante en fonction du nombre de fruits s'y développant. En parallèle, une analyse écophysiologique de l'organogenèse, reposant sur une décomposition des processus sous-jacents (débourrement, vitesse, durée) a également été menée. En couplant ces deux approches, une hiérarchisation des réponses à la compétition trophique des processus d'organogenèse a pu être établie.

Cette étude a montré que la vitesse de développement de l'axe primaire est peu ou pas affecté par la compétition trophique. Le débourrement des axes secondaires est automatique et intervient après une durée constante. L'arrêt de développement et la vitesse de développement des axes secondaires sont fortement affectés par la compétition trophique. Pour ces deux processus, une hiérarchie structurelle a été mise en évidence. Les axes secondaires P0 sont moins affectés par la compétition trophique que les axes secondaires P1-P2. Pour l'arrêt de développement, une hiérarchie fonctionnelle a été observée. Les axes les plus développés sont moins sensibles à la compétition trophique

1.2 Développement d'un simulateur du développement de la vigne dans des conditions environnementales contrastées

Un simulateur du développement de la vigne a été développé à partir des relations quantitatives reliant l'organogenèse des axes et le niveau de compétition trophique. Ce simulateur inclut le développement des axes végétatifs, des parties pérennes et des grappes. Un « module hydrique », basé sur des relations quantitatives entre les processus d'organogenèse, la photosynthèse et le niveau de contrainte hydrique a aussi été implémenté. Le simulateur s'est révélé être un puissant outil de prédiction du développement de plantes ne subissant pas de modifications de l'architecture et placées dans des conditions de rayonnement photosynthétiquement actif (*PAR*) et de déficit hydrique édaphique (*FTSW*) variables. Ce simulateur s'est ainsi révélé efficace dans la simulation des flux de biomasse entre les organes et des processus d'organogenèse des axes. Par contre, il a montré ses limites pour prédire à priori les dimensions des organes.

Une analyse de sensibilité a été conduite en faisant parcourir une gamme de valeurs aux variables micrométéorologiques (*PAR*, *FTSW*). Elle a confirmé la pertinence des résultats du modèle, en les confrontant aux résultats expérimentaux disponibles dans la littérature. Cette analyse a ainsi permis de quantifier précisément l'effet du déficit hydrique sur les équilibres entre les développements végétatif et reproducteur.

1.3 Test des hypothèses du modèle GreenLab

Deux hypothèses fondatrices du modèle GreenLab ont été testées pour évaluer et améliorer sa pertinence en tant qu'outil de contrôle et d'évaluation des pratiques culturales. La première hypothèse testée est celle du « pool commun » de biomasse. La deuxième hypothèse est, celle, selon laquelle les processus de morphogenèse des organes sont uniquement déterminés par l'état trophique de la plante. Une base de données regroupant six expérimentations, où les plantes ont été soumises à différentes modifications architecturales rencontrées au vignoble et à différents niveaux de rayonnement photosynthétiquement actif (*PAR*) a été utilisée.

La plasticité de la morphogenèse n'est pas apparue être reliée à l'état trophique de la plante, mais à un programme endogène modulé par l'environnement. Par contre, il a été confirmé que les processus de

croissance en biomasse des organes sont très plastiques en réponse aux variations de l'état trophique de la plante. La plasticité de la croissance en biomasse des organes est apparue comme la variable principale d'ajustement du développement de plante dans des environnements trophiques défavorables. De même, la théorie du « pool commun » de biomasse ne semble pas pertinente pour modéliser avec précision les flux de biomasse au sein de la vigne, notamment entre les différents axes et *a fortiori* pour des plantes soumises à des modifications architecturales.

2 Perspectives de recherche

2.1 Perspectives à court terme

La première perspective immédiate de ce travail sera d'implémenter dans un nouveau modèle les formalismes proposés concernant la représentation des flux de biomasse et de la morphogenèse. Ce nouveau modèle, une fois testé sur un jeu de données indépendant, permettra de modéliser les processus de croissance à l'échelle de l'organe pour des plantes soumises à des pratiques culturales variées. La prise en compte des pratiques de taille nécessitera d'implémenter un « module » de taille dans le modèle. Grâce à ce module l'organogenèse des axes pourra être pilotée à chaque pas de temps du modèle. Dans cette version la vitesse de développement des axes ne dépendra plus de l'état trophique de la plante à l'apparition de l'axe mais sera calculée à chaque pas de temps. Pour être complet, ce modèle devra intégrer une description de l'activité photosynthétique à l'échelle de l'axe. Ceci nécessitera le couplage du modèle proposé avec un modèle 3D d'interception du rayonnement à l'échelle de l'axe. Pour cet objectif, nous disposons, d'ores et déjà, du modèle TopVine (Louarn *et al.*, 2008 (a)(b)) qui s'est révélé être un puissant outil d'évaluation de l'activité photosynthétique de chaque feuille du rameau de vigne pour des modes de conduite contrastés.

L'analyse de l'impact de la compétition trophique dans ce travail a essentiellement été menée sur les interactions entre les développements végétatif et reproducteur. Une analyse plus fine de l'effet de la compétition trophique sur l'élaboration du rendement doit être poursuivie. Le rendement est le résultat de la combinaison entre le nombre de baies se développant sur le rameau et la masse individuelle de

chaque baie. Dans ce travail aucune réflexion n'a été conduite sur les déterminants du nombre de baies sur chaque grappe. Or le nombre de baies est fortement affecté l'année précédant et l'année du cycle végétatif par les contraintes environnementales et par la compétition trophique (Carbonneau et Ollat, 1993 ; Maigre, 2005). Une analyse précise de l'impact de la compétition trophique sur la fertilité des bourgeons, sur la réussite de la fécondation et sur le taux de coulure serait à conduire. Cette analyse nécessite de nouvelles expérimentations qui seront couplées avec le modèle GreenLab pour pouvoir quantifier l'intensité de la compétition trophique dans chaque dispositif expérimental.

A moyen terme, il sera nécessaire d'affiner les hypothèses et les formalismes utilisés pour simuler l'effet du déficit hydrique sur le développement du rameau. Les formalismes implémentés dans notre simulateur ne sont issus que de données partielles et de relations quantitatives issues de la littérature (Lebon *et al.,* 2006). Une série d'expérimentations dans lesquelles les plantes seront soumises conjointement à des variations de l'état hydrique du sol, de la charge en fruits et du rayonnement photosynthétiquement actif permettrait une nette avancée sur ce sujet. Ces expérimentations permettront de quantifier précisément les effets trophiques du déficit hydrique résultant des variations de l'activité des sources, et les effets non trophiques résultant de mécanismes de régulation endogène en réponse au déficit hydrique (Tardieu *et al.,* 1999).

2.2 Perspectives à long terme

La vigne est une espèce pérenne, dont le développement annuel dépend en grande partie des sucres de réserves accumulés les années précédentes (Loescher *et al.,* 1990 ; Zapata *et al.,* 2004 (a)). Jusqu'à présent, nos expérimentations se sont basées sur des plantes cultivées dans des conditions environnementales identiques l'année précédant l'expérimentation. Une étude des relations qui existent entre le développement de la plante et l'état des réserves carbonées en début de cycle serait une piste de travail intéressante. Cette expertise pourra être effectuée à l'aide d'un jeu de données expérimentales issu de plantes ayant des quantités de réserves contrastées en début de cycle de développement annuel. L'utilisation du modèle GreenLab en tant que solveur permettra d'évaluer précisément la part de biomasse mobilisée en début de cycle de développement en fonction des différents états initiaux et des différents cycles de développement.

Seules des plantes isolées pour lesquelles un seul ou deux rameaux végétatifs étaient conservés ont été étudiées. Bien que dans la pratique culturale, plusieurs rameaux se développent sur chaque plante, ce système représente malgré tout assez bien le développement végétatif de rameau avec une charge en

bourgeon faible. Dans les situations de taille courte, la compétition entre les rameaux végétatifs est assez faible et le développement de chaque rameau peut être comparé au développement d'un rameau isolé sur une souche (Louarn *et al.*, 2007). En revanche ce système représente mal les situations de taille longue ou de taille minimale pour lesquelles la compétition entre l'ensemble des rameaux est forte (Miller *et al.*, 1996 ; Miller et Howell, 1998). Pour être complet et pour pouvoir généraliser les résultats à tous les modes de conduite, une étude de l'intensité de la compétition trophique existante entre les différents rameaux d'une même plante devra être menée.

Dans notre étude, seuls deux génotypes ont été étudiés, la Syrah et le Grenache N. Ce nombre de cépages est très limité quand on sait que plus de 60 cépages différents sont cultivés sur au moins 1000 hectares en France (source : DGDDI[1]). En plus ces deux cépages se sont révélés peu contrastés, tant au niveau morphologique, qu'au niveau de l'évolution et de l'intensité de la compétition trophique au cours de leur développement. L'utilisation d'un panel de génotypes plus important et plus contrasté permettrait, d'une part, d'évaluer la robustesse des hypothèses de modélisation, et, d'autre part, de comparer les paramètres obtenus par inversion du modèle. Cette analyse permettrait ainsi d'évaluer le comportement des couples génotypes x environnements. Dans cette perspective, l'intégration d'outils mathématiques d'optimisation multi-critères dans le modèle GreenLab (Wu *et al.*, 2003) afin d'identifier des jeux de paramètres adaptés à des objectifs de production déterminé semble une bonne piste de travail. Ces combinaisons de paramètres permettraient de définir des idéotypes et de classer les différents génotypes en fonction de cette référence.

Un bon objet d'étude pour pouvoir confronter les hypothèses du modèle à la variabilité génotypique est l'utilisation de mutants de vignes présentant des caractéristiques de développement singulières. Dans cette optique, les mutants Dwarf (Boss et Thomas, 2002) sont des vignes ayant des caractéristiques morphologiques très différentes des vignes classiques et qui sont déjà étudiées au sein de l'équipe MAPI. Elles présentent une fructification continue tout le long des axes et des organes nanifiés. L'étude de ces mutants Dwarf permettrait d'évaluer, d'une part, la généricité des hypothèses de modélisation développées dans ce travail, et, de quantifier les facteurs trophiques permettant d'expliquer le développement observé chez ces mutants par rapport à des vignes classiques.

A l'avenir, un des enjeux majeurs de la recherche agronomique sera d'évaluer l'impact du changement climatique sur le développement des plantes afin d'adapter les pratiques culturales pour maintenir la production en qualité et en quantité. En Europe, les scenarii climatiques prévoient, dans leur majorité, une augmentation de la fréquence et de l'intensité des déficits hydriques en période estivale ainsi qu'une augmentation des températures (Olesen et Bindi, 2002). L'augmentation de l'occurrence des

[1] DGDDI : direction générale des douanes et des droits indirects.

déficits hydriques entraînera une diminution de l'activité photosynthétique et, par conséquent, une diminution de la quantité de biomasse produite (Sinclair et Ludlow, 1986). L'augmentation de la température entraînera, par ailleurs, une réduction de la durée des cycles de développement du fait de l'accélération de la phénologie (Hall et Jones, 2009). Ces changements climatiques entraîneront des modifications du rendement et de la qualité des produits (Jones *et al.*, 2005). L'étude de l'effet des différentes contraintes et de leurs effets associés sera nécessaire pour identifier des équations fonctionnelles appropriées reliant les réponses biologiques aux facteurs climatiques (Tardieu, 2003). L'implémentation de ces nouvelles équations dans de futurs modèles sera nécessaire pour pouvoir optimiser les pratiques culturales en fonction des zones de production. Dans cette optique, cette nouvelle approche permettra de s'attacher à l'évaluation de l'influence des pratiques culturales et des changements climatiques sur la durée de vie de plantes pérennes, comme la vigne, soumises à des fortes températures et à d'importants niveaux de déficits hydriques au cours des périodes estivales (Schultz et Lebon, 2005)

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abo-Hamed S, Hardwick K, Collin HA. 1981. Biochemical and physiological aspects of leaf development in cocoa (*Theobroma cacao* L.). VI. Hormonal interactions between mature leaves and the shoot apex. *New Phytologist* **89:** 191-200.

Allen MT, Prusinkiewicz P, DeJong TM. 2005. Using L-systems for modelling source-sink interactions, architecture and physiology of growing trees : the L-PEACH model. *New Phytologist* **166:** 869-880.

Archer E, Schalkwyk DV. 2007. The effect of alternative pruning methods on the viticultural and oenological performance of some wine varieties. *South African Journal for Enology and Viticulture* **28:**107-139.

Asseng S, Ritchie JT, Smucker AJM, Robertson MJ. 1998. Root growth and water deficit recovering in wheat. *Plant and Soil* **201:** 265-273.

Balandier P, Lacointe A, Le Roux X, Sinoquet H, Cruziat P, Le Dizès S. 2000. « SIMWAL » : a structure-function model simulating walnut tree growth according to climate and pruning. *Annals of Forest Science* **57:** 571-585.

Balocchi OA, Phillips CJC. 1997. The morphology and development of Lotus uliginosus and trifolium subterraneum under Pinus radiata canopy in southern Chile. *Agroforestry Systems* **37:** 15-26.

Bancal P, Soltani F. 2002. Source-sink partitioning. Do we need Münch ? *Journal of Experimental Botany* **53:** 1919-1928.

Barczi JF, Rey H, Caraglio Y, (de) Reffye P, Barthélémy D, Dong QX, Fourcaud T. 2008. AmapSim : a structural whole-plant simulator based on botanical knowledge and designed to host external functional models. *Annals of Botany* **101:** 1125-1138.

Barthélémy D, Caraglio Y 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* **99:** 375-407.

Bates TR, Dunst R, Joy P. 2002. Seasonal dry matter, starch, and nutrient distribution in 'Concord' grapevine roots. *HortScience* **37:** 313-316.

Belaygue C, Wery J, Cowan AA, Tardieu F. 1996. Contribution of leaf expansion, rate of leaf appearance, and stolon branching to growth of plant leaf area under water deficit in white clover. *Crop Science* **36:** 1240-1246.

Bell DL, Galloway LF. 2008. Population differenciation for plasticity to light in an annual herb: Adaptation and cost. *American Journal of Botany* **95:** 59-65.

Bergqvist J, Dokoozlian N, Ebisuda N. 2001. Sunlight exposure and temperature effects on berry growth and composition of Cabernet Sauvignon and Grenache in the central San Joaquin valley in California. *American Journal of Enology and Viticulture* **52:** 1-7.

Berninger F, Ninkinmaa E. 1997. Implications of varying pipe model relationships on Scots pine growth in different climates. *Functional Ecology* **11:** 33-42.

Bertin N, Tchamitchian M, Baldet P, Devaux C, Brunel B, Gary C. 1999. Contribution of carbohydrate pools to the variations in leaf mass per area within a tomato plant. *New Phytologist* **143:** 53-61.

Bindi M, Miglietta F, Gozzini B, Orlandini S, Seghi L. 1997. A simple model of growth and development in grapevine. I. Model description. *Vitis* **36:** 67-71.

Bindi M, Bellesi S, Orlandini S, Fibbi L, Moriondo M, Sinclair T. 2005. Influence of water deficit on leaf area development and transpiration of Sangiovese grapevines grown in pots. *American Journal of Enology and Viticulture* **56:** 68-72.

Birch CJ, Andrieu B, Fournier C. 2002. Dynamic of internode and stem elongation in three cultivars of maize. *Agronomie* **22:** 511-524.

Bonhomme R. 2000. Bases and limits to using « degree.day » units. *European Journal of Agronomy* **13:** 1-10.

Bonnet GD, Incoll LD. 1992. The potential pre-anthesis and post-anthesis contributions of stem internodes to grain yiels in crops of winter barley. *Annals of Botany* **69:** 219-225.

Bosc A. 2000. EMILION, a tree functional-structural model : presentation and first application to the analysis of branch carbon balance. *Annals of Forest Science* **57:** 555-569.

Boss PK, Thomas MR. 2002. Association of dwarfism and floral induction with a grape 'green revolution' mutation. *Nature* **416:** 847-850.

Bota J, Stasyk O, Flexas J, Medrano H. 2004. Effect of water stress on partitioning of ^{14}C-labelled photosynthates in *Vitis vinifera*. *Functional Plant Biology* **31:** 697-708.

Bouard J. 1966. Recherches physiologiques sur l'aoûtement des sarments. *Thèse de doctorat. Faculté des sciences de Bordeaux.* 101 p.

Bouchabké O, Tardieu F, Simmoneau T. 2006. Leaf growth and turgor in growing cells of maize (*Zea mays* L.) respond to evaporative demand under moderate irrigation but not in water-saturated soil. *Plant Cell and Environment* **29:** 1138-1148.

Bouquet A. 2008. Grapevine and its genetic diversity. *Progrès Agricole et Viticole* **125 :** 91-102.

Brisson N, Gary C, Justes E, Roche R, Mary B, Ripoche D, Zimmer D, Sierra J, Bertuzzi P, Burger P, Bussiere F, Cabidoche YM, Cellier P, Dabaeke P, Gaudillere JP, Henault C, Maraux F, Seguin B, Sinoquet H. 2003. An overview of the crop model STICS. *European Journal of Agronomy* **18:** 309-332.

Brouat C, Gibernau M, Amsellem L, McKey D. 1998. Corner's rules revisited: ontogenetic and interspecific patterns in leaf-stem allometry. *New Phytologist* **139:** 459-470.

Brouwer R. 1962. Distribution of dry matter in the plant. *Netherland Journal of Agricultural Science* **10 :** 361-376.

Bugnon F. 1953. *Recherches sur la ramification des ampélidacées*. Paris : Presses Universitaires de France.

Bugnon F, Bessis R. 1968. *Biologie de la vigne. Acquisitions récentes et problèmes actuels.* Paris : Masson, 160 p.

Burns KC. 2004. Patterns in specific leaf area and the structure of a temperate heath community. *Diversity and Distributions* **10:** 105-112.

Buttrose MS. 1966. The effect of reducing leaf area on the growth of roots, stems and berries of Gordo grapevine. *Vitis* **5:** 455-464.

Buttrose MS. 1974. Climatic factors and fruitfulness in grapevine. *Horticultural Abstracts* **44 :** 319-326.

Buttrose MS, Hale CR. 1973 Effect of temperature on development of the grapevine inflorescence after bud burst. *American Journal of Enology and Viticulture* **24:** 14-16.

Buttrose MS, Hale CR, Kliewer WM. 1971. Effect of temperature on the composition of Cabernet Sauvignon berries. *American Journal of Enology and Viticulture* **22:** 71-75.

Candolfi MP, Koblet W, Candolfi-Vasconcelos MC. 1996. Do grapevines mobilize wood reserves to ripen the fruit ? *Acta Horticulturae* **427:** 159-170.

Candolfi-Vasconcelos MC, Koblet W. 1990. Yield, fruit quality and starch reserves of the wood as a function of leaf removal in *Vitis vinifera*. Evidence of compensation and stress recovering. *Vitis* **29:** 199-221.

Candolfi-Vasconcelos MC, Candolfi MP, Koblet W, 1994. Retranslocation of carbon reserves from the woody storage as a response to defoliation stress during the ripening period in *Vitis vinifera* L. *Planta* **192:** 567-573.

Carbonneau A. 1980. Recherche sur les systèmes de conduite de la vigne : essai de maîtrise du microclimat et de la plante entière pour produire économiquement du raisin de qualité. *Thèse de doctorat. Université de Bordeaux II*, 235 p.

Carbonneau A. 1995. La surface foliaire exposée potentielle. Guide pour sa mesure. *Le Progrès Agricole et Viticole* **112 :** 204-212.

Carbonneau A, Cargnello G. 2003. *Architecture de la vigne et systèmes de conduite*. Paris : Dunod, 187 p.

Carbonneau A, Ollat N. 1993. Etude de la coulure et maîtrise de la production. *Le Progrès Agricole et Viticole* **93:** 331-340.

Carbonneau A, Deloire A, Jaillard B. 2007. *La vigne : physiologie, terroir, culture.* Paris : Dunod, 464 p.

Carolus M. 1970. Description of the development stages of the inflorescence primordia during organogenesis of latent vine buds (Vitis vinifera L., Merlot cv.). *Connaissance de la Vigne et du Vin* **5 :** 163-173.

Castelan-Estrada M. 2001. Répartition de la biomasse chez *Vitis vinifera* L. ; rendement de conversion du rayonnement solaire global et coûts énergétiques. *Thèse de Doctorat. Institut national agronomique de Paris Grignon*, 131 p.

Castelan-Estrada M, Vivin P, Gaudillière JP. 2002. Allometric relationships to estimate seasonal above-ground vegetative and reproductive biomass of *Vitis vinifera* L. *Annals of Botany* **89:** 401-408.

Champagnol F. 1984. *Eléments de physiologie de la vigne et de viticulture générale*. Saint Gély du Fesc : F. Champagnol, 352 p.

Chapman DF, Robson MJ, Snaydon RW. 1990. The carbon economy of developing leaves of white clover (*Trifolium repens* L.). *Annals of Botany* **66:** 623-628.

Chenu K, Franck N, Lecoeur J. 2007. Simulations of virtual plant reveals a role for SERRATE in the response of leaf development to light in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist* **175:** 472-481.

Chenu K, Chapman SC, Hammer Gl, McLean G, Ben Haj Salah H, Tardieu F. 2008. Short-term response of leaf growth rate to water deficit scale up to whole-plant and crop levels : an integrated modelling approach in maize. *Plant Cell and Environment* **31:** 378-391.

Chenu K, Franck N, Dauzat J, Barczi JF, Rey H, Lecoeur J. 2005. Integrated responses of rosette organogenesis, morphogenesis and architecture to reduced incident light in *Arabidopsis thaliana* results in higher efficiency of light interception. *Functional plant Biology* **32:** 1123-1134.

Christophe A, Moulia B, Varlet-Grancher C. 2006. Quantitative contributions of blue light and PAR to the photocontrol of plant morphogenesis in *Trofolium repens* (L.). *Journal of Experimental Botany* **57:** 2379-2390.

Christophe A, Letort V, Hummel I, Cournède PH, (de) Reffye P, Lecoeur J. 2008. Model-based analysis of the dynamics of trophic competition in *Arabidopsis thaliana* during its development. *Functional Plant Biology* **35:** 1147-1162.

Christy AL, Ferrier JM. 1973. A mathematical treatment of Munch's pressure-flow hypothesis of phloem translocation. *Plant Physiology* **52:** 531-538.

Chuine I, Yiou P, Viovy N, Seguin B, Daux V, Le Roy Ladurie E, Yiou P. 2004. Grape ripening as a past climate indicator. *Nature* **432:** 289-290.

Collet C, Lanter O, Pardos M. 2001. Effects of canopy on height and diameter growth in naturally regenerated beech seedlings. *Annals of Forest Science* **58:** 127-134.

Comas LH, Anderson LJ, Dunst RM, Lakso AN, Eissenstat DM. 2005. Canopy and environmental control of root dynamics in a long-term study of Concord grape. *New Phytologist* **164:** 829-840.

Cook MG, Evans LT. 1983. The role of sink size and location in the partitioning of assimilates in wheat ears. *Australian Journal of Plant Physiology* **10:** 313-327.

Cookson SJ, Chenu K, Granier C. 2007. Day lenght affects the dynamics of leaf expansion and cellular development in *Arabidopsis thaliana* partially through floral transition timing. *Annals of Botany* **99:** 703-711.

Coombe BG. 1976. The development of fleshy fruits. *Annual Reviews of Plant Physiology* **27:** 507-528.

Coombe BG. 1995. Adoption of a system for identifying grapevine growth stages. *Australian Journal of Grape and Wine Research* **1:** 100-110.

Coombe BG, McCarthy MG. 1999. Dynamics of grape berry growth and physiology of ripening. *Australian Journal of Grape and Wine Research* **6:** 125-130.

Cooper AJ, Thornley JHM. 1976. Response of dry matter partitioning, growth, and carbon and nitrogen levels in the tomato plant to changes in root temperature: experiment and theory. *Annals of Botany* **40:** 1139-1152.

Cosgrove DJ. 2005. Growth of the plant cell wall. *Nature Reviews Molecular Cell Biology* **6:** 850-861.

Costes E, Guédon Y. 2002. Modelling branching patterns on 1-year-old trunks of six apple cultivars. *Annals of Botany* **89:** 513-524.

Costes E, Fournier D, Salles JC. 2000. Changes in primary and secondary growth as influenced by crop load in 'Fantasme' apricot trees. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* **75:** 510–519.

Costes E, Lauri PE, Regnard JL. 2006. Analysing fruit tree architecture: implication for tree management and fruit production. *Horticultural Reviews* **32:** 22282-22343.

Costes E, Sinoquet H, Kelner JJ, Godin C. 2003. Exploring within-tree architecture development of two apple cultivars over 6 years. *Annals of Botany* **91:** 91-104.

Cournède P, Mathieu A, Houllier F, Barthélémy D, (de) Reffye P. 2008. Computing competition for light in the greenlab model of plant growth : a contribution to the study of the effects of density on resource acquisition and architectural development. *Annals of Botany* **101:** 1207-1218.

Cournède P, Kang M, Mathieu A, Barczi J, Yan H, Hu B, (de) Reffye P. 2006. Structural factorization of plants to compute their functional and architectural growth. *Simulation* **82:** 427-438.

Crippen DD, Morrison JC. 1986. The effects of sun exposure on the phenolic compositional development of Cabernet Sauvignon berries. *American Journal of Enology and Viticulture* **37:** 235-242.

Dai ZW. 2009. Analyse et modélisation de la croissance de la baie et de la composition biochimique des baies de raisin (*Vitis vinifera* L.) en réponse à la disponibilité carbonée et hydrique. *Thèse de Doctorat. Université d'Avignon et des pays de Vaucluse*, 162 p.

Deleuze C, Houllier F. 1995. Prediction of stem profile of Picea abies using a process-based tree growth model. *Tree Physiology* **15:** 113-120.

Deleuze C, Houllier F. 1997. A transport model for tree ring width. *Silva Fennica* **31:** 113-120.

Deloire A, Carbonneau A, Lopez F, Suarez S, Perez C, Domergue P, Samson A. 2004. Interaction "training system x vigour" on Merlot. Comparaison between vertical trellis and minimal pruning. First results. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin* **38 :** 59-64.

Dingkuhn M, Luquet D, Quilot B, (de) Reffye P. 2005. Environmental and genetic control of morphogenesis in crops : towards models simulating phenotypic plasticity. *Australian Journal of Agricultural Research* **56:** 1-14.

Dingkuhn M, Luquet D, Kim H, Tambour L, Clement-Vidal A. 2006. *EcoMeristem*, a model of morphogenesis and competition among sinks in rice. 2. Simulating genotype responses to phophorus deficiency. *Functional Plant Biology* **33:** 325-337.

Dong Q, Louarn G, Wang Y, Barczi JF, (de) Reffye P. 2008. Does the structure-function model GREENLAB deal with crop phenotypic induced by plant spacing ? A case study on Tomato. *Annals of Botany* **101:** 1195-1206.

Donohue K, Messiqua D, Pyle EH, Heschel MS, Schmitt J. 2000. Evidence of adaptative divergence in plasticity: site-dependance selection on shade-avoidance responses in *Impatiens capensis*. **54:** 1956-1968

Dosio AG, Rey H, Lecoeur J, Izquierdo GN, Aguirrezabal AL, Tardieu F, Turc O. 2003. A whole-plant analysis of the dynamics of expansion of individual leaves of two sunflower hybrids. *Journal of Experimental Botany* **54:** 2541-2552.

Drouet JL, Pagès L. 2007. GRAAL-CN : a model of growth, architecture and allocation for carbon and nitrogen dynamics within whole plants formalised at the organ level. *Ecological Modelling* **206:** 231-249.

Dry PR. 2008. Canopy management for fruitfulness. *Australian Journal of Grape and Wine Research* **6:** 109-115.

Dry PR, Loveys BR, McCarthy MG, Stoll M. 2001. Strategic irrigation management in Australian vineyards. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin* **35 :** 129-139.

Edson CE, Howell GS, Flore JA. 1993. Influence of crop load on photosynthesis and dry matter partionning of Seyval grapevines. I. Single leaf and whole vine response pre- and post-harvest. *American Journal of Enology and Viticulture* **44:** 139-147.

Edson CE, Howell GS, Flore JA. 1995. Influence of crop load on photosynthesis and dry matter partitioning of Seyval grapevines. II. Seasonal changes in single leaf and whole vine photosynthesis. *American Journal of Enology and Viticulture* **46:** 469-477.

Ehdaie B, Alloush GA, Madore MA, Waines JG. 2006. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. Postanthesis changes in internode dry matter. *Crop Science* **46:** 735-746.

El-Keblawy A, Lovett-Doust J. 1996. Ressource re-allocation following fruit removal in curcubits : patterns in cantaloupe melons. *New Phytologist* **134:** 413-422.

Emery RJ, Longnecker NE, Atkins CA. 1998. Branch development in *Lupinus augustifolia* L. II. Relationship with endogenous ABA, IAA and cytokinins in axillary and main stems buds. *Journal of Experimental Botany* **49:** 555-562.

Escobar-Gutiérrez AJ, Daudet FA, Gaudillière JP, Maillard P, Frossard JS. 1998. Modelling of allocation and balance of carbon in walmut (*Juglans regia* L.) seedlings during heterotrophy-autotrophy transition. *Journal of Theoretical Biology.* **194:** 29-49.

Etchebarne F. 2008. Influence du régime hydrique de la vigne et du rapport feuilles-fruits sur la composition minérale, et sur le bilan en eau et en sucres de la baie cv. Grenache N. (*Vitis vinifera* L.). *Thèse de Doctorat. Ecole nationale supérieure agronomique de Montpellier*, 163 p.

Farrar JF. 1993. Sink strength: What is it and how do we measure it ? Introduction. *Plant Cell and Environment* **16:** 1015-1016.

Flexas J, Bota J, Escalona MJ, Sampol B, Medrano H. 2002. Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions : an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. *Functional Plant Biology* **29:** 461-471.

Fourcaud T, Zhang X, Stockes A, Lambers H, Korner C. 2008. Plant growth modelling and application: The increasing importance of plant architecture in growth models. *Annals of Botany* **101:** 1053-1063.

Fournier C, Andrieu B. 2000 (a). Dynamics of the elongation of internodes in Maize (*Zea mays* L.): Analysis of phases of elongation and their relationships to phytomer development. *Annals of Botany* **86:** 551-563.

Fournier C, Andrieu B. 2000 (b). Dynamics of the elongation of internodes in Maize (*Zea mays* L.): effects of shade treament on elongation patterns. *Annals of Botany* **86:** 1127-1134.

Fournioux JC. 1995. Facteurs de l'édification de la tige de *Vitis vinifera* L. dans différentes conditions de culture. *Thèse de Doctorat d'Etat. Université de Bourgogne*, 2 vol, 542 p.

Fournioux JC. 1996. L'élongation internodale chez la vigne (*Vitis vinifera* L.) : influence foliaire et rôle de l'apex. *Journal International des Sciences de la Vigne et Vin* **30 :** 171-186.

Fournioux JC. 1997. Influence foliaire sur le développement végétatif de la vigne. *Journal International des sciences de la Vigne et du Vin* **31 :** 165-183.

Fournioux JC, Bessis R. 1984. Shoot growth on grapevines in the presence or absence of leaves. *Vitis* **23:** 231-241.

Freeman BM, Smart RE. 1976. Research note: a root observation laboratory for studies with grapevines. *American Journal of Enology and Viticulture* **27:** 36-39.

Frieden KH, Lenz F, Becker H. 1987. CO_2 exchange of grape berries in different cultivars as affected by temperature, light and water supply. *Wein Wissenschaft* **42:** 382-390.

Gal T, Naor A, Bravdo B. 1995. Effect of shoot density, crop level and crop load on fruit and wine quality of 'Sauvignon Blanc' grapes. *Acta Horticulturae* **427 :** 151-160.

Galet P. 1971. *Précis d'ampélographie pratique. Porte-greffes - cépages de cuve – raisins de table*. Montpellier : Déhan, 266 p.

Galet P. 1993. *Précis de viticulture*. Montpellier : Déhan, 575 p.

Gary C, Barczi JF, Bertin N, Tchamitchian M. 1995. Simulation of individual organ growth and development on a tomato plant: a model and a user-friendly interface. *Acta Horticulturae* **399:** 199-206.

Gautier HS, Guichard S, Tchamitchian M. 2001. Modulation of competition between fruits and leaves by flower pruning and water fogging, and consequences on tomato leaf and fruit growth. *Annals of Botany* **88:** 645-652.

Génard M, Pagès L, Kervella J. 1998. A carbon balance model of peach tree growth and development for studying the pruning response. *Tree Physiology* **18:** 351-362.

Gerrath JM, Posluszny U. 2007. Shoot architecture in Vitaceae. *Canadian Journal of Botany* **85:** 691-700.

Gerrath JM, Posluszny U, Dengler DG. 2001. Primary vascular pattern in the Vitaceae. I. Vegetative development in *Vitis riparia*. *Candian Journal of Botany* **66:** 209-224.

Gianoli E. 2001. Lack of differential plasticity to shading of internodes and petioles with growth habit in Convolvulus arvensis (Convolvulaceae). *International Journal of Plant Science* **162:** 1247-1252.

Gifford RM, Evans LT. 1981. Photosynthesis, carbon partitioning, and yield. *Annual Reviews of Plant Physiology* **32:** 485-509.

Gladstone EA, Dokoozlian NK. 2003. Influence of leaf area and trellis/training system on the light microclimate within grapevine canopies. *Vitis* **42:** 123-131.

Gomez del Campo M, Ruiz C, Lissarrague JR. 2002. Effect of water stress on leaf area development, photosynthesis and productivity in Chardonnay and Airén grapevines. *American Journal of Enology and Viticulture* **53:** 138-143.

Granier C, Tardieu F. 1999. Water deficit and spatial pattern of leaf development. Variablity in responses can be simulated using a simple model of leaf development. *Plant Physiology* **119:** 609-620.

Granier C, Tardieu F. 2009. Multi-scale phenotyping of leaf expansion in response to environmental changes: the whole is more than the sum of parts. *Plant Cell and Environment* doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.01955.x.

Granier C, Massonet C, Turc O, Muller B, Chenu K, Tardieu F. 2002. Individual Leaf Development in *Arabidopsis thaliana* : a stable thermal-time-based program. *Annals of Botany* **89:** 595-604.

Grossman YL, DeJong TM. 1994. PEACH: A simulation model of reproductive and vegetative development for studying the pruning response. *Tree Physiology* **14:** 329-345.

Gubler WD, Marois JJ, Beldsoe AM, Bettiga LJ. 1987. Control of botrytis bunch rot of grape with canopy management. *Plant Disease* **71:** 599-601.

Guo Y, Ma Y, Zhigang Z, Li B, Dingkuhn M, Luquet D, (de) Reffye P. 2006. Parameter optimization and field validation of the functional-structural model GREENLAB for maize. *Annals of Botany* **97:** 217-230.

Gutierrez AP, Williams DW, Kido H. 1985. A model of grape growth and development: the mathematical structure and biological consideration. *Crop Science* **25:** 721-728.

Hall A, Jones GV. 2009. Effect of potential atmospheric warming on temperature-based indices describing Australian winegrape growing conditions. *Australian Journal of Grape and Wine Research* **15:** 97-119.

Hale RC, Weaver RJ. 1962. The effect of developmental stage on direction of translocation of photosynthetase in *Vitis vinifera*. *Hilgardia* **33:** 89-131.

Hallé F. 2004. *Eloge de la plante. Pour une nouvelle biologie.* Paris : Editions du seuil, 346 p.

Hallé F, Odelman RAA. 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Berlin : Springer-Verlag, 178 p.

Hallé F, Odelman RAA, Tomlinson PB. 1978. *Tropical trees and forest- an architectural analysis.* Berlin : Springer-Verlag, 441 p.

Hardie WJ, Martin SR. 2000. Shoot growth on de-fruited grapevines: a physiological indicator for irrigation scheduling. *Australian Journal of Grape and Wine Research* **6:** 52-58.

Harpaz A, Gal S, Goldschmidt EE, Rabber D, Gelb E. 1990. A model of the annual cycle of dry matter production and partition in citrus and other evergreen fruit trees. *Acta Horticulturae* **276:** 149-156.

Hartung W, Sauter A, Hose E. 2002. Abscisic acid in the xylem: where does it come form, where does it go to ? *Journal of Experimental Botany* **53:** 27-32.

Heazlewood JE, Wilson S. 2004. Anthesis, pollination and fruitset in Pinot Noir. *Vitis* **43:** 65-68.

Heuvelink E. 1995. Dry matter partitioning in a tomato plant: one common assimilate pool ? *Journal of Experimental Botany* **46:** 1025-1033.

Heuvelink E. 1996. Re-interpretation of an experiment on the role of assimilate transport-resistance in partitioning in tomato *Annals of Botany* **78:** 467-470.

Heuvelink E. 1999. Evaluation of a dynamic simulation model for tomato crop growth and development. *Annals of Botany* **83:** 413-422.

Heuvelink E, Buiskool RPM. 1995. Influence of sink-source interaction on dry matter production in tomato. *Annals of Botany* **75:** 381–389.

Heuvelink E, Marcelis L. 1989. Dry matter accumulation in tomato and cucumber. *Acta Horticulturae* **260:** 149-157.

Ho LC. 1988. Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. *Annual Review of Plant Molecular Biology* **39:** 355-378.

Hoffman F. 1995. FAGUS, a model for growth and development of beech. *Ecological Modelling* **83:** 327-348.

Hsiao TC. 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology* **24:** 519-570.

Huglin P. 1958. Recherches sur les bourgeons de la vigne : initiation florale et développement végétatif. *Thèse de Doctorat. Université de Bourgogne,* 174 p.

Huglin P. 1986. *Biologie et écologie de la vigne*. Lausanne: Payot, 371 p.

Jackson DI, Lombard PB. 1993. Environmental and management practices affecting cluster composition and wine quality. A review. *American Journal of Enology and Viticulture* **44:** 409-430.

Jaquinet A, Simon JL. 1971. Contribution à l'étude de la croissance des rameaux de vigne. *Revue Suisse de Viticulture, d'Arboriculture et d'Horticulture* **3 :** 131-135.

Jeuffroy M, Warembourg FR. 1991. Carbon transfer and partitioning between vegetative and reproductive organs in *Pisum sativum* L. *Plant Physiology* **97:** 440-448.

Jeuffroy M, Ney B, Ourry A. 2002. Integrated physiological and agronomic modelling of N capture and use within the plant. *Journal of Experimental Botany* **53:** 803-823.

Johnson RS, Lakso AN. 1986. Carbon balance model of a growing apple shoot : I. Development of the model. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **111:** 160-164.

Jones GV, White MA, Cooper OR, Storchmann K. 2005. Climate change and global wine quality. *Climatic Change* **73:** 319-343.

Jones HG, Corlett JE. 1992. Current topics in drought physiology. *Journal of Agricultural Science* **119:** 291-296.

Jurick TW. 1986. Temporal and spatial patterns of specific leaf weight in successional northern harwood tree species. *American Journal of Botany* **73:** 1083-1092.

Kadir SA. 2006. Growth of *Vitis vinifera* L. and *Vitis aestivalis* Michx as affected by temperature. *International Journal of Fruit Science* **5:** 69-82.

Kalapos T, Van Den Boogard R, Lambers H. 1996. Effect of soil drying on growth, biomass allocation and leaf gas exchange of two annual grass species. *Plant and Soil* **185:** 137-149.

Kang M, Evers JB, Vos J, (de) Reffye P. 2008. (a). The derivation of sink function of wheat organs using the GreenLab Model. *Annals of Botany* **101:** 1099-1108.

Kang M, Cournède PH, (de) Reffye P, Auclair D, Hu G. 2008. (b). Analytical study of a stochastic plant growth model : application of the GreenLab model. *Mathematics and Computers in Simulation* **78:** 57-75.

Kang M, (de) Reffye P, Barczi J, Hu B, Houllier F. 2003. Stochastic 3d tree simulation using substructure instancing. In: *International symposium on plant growth modeling, simulation, visualization and their application (PMA03),* ed: Hu B, Jaeger M. Beijing : Tsinghua University Press and Springer, p. 154-168.

Karamanos AJ, Elston J, Wadworth RM. 1982. Water stress and leaf growth of field beans (*Vicia faba* L.) in the field: water potentials and laminar expansion. *Annals of Botany* **49:** 815-826.

Keller M, Hess B, Schwager H, Schärer H, Koblet W. 1995. Carbon and nitrogen partitioning in *Vitis vinifera* L.: responses to nitrogen supply and limiting irradiance. *Vitis* **34:** 19-26.

Kellomäki S, Strandman JG. 1995. A model for the structural growth of young Scots pine crowns based on light interception by shoots. *Ecological Modelling* **80:** 237-250.

Kennedy JA, Matthews MA, Waterhouse AL. 2002. Effect of maturity and vine water status on grape skin and wine flavonoids. *American Journal of Enology and Viticulture* **53:** 268-274.

Kliewer WM, Dokoozlian NK. 2005. Leaf area/Crop weight ratios of grapevines: influence on fruit composition and wine quality. *American Journal of Enology and Viticulture* **56:** 170-180.

Kliewer WM, Lieder LA. 1970. Effect of day temperature and light intensity on coloration of *Vitis vinifera* L. grapes. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **95**: 766-769.

Kliewer WM, Torres RE. 1972. Effect of controlled day and night temperatures on grape coloration. *American Journal of Enology and Viticulture* **23:** 71-77.

Kliewer WM, Wolpert J, Benz M. 2000. Trellis and vine spacing effects on growth, canopy microclimate, yield and fruit composition of Cabernet Sauvignon. *Acta Horticulturae* **526:** 21-32.

Koblet W, Perret P. 1972. Wanderung von Assimilaten innerhalb der Rebe. *Wein-Wiss* **27:** 146-154.

Kurth W. 1994. Morphological models of plant growth: Possibilities and plant relevance. *Ecological Modelling* **75:** 299-308.

Lacointe A. 2000. Carbon allocation among tree organs : a review of basic processes and representation in functional-structural tree models. *Annals of Forest Science* **57:** 521-533.

Lacointe A, Deleens E, Ameglio T, Saint-Joanis B, Lelarge C, Vandame M, Song GC, Daudet FA. 2004. Testing the branch autonomy theory : a $^{13}C/^{14}C$ double-labelling experiment on differentially shaded branches. *Plant Cell and Environment* **27:** 1159-1168.

Lai R, Woodley Dj, Lawes GS. 1988. Patterns of assimilate transport from leaves to fruit within a kiwifruit (*Actinidia deliciosa*). *Journal of Horticultural Science* **63:** 725-730.

Lakso AN, Johnson RS. 1990. A simplified dry matter production model for apple using automatic programming simulation software. *Acta Horticulturae* **276:** 141-148.

Lauri PE, Kelner JJ. 2001. Shoot type demography and dry matter partitioning. A morphogenetic approach in apple. *Canadian Journal of Botany* **79:** 1270-1273.

Lauri PE, Térouanne E, Lespinasse JM, Regnard JL, Kelner JJ. 1995. Genotypic differences in the axillary bud growth and fruiting pattern of apple fruiting branches over several years – an approach to regulation of fruit bearing. *Scientia Horticulturae* **64:** 265-281.

Lebon E, Pellegrino A, Louarn G, Lecoeur J. 2006. Branch development controls leaf area dynamics in grapevine (*Vitis vinifera)* growing in drying soil. *Annals of Botany* **98:** 175-185.

Lebon E, Pellegrino A, Tardieu F, Lecoeur J. 2004. Shoot development in grapevine (*Vitis vinifera* L.) is affected by the modular branching pattern of the stem and intra- inter-shoot trophic competition. *Annals of Botany* **46:** 1093-1101.

Lechner L, Pereyra-Irujo GA, Granier C, Aguirrezabal LAN. 2008. Rewatering plants after a long water-deficit treatment reveals that leaf epidermal cells retain their ability to expand after the leaf has apparently reached its final size. *Annals of Botany* **101:** 1007 - 1015.

Lecoeur J, Guilioni L. 1998. Rate of leaf production in response to soil water deficit in field pea. *Field Crop Research* **57:** 319-328.

Lecoeur J, Sinclair TR. 1996. Field transpiration and leaf growth in response to soil water deficit. *Crop Science* **36:** 331-335.

Lecoeur J, Wery J, Sinclair TR. 1996. Model of lear area expansion in field pea subjected to soil water deficit. *Agronomy Journal* **88:** 467-472.

Lecoeur J, Wery J, Turc O, Tardieu F. 1995. Expansion of pea leaves subjected to short water deficit : cell number and cell size are sensitive to stress at different period of leaf development. *Journal of Experimental Botany* **46:** 1093-1101.

Lemaire S, Maupas F, Cournède PH, (de) Reffye P. 2008. A morphogenetic model for sugar-beet (Beta Vulgaris L.). In : *International Symposium on Crop Modelling and Decision Support: ISCMDS 2008*. Nanjing : China, p.1-18.

Le Roux X, Lacointe A, Escobar-Gutiérrez A, Le Dizès S. 2001. Carbon-based models of individual tree growth : A critical appraisal. *Annals of Forest Science* **58:** 469-506.

Letort V. 2008. Analyse multi-échelle des relations source-puits dans les modèles de croissance des plantes pour l'identification paramétrique. Cas du modèle GreenLab. *Thèse de Doctorat. Ecole Centrale de Paris*, 228 p.

Letort V, Cournède PH, Mathieu A, (de) Reffye P, Constant T. 2008 (a). Parametric identification of a functional-structural tree growth model and application to beech trees. *Functional Plant Biology*. **35:** 951-968

Letort V, Mahe P, Cournède PH, (de) Reffye P, Courtois B. 2008 (b). Quantitative genetics and functional-structural plant growth models : simulation of quantitative trait loci detection for model parameters and application to potential yield optimization. *Annals of Botany* **101:** 1243-1254.

Leyser O. 2003. Regulation of shoot branching by auxin. *Trends in Plant Science* **8:** 541-545.

Loescher WH, McCamant T, Keller JD. 1990. Carbonhydrates reserves, translocation and storage in woody plant roots. *HortScience* **25:** 274-281.

Louarn G. 2005. Analyse et modélisation de l'organogenèse et de l'architecture du rameau de vigne (*Vitis vinifera* L.). *Thèse de doctorat. Ecole nationale supérieure agronomique de Montpellier*, 106 p.

Louarn G, Lecoeur J, Lebon E. 2008 (a). A three dimensional statistical reconstruction model of grapevine (*Vitis vinifera*) simulating canopy structure variability within and between cultivar/training system pairs. *Annals of Botany* **101:** 1167-1184.

Louarn G, Dauzat J, Lecoeur J, Lebon E. 2008 (b). Influence of trellis system and shoot positioning on light interception and distribution in two grapevine cultivars with different architectures: an original approach based on 3D canopy modelling. *Australian Journal of Grape and Wine Research* **14:** 143-152.

Louarn G, Guedon Y, Lecoeur J, Lebon E. 2007. Quantitative analysis of the phenotypic variability of shoot architecture in two grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.). *Annals of Botany* **99:** 425-437.

Luquet D, Dingkuhn M, Kim H, Tambour L, Clement-Vidal A. 2006. *EcoMeristem*, a model of morphogenesis and competition among sinks in rice. 1. Concept, validation and sensitivity analysis. *Functional Plant Biology* **33:** 309-323.

Ma Y, Li B, Zhan Z, Guo Y, Luquet D, (de) Reffye P, Dingkuhn M. 2007. Parameter stability of the functional-structural plant model GreenLab as affected by variation within populations, among seasons and among growth stages. *Annals of Botany* **99:** 61-73.

Mabrouk H, Carbonneau A, Sinoquet H. 1997. Canopy structure and radiation regime in grapevine. I. Spatial and angular distribution of leaf area in two canopy systems. *Vitis* **36:** 119-123.

Maigre D. 2005. Evaluation de quelques clones de Chardonnay à Changins. *Revue Suisse de Viticulture d'Arboriculture et d'Horticulture* **37 :** 97-101.

Mäkela A. 1986. Partitioning coefficients in plants models with turn-over. *Annals of Botany* **57:** 291-297.

Mäkela A, Hari P. 1986. Stand growth model based on carbon uptake and allocation in individual trees. *Ecological Modelling* **33:** 204-229.

Mapfumo E, Aspinall D, Hancock TW. 1994. Growth and development of roots in grapevine, *Vitis vinifera* L., in relation to water uptake from soil. *Annals of Botany* **74:** 75-85.

Marcelis L. 1993 (a). Simulation of biomass allocation in greenhouse crops: a review. *Acta Horticulturae* **328:** 49-67.

Marcelis L. 1993 (b) (article Chap. I). Effect of assimilate supply on the growth of individual cucumber fruits. *Physiologia Plantarum* **87:** 313-320.

Marcelis L. 1996. Sink strength as determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *Journal of Experimental Botany* **47:** 1281-1291.

Marcelis L, Heuvelink E. 2007. Concepts of modelling carbon allocation among plant organs. In: *Functional-structural plant modelling in crop production*, ed: Vos J, Marcelis L, de Visser P, Struik P, Evers J. Wageningen : Springer, p.103-111.

Marcelis L, Heuvelink E, Goudriaan J. 1998. Modelling of biomass production and yield of horticultural crops : a review. *Scientia Horticulturae* **74:** 83-111.

Marcelis-Van Acker CAM. 1994. Effect of assimilate supply on development and growth potential of axillary buds in roses. *Annals of Botany* **73:** 415-420.

Marshall JD, Monserud RA. 2003. Foliage height influences specific leaf area of three conifer species. *Canadian Journal of Forest Research* **33:** 164-170.

Mathieu A. 2006. Essai sur la modélisation des interactions entre la croissance d'une plante et son développement dans le modèle GreenLab. *Thèse de Doctorat. Ecole Centrale de Paris*, 249 p.

Mathieu A, Cournède PH, Barthélémy D, (de) Reffye P. 2008. Rhythms and alternating patterns as emergent properties of a model of interaction between development and functioning. *Annals of Botany* **101:** 1233-1242.

Mathieu A, Cournède PH, Letort V, Barthélémy D, (de) Reffye P. 2009. A dynamic model of plant growth with interactions between development and fucntional mechanisms to study plant structrual plasticity related to trophic competition. *Annals of Botany*. **103:** 1173-1186.

Mathieu A, Zhang B, Heuvelink E, Liu S, Cournède PH, (de) Reffye P. 2007. Calibration of fruit cyclic patterns in cucumber plants as a function of source-sink ratio with the GreenLab model. In: *Proceedings of the 5th international worshop on Functional-Structural Plant Models (FSPM07)*, ed: Prusinkiewicz P, Hanan J, Lane B. Napier : HortResearch, p. 5-6.

Matthews MA, Anderson MM, Schultz HR. 1987. Phenologic and growth responses to early and late season water deficit in Cabernet franc. *Vitis* **26:** 147-160.

May P. 2000. From bud to berry, with special reference to inflorescence and bunch morphology in *Vitis vinifera* L. *Australian Journal of Grape and Wine Research* **6:** 82-98.

Meziane D, Shipley B. 1999. Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. *Plant, Cell and Environment* **22:** 447-459.

Miguel LC, Longnecker NE, Ma Q, Osborne L, Atkins CA. 1998. Branch development in *Lupinus angustinofolius* L. I. Not all branches have the same potential growth rate. *Journal of Experimental Botany* **49:** 547-553.

Miller DP, Howell GS. 1998. Influence of vine capacity and crop load on canopy development morphology, and dry matter partitioning in concord grapevines. *American Journal of Enology and Viticulture* **49:** 183-189.

Miller DP, Howell GS, Flore JA. 1996. Effect of shoot number on potted grapevines. I. Canopy development and morphology. *American Journal of Enology and Viticulture* **47:** 244-250.

Miller DP, Howell GS, Flore JA. 1997. Influence of shoot number and crop load on potted Chambourcin grapevines. *Vitis* **36:** 109-114.

Millet B. 1974. La croissance des entre-noeuds de la fève (Vicia faba L. var "The Sutton") : aspects morphologiques et physiologiques. *Physiologie Végétale* **12:** 435-448.

Minchin PEH, Lacointe A. 2005. New understanding on phloem physiology and possible consequences for modelling long-distance carbon transport. *New Phytologist* **166:** 771-779.

Minchin PEH, Thrope MR, Farrar JF. 1993. A simple mechanistic model of phloem transport which explains sink priority. *Journal of Expermiental Botany* **44:** 947-955.

Monteith J. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London* **281:** 277-294.

Münch E. 1930. *Die Stoffbewegungen in der Pflanze.* Jena: Gustav Fisher.

Murisier FM. 1996. Optimisation du rapport feulle-fruit de la vigne pour favoriser la qualité du raisin et sur l'accumulation des glucides et de réserves. Relation entre le rendement et la chlorose. *Thèse de doctorat. EPF Zürich*, 132 p.

Murisier FM. 2007. Influence of plant density and hedgerow height on grape and wine quality. Trial on Gamay vines in Leytron (Wallis, CH). *Revue Suisse de Viticulture, d'Arboriculture et d'Horticulture* **39 :** 251-255.

Murisier FM, Ferretti M. 2004. Essai de défeuillage de la zone des grappes sur Merlot au Tessin. Effets sur la qualité des raisins et des vins. *Revue Suisse de Viticulture, d'Arboriculture et d'Horticulture* **36 :** 355-359.

Naor A, Wample RL. 1996. Dirunal internode growth rate in field-grown Concord, *Vitis labrusca*, grapevines. *Journal of Horticultural Science* **71:** 197-171.

Naor A, Gal Y, Bravdo B. 1997. Crop load affects assimilation rate, stomatal conductance, stem water potential and water relations of field-grown Sauvignon blanc grapevine. *Journal of Experimental Botany* **48**: 1675-1680

Navarre C, Langlade F. 2002. *L'œnologie.* Paris : Lavoisier-Tec & Doc, 371 p.

Neales TF, McLeod AL. 1991. Do leaves contribute to the abscisic acid present in the xylem sap of 'draughted' sunflower plants ? *Plant Cell and Environment* **14:** 979-986.

Nikinmaa E. 1992. Analyses of the growth of Scots pine ; matching structure with function. *Acta Forestalia Fennica* **235:** 1-68.

Nougarède A, Rembur J. 1978. Variations of the cell cycle phases in the shoot apex of *Chrysanthemum segetum* L.. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* **90:** 379-389.

Novoplansky A. 1996. Hierarchy establishment among potentially similar buds. *Plant, Cell & Environment* **19**: 781–786.

Novoplansky A. 2003. Ecological implications of the determination of branch hierarchies. *New Phytologist* **160**: 111–118.

Nuzzo V, Matthews MA. 2006. Responses of fruit growth and ripening to crop level in dry-farmed Cabernet Sauvignon on four rootstocks. *American Journal of Enology and Viticulture* **57:** 314-324.

Olesen JE, Bindi M. 2002. Consequences of climate change for European agricultural productivity, land use and policy. *European Journal of Agronomy* **16:** 239-262.

Ojeda H, Deloire A, Carbonneau A. 2001. Influence of water deficit on grape berry growth. *Vitis* **40:** 141-145.

Ojeda H, Andary C, Kraeva E, Carbonneau A, Deloire A. 2002. Influence of pre and post-anthesis water deficit on synthesis and concentration of skin phenolic compounds during berry growth of *Vitis vinifera* L., cv. Shiraz. *American Journal of Enology and Viticulture* **53:** 261-267.

Ojeda H, Deloire A, Carbonneau A, Ageorges A, Romieu C. 1999. Berry development of grapevines : relations between the growth of berries and their DNA content indicate cell multiplication and enlargement. *Vitis* **38:** 145-150.

Ollat N, Gaudillière JP. 1998. The effect of limiting leaf area during stage I of berry growth on development and composition of berries of *Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon. *American Journal of Enology and Viticulture* **49:** 251-258.

Ollat N, Diakou-Verdin P, Carde JP, Barrieu F, Gaudillière JP, Moing A. 2002. Grape berry development: a review. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin* **36 :** 109-131.

Ordovas J, Sanchez-Capuchino JA, Casanova R. 1983. L'aoûtement des entrecoeurs et sa relation avec les phénomènes ryhmiques. *Connaissance de la Vigne et du Vin* **17 :** 173-181.

Palit P. 1985. Translocation and distribution of ^{14}C-labelled assimilate associated with growth of jute (*Corchorus olitorius* L.). *Australian Journal of Plant Physiology* **12:** 527-534.

Pallas B. 2006. Analyse de l'influence de la charge en fruit sur l'architecture du rameau et sur les allocations de biomasse au sein du rameau de vigne (*Vitis vinifera* L.). *Mémoire de fin d'étude présenté pour l'obtention du diplôme d'ingénieur agronome. Ecole nationale supérieure agronomique de Montpellier*, 25 p.

Pallas B, Christophe A, Cournède PH, Lecoeur J. 2009. Using a mathematical model to evaluate the trophic and non-trophic determinants of axis development in grapevine. *Functional Plant Biology* **36:** 156-170.

Pallas B, Louarn G, Christophe A, Lebon E, Lecoeur J. 2008. Influence of intra-shoot trophic competition on shoot development of two grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.). *Physiologia Plantarum* **134:** 49-63.

Parent B, Hachez C, Redondo E, Simonneau T, Chaumont F, Tardieu F. 2009. Drought and abscisic acid effects on aquaporin content translate into changes in hydraulic conductivity and leaf growth rate: a trans-scale approach. *Plant Physiology* **149:** 2000-2012.

Patrick JW. 1993. Sink strength : whole plant considerations. *Plant Cell and Environment* **16:** 1019-1020.

Pellegrino A. 2003. Elaboration d'un outil de diagnostic du stress hydrique utilisable sur la vigne en parcelle agricole par couplage d'un modèle de bilan hydrique et d'indicateur de fonctionnement de la plante. *Thèse de Doctorat. Ecole nationale supérieure agronomique de Montpellier*, 138 p.

Pellegrino A, Lebon E, Simmoneau T, Wery J. 2005. Towards a simple indicator of water stress in grapevine (*Vitis vinifera* L.) based on the differential sensitivity of vegetative growth components. *Australian Journal of Grape and Wine Research* **11:** 306-315.

Pellegrino A, Cooley NM, Cligeleffer PR, Walker RR, Blackmore DH. 2008. Phenology and berry development of deficit irrigated 'Cabernet Sauvignon'. *Acta Horticulturae* **792:** 529-536.

Perttuen J, Deleuze C, Dhôte J. 1998. Lignum : a model combining the structure and the functioning of trees. *Ecological Modelling* **108:** 189-198.

Petrie PR, Trought MC, Howell GS. 2000. Growth and dry matter partionning of Pinot Noir (V*itis vinifera* L.) in relation to leaf area and crop load. *Australian Journal of Grape and Wine research* **6:** 40-45.

Pieri P, Gaudillière JP. 2003. Sensitivity to training system parameters and soil surface albedo of solar radiation intercepted by vine rows. *Vitis* **42:** 77-82.

Pigliucci M, Schmitt J. 1999. Genes affecting phenotypic plasticity on *Arabidopsis* : peliotropic effects and reproductive fitness of photomorphogenic mutants. *Journal of Evolutionary Biology* **12:** 551-562.

Piller GJ, Meekings JS. 1997. The acquisition and utilization of carbon in early spring by kiwifruit shoots. *Annals of Botany* **79:** 573-581.

Poorter H, de Jong R. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist* **143:** 163-176.

Possner DR, Kliewer WM. 1985. The localization of acids, sugars, potassium and calcium in developing grape berries. *Vitis* **24:** 229-240.

Pouget R. 1981. Temperature effects on the differentiation and development of flower organs during the prebursting and postbursting phases of latent buds in Vitis vinifera. *Connaissance de la Vigne et Vin* **15 :** 65-79.

Price AH, Steele KA, Gorham J, Bridges JM, Moore BJ, Evans JL, Richardson P, Jones RGW. 2002. Upland rice grown in soil-filled chambers and exposed to contrasting water-deficit regimes. I. Root distribution, water use and plant water status. *Field Crop Research* **76:** 11-24.

Promnitz LC. 1975. A photosynthate allocation model for tree growth. *Photosynthetica* **9:** 1-15.

Quereix A, Dewar RC, Gaudillière JP, Dayau S, Valencogne C. 2001. Sink feedback regulation of photosynthesis in vines : measurements and a model. *Journal of Experimental Botany* **52:** 2313-2322.

Rauscher HM, Isebrands JG, Host GE, Dickson RE, Dickmamn DI, Crow TR, Michael DA. 1990. ECOPHYS: An ecophysiological growth process model for juvenile poplar. *Tree Physiology* **7:** 255-281.

(de) Reffye P, Fourcaud T, Blaise F, Barthélémy D. 1997. A functional model of tree growth and tree architecture. *Silva Fennica* **31:** 297-311.

(de) Reffye P, Hu B. 2003. Relevant choices in botany and mathematics for building efficient dynamic plant growth models: GreenLab cases. *International symposium on plant growth modeling, simulation, visualization and their application (PMA03),* ed: Hu B, Jaeger M. Bejing : Tsinghua University Press and Springer, p. 87-107.

Rey HR. 2003. Utilisation de la modélisation 3D pour l'analyse du développement et de la croissance végétative d'une plante de tournesol en conditions environnementales fluctuantes *Thèse de doctorat. Ecole nationale supérieure agronomique de Montpellier,* 160 p.

Reymond M, Muller B, Leonardi A, Charcosset A, Tardieu F. 2003. Combinig QTL analysis and an ecophysiological model to analyse the genetic variability of the responses of maize leaf growth to temperature and water deficit. *Plant Physiology* **131:** 664-675.

Reynolds AG, Lowrey WD, De Savigny C. 2005. Influence of irrgation and fertigation on fruit composition, vine performance, and water relations of concord and niagar grapevines. *American Journal of Enology and Viticulture* **56:** 110-128.

Reynolds AG, Pool RM, Mattick LR. 1986. Influence of cluster exposure on fruit composition and wine quality of Seyval blanc grapes. *Vitis* **25:** 85-95.

Reynolds AG, Wardle DA, Naylor AP. 1996. Impact of training system, vine spacing, and basal leaf removal on riesling. Vine performance, berry composition, canopy microclimate, and vineyard labor requirements. *American Journal of Enology and Viticulture* **47:** 63-75.

Ripetti V, Escoute J, Verdeil Jl, Costes E. 2008. Shaping the shoot : the relative contribution of cell number and cell shape to variations in internode lenght between parent and hybrid apple trees. *Journal of Experimental Botany* **59:** 1399-1407.

Rives M. 2000. Vigour, pruning, cropping in the grapevine (*Vitis vinifera* L.). I. A literature review. *Agronomie* **20:** 79-91.

Robin C, Hay MJM, Newton PCD, Greer DH. 1994. Effect of light quality (red : far red ratio) at the apical bud of the main stolon morphogenesis of *Trifolium repens* L. *Annals of Botany* **74:** 119-123.

Rogiers SY, Hatfield JM, Keller M. 2004. Irrigation, nitrogen, and rootstock effects on volume loss of berries from potted Shiraz vines. *Vitis* **43:** 1-6.

Schultz HR. 1992. An empirical model for the simulation of leaf appearance and leaf development of primary shoots of several grapevine (*Vitis vinifera* L.) canopy systems. *Scientia Horticulturae* **52:** 179-200.

Schultz HR. 1996. Water relations and photosynthetic responses of two grapevine cultivars of different geographical origin during water stress. *Acta Horticulturae* **427:** 2511-266.

Schultz HR. 2003. Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two fiel-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. *Plant Cell and Environment* **26:** 1393-1405.

Schultz HR, Lebon E. 2005. Modelling the effect of climate change on grapevine water relations. *Acta Horticulturae* **689:** 71-78.

Schultz HR, Matthews MA. 1988. Vegetative growth distribution during water deficit in *Vitis vinifera* L. *Australian Journal of Plant Physiology* **15:** 641-656.

Seleznyova AN, Stuart TD, Throp GT. 2008. Apple dwarfism rootstocks and interstocks affect the type of growth units produced during the annual growth cycle : precocious transition to flowering affects the composition and vigour of annual shoots. *Annals of Botany* **101:** 679-687.

Seleznyova AN, Thorp TG, Barnett AM, Costes E. 2002. Quantitative analysis of shoot development and branching patterns in *Actinidia*. *Annals of Botany* **89:** 471-482.

Servaites JC, Fondy BR, Li B, Geiger DR. 1989. Sources of carbon for export form spinach leaves throughout the day. *Plant Physiology* **90:** 1168-1174.

Sheehy JE, Mitchell PL, Durand JL, Gastal F, Woodward FI. 1995. Calculation of translocation coefficients form phloem anatomy for use in crop models. *Annals of Botany* **76:** 263-269.

Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, Kira T. 1964. A quantitative analysis of plant form : the Pipe model theory. I. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology* **14:** 97-105.

Shipley B, Mezziane D. 2002. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology* **16:** 326-331.

Sievanen R, Nikinmaa E, Nygren P, Ozier-Lafontaine H, Perttunen J, Hakula H. 2000. Components of functional-structural tree models. *Annals of Forest Science* **57:** 399-412.

Sinclair TR, Ludlow MM. 1986. Influence of soil water supply on the plant water balance of four tropical grain legumes. *Australian Journal of Plant Physiology* **13:** 329-341.

Slack G, Calvert A. 1977. The effect of truss removal on the yield of early sown tomatoes. *Journal of Horticultural Science* **52**: 309-315.

Smart RE. 1973. Sunlight interceptions by vineyards. *American Journal of Enology and Viticulture* **24:** 141-147.

Smart RE, Dick JK, Gravett IM, Fisher BM. 1990. Canopy management to improve grape yield and wine quality: principles and pratices. *South African Journal of enology and Viticulture* **11:** 1-17.

Smithyman RP, Howell GS, Miller DP. 1997. Influence of canopy configuration on vegetative development, yield, and fruit composition of Seyval blanc grapevine. *American Journal of Enology and Viticulture* **48:** 482-490.

Sobeih W, Dodd IC, Bacon MA, Grierson D, Davies WJ. 2004. Long-distance signals regulating stomatal conductance and leaf growth in tomato (*Lycopersicon esculentum*) plants subjected to partial root-zone drying. *Journal of Experimental Botany* **55:** 2353-2363.

Sommer KJ, Clingeleffer PR, Shulman Y. 1995. Comparative study of vine morphology, growth, and canopy development in cane-pruned and minimal pruned Sultana. *Australian Journal of Experimental Agriculture* **35:** 265-273.

(de) Souza CR, Maroco JP, (dos) Santos TP, ML Rodigues, CM Lopes, JS Pereira, MM Chaves. 2003. Partial rootzone drying : regulation of stomatal aperture and carbon assimilation in field-grown grapevines (*Vitis vinifera* cv. Moscatel). *Functional Plant Biology* **30:** 653-662.

Spayd SE, Tarar JM, Mee DL, Ferguson JC. 2002. Separation of sunlight and temperature effects on the composition of *Vitis vinifera* cv. Merlot berries. *American Journal of Enology and Viticulture* **53:** 171-182.

Sprugel DG, Hinckley TM, Schaap W. 1991. The theory and practice of branch autonomy. *Annual Review of Ecological System* **22:** 309-334.

Staudt G. 1981. Dependence of pollen germination and pollen tube growth on the temperature with Vitis rupestris in vitro. *Mitt Klosterneuburg* **31 :** 223-230.

Stevens RM, Harvey G, Aspinall D. 1995. Grapevine growth of shoots and fruit linearly correlate with water stress indices based on root-weighted soil matric potential. *Australian Journal of Grape and Wine Research* **1:** 58-66.

Stevens RM, Pech JM, Gibberd MR, Walker RR, Jones JA, Taylor J, Nicholas. 2008. Effect of reduced irrigation on growth, yield, ripening rates and water relations of Chardonay vines grafted to five rootstocks. *Australian Journal of Grape and Wine Research* **14:** 177-190.

Sultan ES. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* **5:** 537-542.

Tardieu F. 2003. Virtual plant: modelling as a tool for the genomics of tolerance to water deficit. *Trends in Plant Science* **8:** 9-14.

Tardieu F, Simmoneau T. 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand : modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany* **49:** 419-432.

Tardieu F, Granier C, Muller B. 1999. Modelling leaf expansion in a fluctuating environment : are changes in specific leaf area a consequence of changes in expansion rate ? *New Phytologist* **143:** 33-43.

Thornley JHM. 1976. *Mathematical models in plant physiology: a quantitative approach to problems in plant and crop physiology*. London: Academic press, 318 p.

Thornley JHM, Hurd RG. 1974. An analysis of the growth of young tomato plants in water culture at different light integrals and CO2 concentrations. II. A mathematical models. *Annals of Botany* **38:** 389-400

Toumi I, M'Sehli W, Bourgou S, Jallouli N, Besnalem-Fnayou, Ghorbel A, Mliki A. 2007. Responses of ungrafted and grafted grapevine cultivars and rootstocks (*Vitis* sp.) to water stress. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin* **41 :** 85-93.

Turc O, Lecoeur J. 1997. Leaf primordium initiation and expanded leaf production are co-ordinated response to air temperature in pea (*Pisum sativum* L.). *Annals of Botany* **80:** 265-273

Valantin M, Gary C, Vaissière BM, Frossard JS. 1999. Effect of fruit load on partitioning of dry matter and energy in cantaloupe (Cucumis melo L.). *Annals of Botany* **84:** 173–181.

Van der Werf A, Enserink T, Smit B, Booij R. 1993. Allocation of carbon and nitrogen as a function of the internal nitrogen status of a plant : modelling allocation under non-steady-state situations. *Plant and Soil* **155:** 183-186.

Van Leeuween C, Seguin G. 1994. Incidences de l'alimentation en eau de la vigne appréciée par l'état hydrique du feuillage, sur le développement de l'appareil végétatif et la maturation du raisin. *Journal International des Sciences de la Vigne et du Vin.* **37 :** 81-110.

Viala P, Vermorel V. 1910. *Traité général de viticulture. Ampélographie*. Paris : Masson, 7 vol.

Violle C, Garnier E, Lecoeur J, Roumet C, Podeur C, Blanchard A, Navas ML. 2009. Competition, Resource Depletion and Plant Traits in Herbaceous Communities. *Oecologica* **160 :** 747-755.

Vivin P, Castelan M, Gaudillière M. 2002. A source/sink model to simulate seasonal allocation of carbon in grapevine. *Acta Horticulturae* **584:** 43-56.

Walter E, Pronzato L. 1994. *Identification de modèles paramétriques à partir de données expérimentales*. Paris : Masson, 371 p.

Wample RL, Schnabel B, Ahmedullah M. 1987. Leaf area and conductance, internode length, and root structure of five cultivars of *Vitis vinifera* treated with Paclobutrazol. *American Journal of Enology and Viticuture* **38:** 255-259.

Ward SP, Leyser O. 2004. Shoot braching. *Current Opinion in Plant Biology* **7:** 73-78

Wardlaw I. 1968. The control and pattern of movement of carbonhydrates in plants. *Botanical Review* **34:** 79-105.

Wardlaw I. 1990. The control of carbon partitioning in plants. *New phytologist* **116:** 341-381.

Warnasooriya N.S, Montgomery BL. 2009. Detection of spatial-specific phytochrome responses using targeted expression of biliverdin reductase in arabidopsis. *Plant Physiology* **149:** 424-433.

Warren Wilson J. 1972. *Crop processes in controlled environments.* London: Academic Press, 391 p.

Watson DJ. 1947. Comparative physiological studies on the growth of field crops. I. Variation in net assimilation rate and leaf area index between species and varieties, and within and between years. *Annals of Botany* **11:** 41-76.

Wermelinger B, Koblet W. 1990. Seasonal growth and nitrogen distribution in grapevines leaves, shoots and grapes. *Vitis* **29:** 15-26.

Wermelinger B, Baumgartner J, Gutierrez AP. 1991. A demographic model of assimilation and allocation of carbon and nitrogen in grapevine. *Ecological Modelling* **53:** 1-26.

Wery J. 2005. Differential effects of soil water deficit on the basic plant functions and their significance to analyse crop responses to water deficit in indeterminate plants. *Australian Journal of Agricultural Research* **56:** 1201-1209.

Williams LE. 1987. Growth of Thompson seedless grapevines: I. Leaf area development and dry weight distribution. *Journal of the American Society of Horticultural Science* **112:** 325-330.

Wilson BF. 2000. Apical control of branch gowth and angle in woody plants. *American Journal of Botany* **87:** 601-607.

Winkler AJ, Williams WO. 1945. Starch and sugars of *Vitis vinifera*. *Plant Physiology* **20:** 412-432.

Winkler AJ, Cook JA, Kliewer WM, Lider LA. 1974. *General Viticulture*. Berkeley: University of California press, 710 p.

Wolf SD, Kuhn SW, Plant RE. 1986. Quantitative patterns of leaf expansion: Comparaison of normal and malformed leaf growth in *Vitis vinifera* cv. Ruby red. *American Journal of Botany* **73:** 832-846.

Wu L, (de) Reffye P, Le Dimet FX, Hu BG. 2003. Optimisation of Source-Sink relationships based on a plant functional-structural model : a case of study on Maize. In: *International symposium on plant growth modeling, simulation, visualization and their application (PMA03),* ed: Hu B, Jaeger M. Beijing : Tsinghua University Press and Springer, p. 285-303.

Yan H, Kang M, (de) Reffye P, Dingkuhn M. 2004. A dynamic, architectural plant model simulating resource-dependant growth. *Annals of Botany* **93:** 591-602.

Yang Z, Midmore DJ. 2005. Modelling plant ressource allocation and growth partitioning in response to environmental heterogeneity. *Ecological Modelling* **181:** 59-77.

Yin XY, Stam P, Kropff MJ, Schapendonk AHCM. 2003. Crop modelling, QTL mapping, and their complementary role in plant breeding. *Agronomy Journal* **95:** 90-98.

Zapata C, Deléens E, Chaillou S, Magné C. 2004 (a). Partitioning and mobilisation of starch and N reserves in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Journal of Plant Physiology* **161:** 1031-1040.

Zapata C, Deléens E, Chaillou S, Magné C. 2004 (b). Mobilisation and distribution of starch and total N in two grapevine cultivars differing in their susceptibility to shedding. *Functional Plant Biology* **31:** 1127-1135.

Zhan ZG, (de) Reffye P, Houllier F, Hu BG. 2003. Fitting a structural-functional model with plant architectural data. In: *'International symposium on plant growth modeling, simulation, visualization and their application (PMA03),* ed: Jaeger M, Hu BG. Beijing : Tsinghua University Press and Springer-Verlag, p. 236-249.

Zhang Y, Reed DD, Cattelino PJ, Gale MR, Jones EA, Liecthy HO, Mroz GD. 1994. A process-based growth model for young red pine. *Forest Ecology and Managment* **69:** 21-40.

Zimmerman J. 1954. Sprosshistologie und Holzreife bei der Rebe. *Mitteilungen Klosterneurburg* **4:** 101-119.

Zufferey V, Murisier FM, Monney P. 1998. Interception of solar radiation for different layouts of the foliar hedge in vineyards. *Revue Suisse de Viticulture, d'Arboriculture et d'Horticulture* **30 :** 301-304.

Modélisation dynamique des interactions plante-environnement. Application à l'étude des interactions entre les relations sources-puits et les processus de développement chez la vigne.

La modélisation dynamique du développement de la vigne offre de nombreuses possibilités pour évaluer la pertinence des pratiques culturales pour répondre à des objectifs de production. Le développement de la vigne résulte de l'effet de différents facteurs, environnementaux, génotypiques et techniques lorsqu'elle est cultivée. Une des principales variables endogènes, résultant des effets combinés de ces trois facteurs et qui détermine en grande partie la plasticité phénotypique est la compétition trophique entre les organes. Le développement des organes peut-être décomposé en trois processus, l'initiation (organogenèse), l'expansion (morphogenèse), et la croissance en biomasse. Pour la vigne, l'organogenèse des axes est le processus de développement présentant la plus grande plasticité. Ce travail établit les bases pour la construction d'un modèle prédictif, permettant de simuler le développement de plantes de vignes soumises à une gamme de pratiques culturales et dans des environnements contrastés. Notre travail combine deux approches de modélisation, écophysiologique et mathématique. L'originalité de ce travail a été d'utiliser les deux approches de façon conjointe pour tirer parti des outils et des concepts de chacune et pour combler leurs lacunes respectives dans un objectif de modélisation des interactions plante-environnement. Le modèle GreenLab et les outils d'optimisation qui lui sont associés ont permis de quantifier précisément les relations sources-puits entre les organes et le niveau de compétition trophique qui en résulte à l'échelle de la plante. L'approche écophysiologique a permis d'établir de nouveaux formalismes de la réponse des processus d'organogénèse aux contraintes environnementales, et de les implémenter dans le modèle GreenLab. Un simulateur stochastique du développement de la vigne dans des environnements variés (thermiques, hydriques, lumineux) a ainsi pu être développé.

Mots clés : vigne (*Vitis vinifera* L.), modélisation dynamique des systèmes, modèles structure-fonction, écophysiologie, relations source-puits, organogenèse, morphogenèse, croissance en biomasse, interaction génotype x environnement.

Dynamic modelling of plant-environment interactions. Applications to the study of the interactions between source-sinks relationships and grapevine development.

Dynamic models of grapevine development appear as promising tools to evaluate the relevance of training systems in order to improve both quality and quantity of production. Grapevine development is driven by different factors such as environment, genotype, and agronomic practices. The phenotypic plasticity is mainly controlled by an endogenous trait, the trophic competition between organs, which is determined by the other different factors. The development of the organs can be decomposed in three processes, the iniation (organogenesis), the expansion (morphogenesis) and the biomass growth. For grapevine, axis organogenesis was observed appear as the most plastic process. This study is a first step towards a predictive model, allowing to simulate the effects of different training systems and of contrasted environmental conditions on grapevine development. This work combines approaches based on ecophysiology and on mathematical modelling. The originality of this work was to use these two approaches together to take advantage of tools and concepts of both, and to fill in their respective deficiencies in order to model plant-environment interactions. GreenLab model and its associated optimization tools allowed to quantify precisely the source-sink relationships between organs and the trophic competition at the plant scale. The ecophysiological approach aims to input in GreenLab model new formalisms of grapevine organogenesis response to environmental constraints. In this way, a stochastic simulator of grapevine development in contrasted environments (temperature, water deficit, irradiance level) was built.

Key words : grapevine (*Vitis vinifera* L.), mathematical models of dynamic systems, functional-structural models, ecophysiology, source-sink relationships, organogenesis, morphogenesis, biomass growth, genotype x environment interaction.