



HAL
open science

Diversité et variabilité de l'architecture des plantes

Sylvie Sabatier

► **To cite this version:**

Sylvie Sabatier. Diversité et variabilité de l'architecture des plantes. Systématique, phylogénie et taxonomie. Université de Montpellier, 2019. tel-02572269

HAL Id: tel-02572269

<https://theses.hal.science/tel-02572269>

Submitted on 25 Jun 2020

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.

Dossier de candidature à l'Habilitation à Diriger
des Recherches

Université de Montpellier

Ecole Doctorale GAIA

Présenté par
Sylvie Sabatier

UMR botanique et Modélisation de l'Architecture des Plantes et des
végétations AMAP
CIRAD CNRS INRA IRD UM
TA A51/PS2, Boulevard de la Lironde,
34398 Montpellier Cedex 05 (France)

Discipline : Morphologie et Architecture végétale

Titre : « diversité et variabilité de l'architecture des
plantes »

Soutenue le 29 Avril 2019

Membres du Jury :

Pierre Eric Lauri : IR HDR INRAE rapporteur

François Lefèvre : DR INRAE, rapporteur

Celine Merdieu : CR INRAE, rapporteur

Erwin Dreyer : DR INRAE, examinateur

Perla Hamon : DR IRD, présidente

Daniel Barthélémy : DR INRAE, examinateur

SOMMAIRE

I. Curriculum vitae.....	4
II. Liste de publications.....	4
III. Capacités d'encadrement de jeunes chercheurs :	10
1. Co-directions de thèse	10
2. Directions de Master	12
IV. Contrats de recherche	13
V. Collaborations	14
VI. Synthèse de mes travaux de recherche : « invariance et variabilité de l'architecture des plantes ».....	15
1. Introduction et démarche scientifique	15
1.1. Les concepts d'architecture végétale.....	15
1.2. Démarches de modélisation	18
1.2.1. Une démarche descriptive	18
1.2.2. Une démarche fonctionnelle.....	18
2. Traits invariant et variant dans l'architecture des végétaux	19
2.1. La croissance.....	20
2.1.1. La préformation et la néoformation des organes foliaires.....	21
2.1.2. Phénologie de la croissance primaire	22
2.1.3. Ontogénie et modélisation de la croissance chez <i>Tectona grandis</i>	22
2.2. La ramification.....	22
2.2.1 Variabilité de la ramification et génétique.	23
2.2.2. Modifications des modalités de croissance et de ramification chez des Cyprés haploïdes.....	26
3. La plasticité architecturale.....	27
3.1. Plasticité vis à vis du stress hydrique chez <i>Cedrus atlantica</i>	27
3.2. Plasticité vis-à-vis de la lumière et de la sécheresse chez <i>Abies alba</i> et <i>Fagus sylvatica</i>	27
3.3. Plasticité le long d'un gradient altitudinal chez <i>Abies alba</i>	28
3.4. Plasticité vis-à-vis de la saisonnalité chez <i>Spilanthes acmella</i>	29
4. Le diagnostic architectural	30
5. Diversité interspécifique dans le genre <i>Coffea</i>	31
6. Conclusions de mes travaux de recherche :	33
6.1. La variabilité architecturale	33

6.2. La diversité architecturale	35
VII. Projet de recherche	36
1. Variabilité architecturale des arbres en forêts méditerranéennes et tempérées.....	36
1.2..Polycyclisme et phénologie de la croissance primaire et des réserves carbonées.....	37
1.3. Phénologies de la croissance primaire, de la croissance secondaire et des réserves carbonées	38
1.4. Rameaux épicorniques et réserves carbonées	38
2. La croissance d'espèces forestières de la zone subsaharienne	39
3. La diversité architecturale intra et interspécifique : appliquée au genre <i>Coffea</i>	39
VIII. Références bibliographiques.....	41
IX. Principaux articles	47

I. Curriculum vitae

Nom : SABATIER

Prénom : Sylvie Annabel

Date de naissance : 30 Avril 1964

Nationalité : Française

Situation de famille : mariée, deux enfants

Adresse professionnelle : UMR-AMAP « botAnique et Modélisation de l'Architecture des Plantes et des végétations. TA A51 PS2 34 398 Montpellier Cedex 5

Statut : chercheur ingénieur CIRAD depuis Janvier 1992.

Adresse email : sylvie-annabel.sabatier@cirad.fr

Formation : 06/1988 : Maîtrise, spécialité : Biologie des organismes et des populations, Université Montpellier II.

09/1989 : DSPU « Forêts chaudes », ENGREF, Montpellier.

09/1990 : DEA « Géographie des Espaces Tropicaux » Université Bordeaux III.

12/1999 : Doctorat, spécialité : Biologie des organismes, « Variabilité morphologique et architecturale de deux espèces de Noyer : *Juglans regia* L., *Juglans nigra* L. et de deux Noyers hybrides interspécifiques ». Université Montpellier II.

II. Liste de publications

Tableau 1. Synthèse du nombre de publications par type de publication

Type de publication	Nombre de publications
Revue indexées dans « Journal citations reports 2017 avec facteur d'impact	24
Revue non indexées	5
Chapitres d'ouvrages	5
Actes de colloques	14
Communications à des colloques sans publication	6
Total	54

Tableau 2. Synthèse du nombre d'articles et titre des revues avec un facteur d'impact.

Titre de la revue	Facteur d'impact 2017	Nombre d'articles
Journal of Experimental Botany	6	1

Annals of Botany	4.65	5
Plant and soil	3.3	1
CanJbot	2.88	2
Computers and electronics in Agriculture	2.76	1
Ecological modelling	2.69	1
Aob Plants	2.6	2
Annals of forest sciences	2.4	5
Tree genetics and genome	1.8	1
Tree structure and function	1.7	
Agroforestry System	1.2	2
total		24

Publications dans des périodiques scientifiques indexées dans Journal citation reports 2017 avec facteur d'impact

1. Sabatier, S., Barthélémy, D., Ducouso, I. et Germain, E., 1998. Modalités d'allongement et morphologie des pousses annuelles chez le noyer commun, *Juglans regia* L. cv. " Lara " (Juglandaceae). Canadian Journal of Botany, 76 : 1253-1264.
2. Sabatier, S. et Barthélémy, D., 1999. Growth dynamics and morphology of annual shoots, according to their architectural position, in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). Annals of Botany, 84(3) : 387-392.
3. Sabatier, S., Barthélémy, D., Ducouso, I. et Germain, E., 1999. Modalités d'allongement et morphologie de pousses annuelles issues de greffe chez le noyer commun, *Juglans regia* L. cv. " Lara " (Juglandaceae). Canadian Journal of Botany, 77 : 1-9.4
4. Sabatier, S. et Barthélémy, D., 2001. Bud structure in relation to shoot morphology and position on the vegetative annual shoots of *Juglans regia* L., (Juglandaceae). Annals of Botany. 87 (1) : 117-123.
5. Sabatier, S., Baradat Ph. et Barthélémy, D. 2003. Intra- and interspecific variations of polycyclism in young trees of *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex. Carrière and *Cedrus libani* A. Rich (Pinaceae). Annals of Forest Science. 60 : 19-29.
6. Sabatier, S. et Barthélémy, D., 2003. Periods of organogenesis in mono- and bicyclic annual shoot of *Juglans regia* L. (Juglandaceae). Annals of Botany. 92 : 231-238.
7. Guédon Y., Puntieri JG, Sabatier S., Barthélémy D., 2006. Relative extents of preformation and neoformation in tree shoots : Analysis by a deconvolution method. Annals of Botany. 98 : 845-856.
8. Courbet F., Sabatier S., Guédon Y. 2007. Predicting the vertical location of branches along Atlas cedar stem (*Cedrus atlantica* Manetti) in relation to annual shoot length. Annals of Forest Sciences 64 : 707-718.
9. Leroy C., Guérout M., Wahyuni N.S., Escoute J., Céréghino R., Sabatier S., Auclair D. 2009. Morphogenetic trends in the morphological, optical and biochemical features of phyllodes in *Acacia mangium* Willd (Mimosaceae). Trees - Structure and Function, 23 (1) : 37-49.

10. Leroy C., Sabatier S., Wahyuni N. S., Barcz J.-F., Dauzat J., Laurans M., Auclair D. 2009. Virtual trees and light capture: a method for optimizing agroforestry stand design. *Agroforestry Systems*, 77 (1): 37-47.
11. Taugourdeau O., Sabatier S. 2010. Limited plasticity of shoot preformation in response to light by understorey saplings of common walnut (*Juglans regia*). *Aob Plants*, doi:10.1093/aobpla/plq022.
12. Taugourdeau O., Chaubert-Pereira F., Sabatier S., Guédon Y. 2011. Deciphering the development plasticity of walnut saplings in relation to climatic factors and light environment. *Journal of Experimental Botany*. 62:5283-5296
13. Taugourdeau, O., Dauzat, J., Griffon, S., Sabatier, S., Caraglio, Y. & Barthélémy, D. 2012. Retrospective analysis of tree architecture in silver fir (*Abies alba* Mill.): ontogenetic trends and responses to environmental variability *Annals of Forest Science*, 69(6), 713-721.
14. Andrianasolo, D., Davis, AP, Razafinarivo NJ, Hamon, S., Rakotomalala, JJ, Sabatier, S, Hamon, P. 2013. High genetic diversity of in situ and ex situ populations of Madagascan coffee species: further implications for the management of coffee genetic resources. *Genetics and Genomes*, 9: 1295-1312 DOI 10.1007/s11295-013-0638-4
15. Tondjo, K., Brancheriau L., Sabatier SA, Kokutse AD, Akossou A, Kokou K., Fourcaud T. 2014. Is the variability of key wood properties linked with the variability of key architectural traits? Case of planted teak in Togo regarding thinning and provenance. *Annals of Forest Science*, 72: 717-729. DOI 10.1007/s13595-014-0425-x
16. Taugourdeau O., Caraglio Y., Sabatier SA, Guedon Y. 2015 Characterising the respective importance of ontogeny and environmental constraints in forest tree development using growth phase duration distributions. *Ecological Modelling* 300, 61-72
17. Tondjo, K., Brancheriau L., Sabatier SA, Kokutse AD, Akossou A, Kokou K., Fourcaud T. 2015. Non-destructive measurement of leaf area and dry biomass for estimating photosynthesis production in *Tectona grandis*. *Trees* 29 (5), 1625-1631. DOI 10.1007/s00468-015-1227.
18. Buissart, F, Caraglio Y, Borianne P, Guéroult M, Le Bec J, Pailler F, Vennetier M, Zilliox C, Sabatier SA, 2015, Pith: a new criterion for monitoring the architecture in Mediterranean pines. *Trees*, DOI 10.1007/s00468-015-1264-6. *Trees: Volume 29, Issue 6 (2015), Page 1827-1836.*
19. Okoma P., Akaffou S., De Reffye P., Hamon P., Hamon S., Konan O., Kouassi K. H., Legnate H., Letort V., Sabatier S. 2016 Practical method for non-destructive measurement of leaf and stem dry biomass in African *Coffea* species. *Agroforest Syst* doi:10.1007/s10457-016-0031-z
20. Hover A, Buissart F, Caraglio Y, Heinz C, Pailler F, Ramel M, Vennetier M, Prevosto B, Sabatier S. 2017 Growth phenology in *Pinus halepensis* Mill.: intra-annual variation in bud content and shoot elongation. *Annals of Forest sciences* 74: 39-49. DOI: 10.1007/s13595-017-0637-y
21. Vavitsara M.E., Sabatier S., Kang M., Ranarijaona H. L. T., de Reffye P., 2017. Yield analysis as a function of stochastic plant architecture: case of *Spilanthes acmella* in the wet and

dry season. *Computers and Electronics in Agriculture* 138 : 105-116.
DOI10.1016/j.compag.2017.04.012

22. Mohamed A, Stockes A, Mao Z, Jourdan C, Sabatier SA, Pailler F, Fourtier S, Dufour L, Monnier Y, 2017 Linking above- and belowground phenology of hybrid walnut growing along a climatic gradient in temperate agroforestry systems. *Plant and Soil*, DOI : 10.1007/s11104-017-3417.

23. Tondjo K, Brancheriau L, Sabatier S, Kokutse AD, Kokou K, Jaeger M, de Reffye, Fourcaud T 2018 Stochastic modelling of tree architecture and biomass allocation: application to Teak (*Tectona grandis* L. f.), a tree species with polycyclic growth and leaf neof ormation" *Annals of Botany* 121; 1397-1410 doi: 10.1093/aob/mcy040

24. Buissart F, Vennetier M, Delagrang e S, Girard F, Caraglio Y, Sabatier SA, Nicolini EA 2018. The relative weight of ontogeny, topology and climate in the architectural development of three North-American conifers ; *AoB Plants*.

Chapitres d'ouvrages scientifiques à comité de lecture

25. Barthélémy, D., Mercurio, R. et Sabatier, S., 1998. L'architettura della chioma del noce comune. In: *Il noce comune par la produzione legnosa*. R. Giannini et R. Mercurio (Eds). Avenue Media, Bologne, Italie, pp. 57-65.

26. Sabatier, S., Barthélémy D., 2004. Architecture and morphological variability in *Juglans regia* L., *Juglans nigra* L. and interspecific hybrids (MJ209xRA and NG23xRA). Inventory of walnut research, germplasm and references. E. Germain (Ed.), FAO Editor, Rome, Italie, 149-150.

27. Barthélémy D., Caraglio Y., Sabatier S. 2009. Crown architecture of valuable broadleaved species. In Spiecker H., Hein S., Makkonen-Spiecker K., Thies M. (Eds). *Valuable broadleaved forests in Europe*. Leiden: Brill (European Forest Institute Research Reports, vol. 22).

28. Vennetier M, Girard F, Taugourdeau O, Cailleret M, Caraglio Y, Sabatier S-A, Ouarmim S, Didier C, Thabeet A. 2013. Climate change impact on tree architectural development and leaf area. In Singh BR, (ed.) "Climate Change - Realities, Impacts Over Ice Cap, Sea Level and Risks". InTech, Rijeka P103-126.

29. Sabatier S, Barthélémy D. et de Reffye P, 2018. Notions de botanique sur l'organisation des structures végétales. In : *Architecture des plantes et production végétale*, de Reffye P et Jaeger M, Editions Quae, Versailles, 2018, p 19-39.

Publications dans d'autres périodiques

30. Barthélémy, D., Sabatier, S. et Pascal, O., 1995. Le développement architectural du noyer commun *Juglans regia* L. (Juglandaceae). *Forêt Entreprise*, 103 : 61-68.

31. Barthélémy, D., Sabatier, S. et Pascal, O., 1997. Le développement architectural du noyer noir *Juglans nigra* L. (Juglandaceae). *Forêt Entreprise*, 115 : 40-47.

32. Sabatier, S., Barthélémy, D., Becquey J. et Perrier S., 2000. Taille et architecture chez de jeunes Noyers hybrides. *Forêt-Entreprise*, 132 : 54-58.

33. Drénou C., Giraud, F. Gravier H., Sabatier S., Caraglio Y., 2013. Le diagnostic architectural : un outil d'évaluation des sapinières dépérissantes. Forêt Méditerranéenne tome XXXIV, 2, 87-98.

34. Sabatier S., Caraglio Y., Drénou C., 2014. L'architecture au service des forestiers. Forêt-Entreprise, 217 : 42-45

Communications dans des colloques scientifiques ayant donné lieu à publication

35. Sabatier, S. et Barthélémy, D., 1994. Premières observations sur l'architecture du cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière, (PINACEAE). In: Silva mediterranea, Séminaire International sur le Cèdre de l'Atlas *Cedrus atlantica* (Manetti), O. M'Hirit, A. Samih et M. Malagnoux (Eds), Ifrane, Maroc 7-11/06/1993. Annales de la Recherche Forestière au Maroc, Vol. 27 (spécial), vol. 2, tome 2, pp. 362-379.

36. Ducouso, I., Sabatier, S., Barthélémy, D. et Germain, E., 1995. Comparaison de quelques caractéristiques morphologiques des pousses annuelles et branches de cime de 7 variétés de noyer commun, *Juglans regia* L. (Jugladiaceae). In: Architecture des Arbres Fruitières et Forestiers, J. Bouchon (Ed.), Montpellier, France 23-25/11/1993, INRA Editions. Les Colloques, Vol. 74, pp. 91-108.

37. Jay-Allemand, C., Barthélémy, D., Sabatier, S. et Bruant, B., 1995. Gradients morphologiques et biochimiques chez un Noyer hybride (*Juglans regia* x *Juglans nigra*). In: Architecture des Arbres Fruitières et Forestiers, J. Bouchon (Ed.), Montpellier, France 23-25/11/1993, INRA Editions. Les Colloques, Vol. 74, pp. 125-138.

38. Masotti, V., Barthélémy, D., Mialet, I., Sabatier, S. et Caraglio, Y., 1995. Etude de l'effet du milieu sur la croissance, la ramification et l'architecture du Cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière. In: Architecture des Arbres Fruitières et Forestiers, J. Bouchon (Ed.), Montpellier, France 23-25/11/1993, INRA Editions. Les Colloques, Vol. 74, pp. 175-189.

39. Sabatier, S. et Barthélémy, D., 1995. Architecture du Cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière, (PINACEAE). In: Architecture des Arbres Fruitières et Forestiers, J. Bouchon (Ed.), Montpellier, France 23-25/11/1993, INRA Editions. Les Colloques, Vol. 74, pp. 157-173.

40. Sabatier, S., Barthélémy, D., Ducouso, I. et Germain, E., 1995. Nature de la pousse annuelle chez le Noyer commun, *Juglans regia* L. var. Lara (JUGLANDACEAE). In: Architecture des Arbres Fruitières et Forestiers, J. Bouchon (Ed.), Montpellier, France 23-25/11/1993, INRA Editions. Les Colloques, Vol. 74, pp. 109-123.

41. Sabatier, S., Ducouso, I., Guédon, Y., Barthélémy, D. et Germain, E., 1998. Structure de scions d'un an de Noyer commun, *Juglans regia* L., variété Lara greffés sur trois porte-greffe (*Juglans nigra*, *J. regia*, *J. nigra* x *J. regia*). In: Architecture et modélisation en arboriculture fruitière, 11ème colloque sur les recherches fruitières, Montpellier, France 5-6/03/1998, INRA-Ctifl, pp. 75-84.

42. Barthélémy, D., Caraglio, Y., Sabatier, S. 2000. Architectural analysis : a tool for tree life history knowledge. In : Proceedings of the Final Conference of the European Union Joint Research Project Fair CT 95-0097, « Adaptation and selection of mediterranean Pinus and

Cedrus for sustainable afforestation of marginal lands », Mytilene 2-6 June 2000. K. P. Panetsos (Ed.), Aristotle University of Thessaloniki, Laboratory of Forest Genetics and Forest tree breeding, 27-44.

43. Barthélémy D., Caraglio Y., Sabatier S. 2001. Architectural analysis: a tool for tree life history knowledge. In Panetsos 2001 "Adaptation and selection of mediterranean *Pinus* and *Cedrus* for sustainable afforestation of marginal lands", Proceedings of the final conference of the European Union Joint Research Project FAIR CT 95-00 97, Thessaloniki, Grèce 27-44.

44. Sabatier, S. et Barthélémy, D., 2001. Annual shoot morphology and architecture in Persian Walnut, *Juglans regia* L. (Juglandaceae). In : 5th International walnut symposium, Bordeaux, France 12-16/09/1999, USHS. Acta Horticulturae. 544 : 255-264.

45. Parveaud, CE, Sabatier, S., Dauzat, J., Auclair, D., 2003. Influence of morphometric characteristics of the Hybrid Walnut Tree (*Juglans nigra* *J. regia*). Crown on its radiative balance. In: Plant growth modelling and application. G. Hu and M. Jaeger (Edts), Beijing, Chine, Tsinghua University Press, Springer, 296-304.

46. Leroy C., Laurans M., Dauzat J., Sabatier S., Auclair D. 2005. Simulation of light transmission under *Acacia mangium* Willd. And *Tectona grandis* L. canopies and comparison with in situ measurements. International Consultation Workshop: Smaller agroforestry options for degraded soils, 18-21 August 2005, Malang, Indonesia.

47. Letort-Lechevalier V., Sabatier S, Akaffou S, Hamon P, Hamon S, De Reffye P. 2012. Interspecific variability of biomass production of young *Coffea*: no influence of branch pruning. Experimental evidence and theoretical analysis. *Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (PMA)*, Shanghai : China (2012)

48. De Reffye P, Sabatier S, Jaeger M, Letort V., 2018. Modelling the interaction between functioning and organogenesis in a stochastic model of plant growth A step towards a fully mechanistic stochastic plant growth model. *Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (PMA)*, China.

Communications dans des colloques scientifiques sans publication

49. Sabatier S., Barthélémy D., Caraglio Y., Dauzat J., Frank N., Leroy C., 2006. Variations de l'architecture des arbres en fonction de leur environnement lumineux. Séminaire du Groupe d'Etude de l'Arbre, 10-11 Mai 2006, Château de Restinclières, Montpellier.

50. Heuret P., Grosfeld J., Guédon Y., Bachelier J., Sabatier S., Barthélémy D. 2007. Branching pattern in Cupressaceae Rich. Ex. Bartl. Botany and Plant Biology 2007.07-11/07/2007, Chicago.

51. Barthélémy D., Caraglio Y., Edelin C., Heuret P., Nicolini E., Sabatier S. 2008. Vers une définition de la plasticité architecturale. Séminaire du groupe d'Etudes de l'Arbre "La plasticité phénotypique des arbres", 2-3 Octobre 2008, Montpellier, France.

52. Taugourdeau O, Dauzat J, Griffon S, de Coligny F, Sabatier S, Caraglio Y, Barthélémy D. 2010. Retrospective analysis of fir saplings growth vs. light interception. FSPM 2010, 12-17 Sept. Davis, Californie.

53. Sabatier S et Caragio Y. 2015. De l'architecture à la phénologie de la croissance. Colloque francophone de Phénologie 2015 17-19 Novembre Clermont Ferrand.

54. Sabatier S, Caraglio Y, Nicolini E, Drénou C, Nageleisen LM. 2017 Epicormic shoots: tree growth indicators. Colloque IUFRO "Tree epicormics and related aspects : Importance to ecology, forest management and tree care". September 14th - 17th, 2017 Nancy.

III. Capacités d'encadrement de jeunes chercheurs :

1. Co-directions de thèse

2002-2005. C. Leroy (contrat UE-INCO). Rôle de l'architecture dans l'interception lumineuse des couronnes de *Tectona grandis* et *Acacia mangium*. Utilisation pour la simulation des bilans radiatifs dans les systèmes agroforestiers. ED BSIAE UM2. Directeur de Thèse D. Auclair. Céline Leroy est chercheur IRD à AMAP.

Leroy C., Guérault M., Wahyuni N.S., Escoute J., Céréghino R., Sabatier S., Auclair D. 2009. Morphogenetic trends in the morphological, optical and biochemical features of phyllodes in *Acacia mangium* Willd (Mimosaceae). *Trees - Structure and Function*, 23 (1) : 37-49.

Leroy C., Sabatier S., Wahyuni N. S. Barczy J.-F., Dauzat J., Laurans M., Auclair D. 2009. Virtual trees and light capture: a method for optimizing agroforestry stand design. *Agroforestry Systems*, 77 (1): 37-47.

2004-2006, CE Parveaud. Propriétés radiatives des couronnes de Noyers et croissance des pousses annuelles : influence de la géométrie du feuillage, de la position des pousses et de leur climat radiatif. ED BSIAE UM2. Directeur de Thèse D. Auclair.

2005-2008 L Rivera. Caractérisation phénotypique d'haploïdes de *Cupressus sempervirens*. Modification de la phyllotaxie, la croissance et la ramification en fonction du taux de ploïdie (diploïde hétérozygote, diploïde homozygote, haploïde). Directeur de thèse C. Pichot, URFM, INRA.

2008-2011 O. Taugourdeau. Plasticité architecturale de quelques espèces forestières méditerranéennes : variabilités intra- et inter-spécifique de la réponse des arbres à la sécheresse. ED SIBAGHE UM2, Directeur de thèse : D. Barthélémy.

Taugourdeau O., Sabatier S. 2010. Limited plasticity of shoot preformation in response to light by understorey saplings of common walnut (*Juglans regia*). *Aob Plants*, doi:10.1093/aobpla/plq022.

Taugourdeau O., Chaubert-Pereira F., Sabatier S., Guédon Y. 2011. Deciphering the development plasticity of walnut saplings in relation to climatic factors and light environment. *Journal of Experimental Botany*. 62:5283-5296

Taugourdeau, O., Dauzat, J., Griffon, S., Sabatier, S., Caraglio, Y. & Barthélémy, D. 2012. Retrospective analysis of tree architecture in silver fir (*Abies alba* Mill.): ontogenetic trends and responses to environmental variability *Annals of Forest Science*, 69(6), 713-721.

Taugourdeau O., Caraglio Y., Sabatier SA, Guedon Y. 2015 Characterising the respective importance of ontogeny and environmental constraints in forest tree development using growth phase duration distributions. *Ecological Modelling* 300, 61-72

2009-2012 D. Andrianasolo. Génétique des populations et modèles architecturaux et fonctionnels de la croissance des plantes. Application à la préservation des ressources génétiques des *Mascarocoffea* (Caféiers natifs de Madagascar). ED SIBAGHE UM2, Directeur de thèse : P. de Reffye.

Andrianasolo, D., Davis, AP, Razafinarivo NJ, Hamon, S., Rakotomalala, JJ, Sabatier, S Hamon, P. 2013. High genetic diversity of in situ and ex situ populations of Madagascan coffee species: further implications for the management of coffee genetic resources. *Genetics and Genomes*, 9: 1295-1312 DOI 10.1007/s11295-013-0638-4

2012-2014 Marie-Elodie Vavitsara. Architecture et modélisation de la production végétale (via GreenLab) du légume feuille *Spilanthes acmelea* (Asteraceae) appliquées à de nouvelles techniques de production intégrant la biodiversité, ED Université de Mahajanga Madagascar Directeur de thèse : P. de Reffye. Elodie a été recrutée à l'Université de Mahajanga comme enseignant chercheur et nous poursuivons des travaux sur l'architecture des Caféiers endémiques de la côte Ouest de Madagascar.

Vavitsara M.E., Sabatier S., Kang M., Ranarijaona H. L. T., de Reffye P., 2017. Yield analysis as a function of stochastic plant architecture: case of *Spilanthes acmella* in the wet and dry season. *Computers and Electronics in Agriculture* 138 : 105-116. DOI10.1016/j.compag.2017.04.012

2012-2014 Kodjo Tondjo. Etude et modélisation des relations structure-fonctions chez le *Tectona grandis* (Teck) en plantation au Togo. Bourse AIRD, Université de Lomé, directeur de thèse T. Fourcaud

Tondjo, K., Brancheriau L., Sabatier SA, Kokutse AD, Akossou A, Kokou K., Fourcaud T. 2014. Is the variability of key wood properties linked with the variability of key architectural traits? Case of planted teak in Togo regarding thinning and provenance. *Annals of Forest Science*, 72: 717-729. DOI 10.1007/s13595-014-0425-x

Tondjo, K., Brancheriau L., Sabatier SA, Kokutse AD, Akossou A, Kokou K., Fourcaud T. 2015. Non-destructive measurement of leaf area and dry biomass for estimating photosynthesis production in *Tectona grandis*. *Trees*, 29 (5), 1625-1631. DOI 10.1007/s00468-015-1227.

Tondjo K, Brancheriau L, Sabatier S, Kokutse AD, Kokou K, Jaeger M, de Reffye, Fourcaud T 2018 Stochastic modelling of tree architecture and biomass allocation: application to Teak (*Tectona grandis* L. f.), a tree species with polycyclic growth and leaf neof ormation" *Annals of Botany* 121; 1397-1401. doi: 10.1093/aob/mcy040

2013-2015 Fabien Buissart. Modélisation des effets directs et différés du changement climatique sur le développement architectural des résineux. Bourse IRSTEA-PACA, Université Aix-Marseille, ED des Sciences de l'environnement, directeur de thèse : E. Nicolini.

Buissart F, Vennetier M, Delagrang e S, Girard F, Caraglio Y, Sabatier SA, Nicolini EA 2018. The relative weight of ontogeny, topology and climate in the architectural development of three North-American conifers ; *AoB Plants*.

2014-2017 Charlène Arnaud. Relation entre architecture, activité cambiale et propriétés du bois en réponse à la contrainte hydrique et à l'apport de nutriments chez *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden (Myrtaceae). ED GAIA, UM, Directeurs de thèse : N. Rowe et L. Brancheriau. Thèse non soutenue.

2015-2018 Pamelas Okoma. Variabilité de l'architecture et de la production chez six espèces de Caféiers en Côte d'Ivoire. Bourse SCAC soutenue par le projet JEAI Modelcaf, Université Jean Lorougnon Guédé, Daloa. Directeur de thèse : Sélastique Doffou Akaffou.

Okoma P., Akaffou S., De Reffye P., Hamon P., Hamon S., Konan O., Kouassi K. H., Legnate H., Letort V., Sabatier S. 2016 Practical method for non-destructive measurement of leaf and stem dry biomass in African *Coffea* species. *Agroforest Syst* doi:10.1007/s10457-016-0031-z

2019-2021 Adji Beda Innocent. Modélisation de la croissance et de l'architecture de trois espèces forestières indigènes (*Parkia biglobosa* (Mimosaceae), *Khaya senegalensis* (Meliaceae), *Pterocarpus erinaceus* (Fabaceae) : appliquée à la mise en place d'essai de provenances le long d'un gradient bioclimatique du Sud au Nord de la Côte d'Ivoire. Bourse de thèse AMRUGE CI soutenue par le projet EFISA, Essences Forestières Indigènes dans les Systèmes Agroforestiers. Université Jean Lorougnon Guédé, Daloa. Directeur de thèse Sélastique Doffou Akaffou.

2. Directions de Master

Claude-Eric Parveaud (Décembre 2001-Juin 2002). Elaboration de plantes virtuelles tridimensionnelles de Noyers hybrides et simulation du bilan radiatif. M2 Ecologie Université Paris VI, Paris XI et Institut National Agronomique Paris-Grignon, co-encadrement avec Daniel Auclair et Jean Dauzat (UMR AMAP).

Julien Bachelier (Décembre 2001-Juin 2002). Variabilité du mode d'organisation de la ramification chez *Cupressus sempervirens* L. DESS Université Paris VI, co-encadrement avec Patrick Heuret (UMR AMAP).

Julien Bachelier (Décembre 2002-Juin 2003). Approche Taxonomique du genre *Cupressus* par l'étude de la variabilité du mode d'organisation de la ramification et de la diversité génétique. Master 2 « systématique végétale et animale » MHNP, Paris ; co-encadrement avec Christian Pichot (INRA, URFM, Avignon) et Patrick Heuret (UMR AMAP).

Olivier Taugourdeau (Décembre 2007-Juin 2008). Plasticité architecturale vis-à-vis de l'ombre et de la sécheresse de *Fagus sylvatica* L. et *Abies alba* Mill. Master FENEC Fonctionnement des Ecosystèmes Naturels et Cultivés, UM2.

Blandine Bourouliou (Février-Octobre 2008). Allométries foliaires et caulinaires et leurs variabilités en fonction de facteurs écologiques chez le Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et le Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.). Master EPHE Paris « Environnement et gestion de la biodiversité » Parcours professionnel.

Olivier Martin (Mars-Juin 2010). Plasticité de l'anatomie du bois en réponse à l'altitude et conséquence sur l'architecture chez le sapin. Master BGAE-EcoSystemS, UM2.

Fabien Buissart (Mars-Aout 2012). Climat et variabilité interspécifique de la croissance annuelle chez les pins d'Alep (*Pinus halepensis* Mill. ssp. *halepensis*) et de Calabre (*Pinus halepensis* Mill. ssp. *brutia* (Ten. E. Murray). Master 2 GEEFT, AgroParisTech, Montpellier.

Buissart, F, Caraglio Y, Borianne P, Guéroult M, Le Bec J, Pailler F, Vennetier M, Zilliox C, Sabatier SA, 2015, Pith: a new criterion for monitoring the architecture in Mediterranean pines. *Trees*, DOI 10.1007/s00468-015-1264-6. *Trees*: Volume 29, Issue 6 (2015), Page 1827-1836.

Charlene Arnaud (Février- Juin 2013). Réactivation cambiale et dynamique de la xylogénèse en fonction de l'architecture chez *Pinus brutia* Ten. (Pinaceae). Master Ecologie et biodiversité parcours EcoSystemes, UM2.

Anna Hover (Mars-Aout 2014). Croissance et climat : Phénologie de la croissance de la pousse annuelle polycyclique chez le Pin d'Alep, stage de fin d'étude AgroParisTech et Master 2 Gestion des milieux naturels, Nancy.

Hover A, Buissart F, Caraglio Y, Heinz C, Pailler F, Ramel M, Vennetier M, Prevosto B, Sabatier S. 2017 Growth phenology in *Pinus halepensis* Mill.: intra-annual variation in bud content and shoot elongation. *Annals of Forest sciences* 74: 39 DOI: 10.1007/s13595-017-0637-y

Aurore Rimlinger (Mars-Juin 2016). Caféiers sauvages de Madagascar : traits architecturaux et histoire évolutive. Master BEE BioGET Université Montpellier Co-encadrement avec Perla Hamon UMR DIADE et Véronique Letort laboratoire MICS ECP.

Rimlinger A, Letort V, Raharimalala N, Rakotomalala JJ, Hamon P, Sabatier S. 2018 Phylogenetic signal in leaf and reproductive traits: wild coffee trees from Madagascar as a study case. *Annals of Botany* à resoumettre.

IV. Contrats de recherche

2009-2012: « Population genetics and architectural-functional plant growth models. Application to Mascarocoffea (coffee trees natives from Madagascar) genetic resources preservation». projet MaGenA, financé par Agropoplis Fondation. Participants: IRD UMR DIADE, ECP et FOFIFA. Ce projet a permis de financer une doctorante, D. Andrianasolo (2009-2012, ED SIBAGHE, Directeur de thèse P. de Reffye). Montant : 92 102 euros

2011-2013 : « Indicateurs architecturaux de la réponse des arbres aux modifications climatiques : application aux pinx d'Alep, Pin sylvestre, Cèdres, sapins, hêtres, chêne pédonculé, douglas, châtaignier ». Financé par RMT-Aforce, 20 000 euros

2015-2017 : « Intégration d'un module génétique au sein du modèle FSPM GreenLab ». Projet Jeune Equipe Associée à l'IRD ModelCAF : Université Jean Lorougnon Guédé, Daloa (Côte d'Ivoire), Centre National de Recherche en Agronomie de Cote d'Ivoire, IRD UMRs DIADE et IPME, CIRAD-AMAP et ECP Laboratoire MICS. Financement IRD 50 000 euros.

2015-2017 : « Outils de diagnostic architectural des arbres pour le suivi de la santé des forêts, Action 1 ». Financé par le Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt, Département Santé des Forêts, 56 000 euros.

2017-2019 : « Outils de diagnostic architectural des arbres pour le suivi de la santé des forêts, Action 2 ». Financé par le Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt, Département Santé des Forêts, 58 000 euros.

2013-2017 : « Métaprogramme Adaptation au Changement Climatique de l'Agriculture et de la Forêt » (ACCAF). Projet « Déterminer les potentialités d'adaptation des forêts aux changements climatiques », porté par Hendrik Davi, INRA URFM et financé par l'INRA. 20 000 euros pour l'UMR AMAP.

2017-2019 : Modelling guayule growth as an alternative source of natural rubber, GuayuleSim, financé par Agropoplis Fondation, 198 992 euros; coordonné par L. Brancheriau, Unité BioWooEB

2019-2021 : « Projet EFISA, Essences Forestières Indigènes dans les Systèmes Agroforestiers ». Financé par l'Agence Française de Développement (54 000 euros), comprend 2 partenaires du Sud : Universités Jean Lorougnon Guédé, Daloa et Nangui Abrogoua, Abidjan en Côte d'Ivoire; et 2 partenaires du Nord : les UMRs DIADE, IRD et AMAP, CIRAD à Montpellier.

V. Collaborations

Les collaborations sont classées en fonction des disciplines

Mathématiques : CIRAD UMR AGAP, Virtual Plant, Montpellier; Ecole CentraleSupélec de Paris : laboratoire de Mathématiques et Informatique pour la Complexité et les Systèmes (MICS)

Génétique et écologie : INRA URFM, Avignon :

Génétique et phylogénie : IRD UMR DIADE Montpellier ; IRD UMR IPME Montpellier ; Université Jean Lorougnon Guédé, Daloa, Cote d'Ivoire ; FOFIFA Antananarivo, Madagascar .

Ecologie forestière : IRSTEA Unité ECCOREV, Ecosystèmes Continentaux et Risques Environnementaux

Ecophysiologie : INRA UMR Silva, Nancy ;

Biomécanique : CIRAD, Unité BioWooEB ;

VI. Synthèse de mes travaux de recherche : « invariance et variabilité de l'architecture des plantes »

1. Introduction et démarche scientifique

1.1. Les concepts d'architecture végétale

Les concepts d'architecture végétale (Barthélémy et Caraglio, 2007) sont des outils performants pour comprendre le développement végétal au cours du temps et les stratégies de croissance des espèces dans leur milieu.

L'architecture des plantes dépend de la nature et de l'arrangement de chacun des éléments et est, à un moment donné, l'expression d'un équilibre entre les processus endogènes de croissance et les contraintes exercées par l'environnement. Les principaux concepts sont :

L'unité architecturale et la séquence de développement de l'espèce : l'unité architecturale est l'unité élémentaire de fonctionnement de l'espèce. La séquence de développement correspond à la séquence d'événements morphologiques qui jalonnent le développement du végétal au cours de sa vie (Fig. 1).

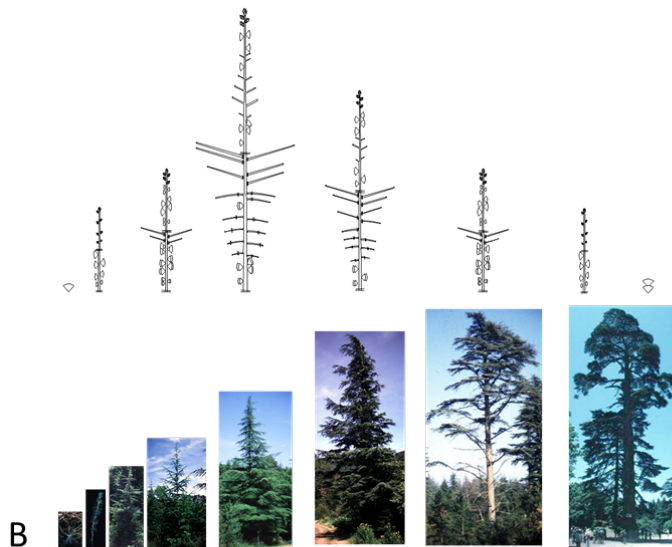
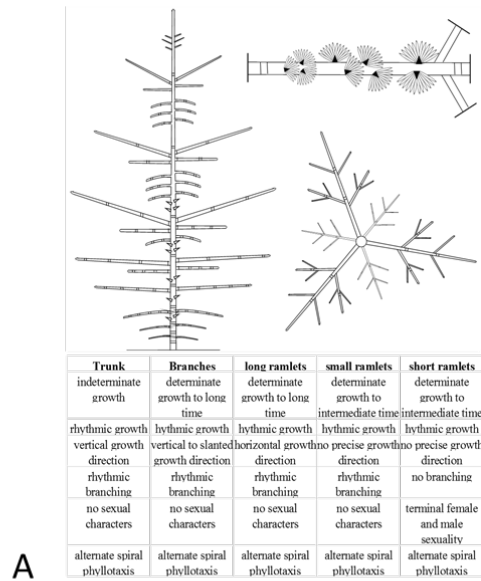


Figure 1: *Cedrus atlantica* : unité architecturale (A) et variation de la structure de la pousse annuelle au cours de la séquence de développement (B),

Les niveaux d'organisation de la plante : l'architecture d'une plante est constituée de plusieurs niveaux d'organisation : métamère, unité de croissance, pousse annuelle, axe, système ramifié et arbre entier, liés entre eux par un processus de répétition : la croissance, la ramification ou la réitération (Fig. 2).

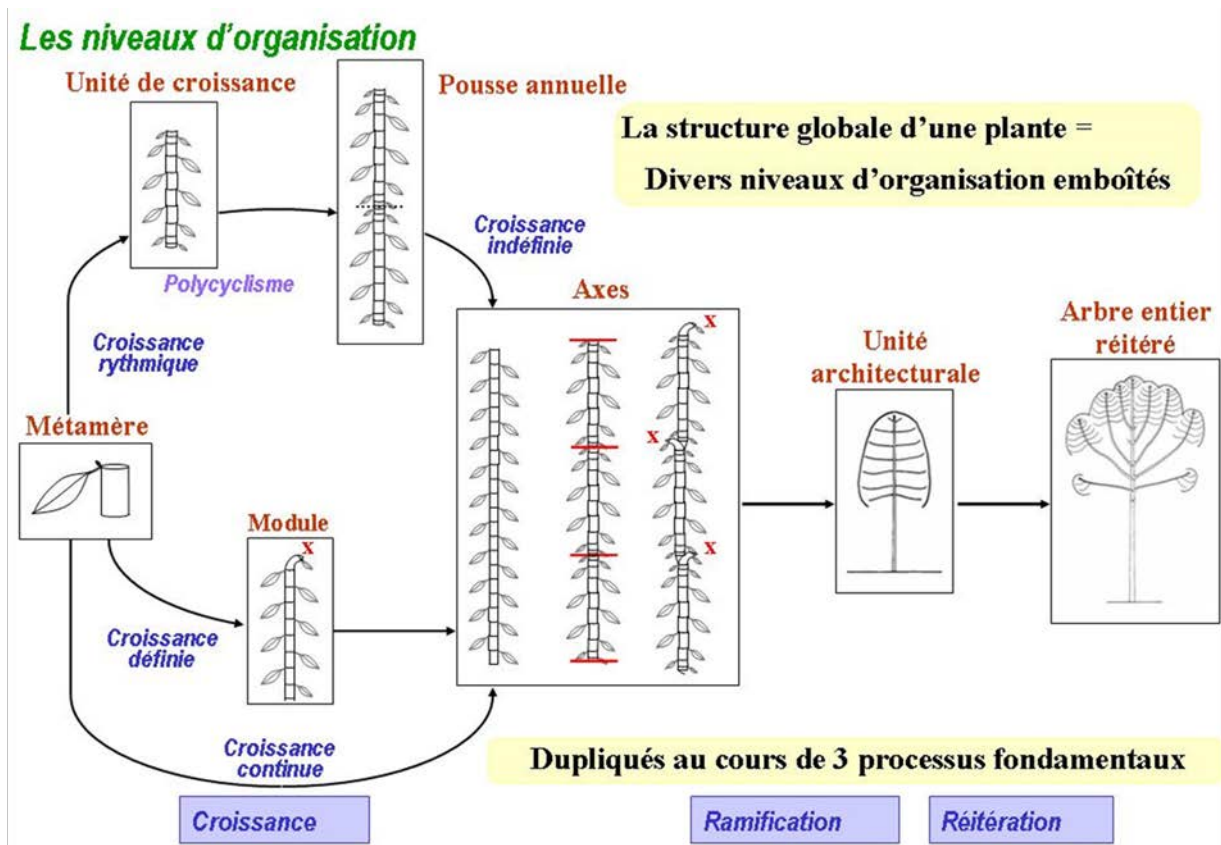


Figure 2: les niveaux d'organisation chez les plantes (d'après Barthélémy et Caraglio, 2007)

Le processus de répétition

La répétition correspond à une duplication partielle ou entière de l'unité architecturale. Il existe deux types de répétition : la répétition immédiate et la répétition différée. La répétition immédiate permet l'édification de la couronne des arbres qui correspond à la métamorphose architecturale. La répétition différée intervient à la suite de la mortalité d'un axe au cours du vieillissement de l'individu ou le plus souvent suite à un traumatisme (suite à la taille ou une mortalité par exemple) permettant ainsi de régénérer des parties manquantes.

La notion d'âge chronologique, ontogénique et physiologique

L'âge chronologique correspond à l'âge de l'individu. L'âge ontogénique correspond à l'âge depuis la naissance de l'axe. L'âge physiologique du méristème découle du stade de différenciation des unités de croissance qu'il produit. Ainsi un méristème d'âge physiologique jeune produira de longues unités de croissance alors qu'au cours du vieillissement du méristème, les unités de croissance produites sont de plus en plus courtes et présentent une capacité moindre à se ramifier (Fig. 1). A partir de ce stade ultime, le méristème produit des structures toutes semblables les unes aux autres (Barthélémy et Caraglio, 2007).

1.2. Démarches de modélisation

Deux types de modèle stochastiques ont été utilisés : des modèles markoviens et un modèle structure fonction. Les modèles markoviens permettent une approche statistique et descriptive alors que le modèle GreenLab permet une approche fonctionnelle de l'architecture végétale.

1.2.1. Une démarche descriptive

Cette démarche, basée sur l'analyse de séquences d'événements morphologiques, permet d'identifier la régularité et les irrégularités de la structure chez les plantes. Ces événements peuvent être la position et le type de rameaux, la longueur des entrenœuds, la longueur et la nature des unités de croissance le long d'un axe.

Les modèles markoviens ont été utilisés pour décrire les zones homogènes le long de l'unité de croissance ou de la pousse annuelle (Guédon et al, 2001) ou bien le long d'un axe (Guédon et al., 2007 ; Chaubert-Pereira et al., 2009).

1.2.2. Une démarche fonctionnelle

Le modèle structure fonction GreenLab simule l'assimilation carbonée de la plante à partir du fonctionnement du méristème, avec une approche source/puits (de Reffye et al. 2008). Ce modèle calcule la biomasse de la plante à partir du nombre d'organes produits à chaque pas de temps (cycle de développement). Le nombre d'organes produits est calculé par un automate stochastique (Yan *et al.*, 2002; Xing *et al.*, 2003) tandis que la dimension des organes dépend de la production et la demande (croissance, force du puits des organes). L'automate est basé sur l'âge physiologique du méristème c'est-à-dire les catégories d'axes. Pour chaque catégorie d'axes, une topologie est générée à partir des probabilités de croissance, de ramification et de mortalité du méristème apical. Le long d'un axe, le changement de catégorie se fait par une loi de mutation. L'offre dépend de l'évolution de la surface foliaire au cours du temps. La demande de chaque organe dépend de la force de son puits associée à une loi beta de variation du puits au cours du temps. La demande de la plante correspond à la somme de puits des organes. Ce modèle prend en compte 3 types d'organes : les feuilles, les entrenœuds qui correspondent à la croissance primaire et les cernes de bois résultant de la croissance secondaire. La quantité de biomasse produite dépend de la surface foliaire. La quantité de biomasse produite, $Q(t)$ au temps t est calculée à partir d'une équation mathématique dynamique (de Reffye et al., 2008).

Au début du cycle de croissance ou de développement, la biomasse accumulée au cycle précédent est utilisée pour l'expansion des organes. Les feuilles assimilent du carbone grâce à la photosynthèse. Le carbone est stocké dans un pool commun. Il est ensuite redistribué en fonction de la force de puits des organes à l'organogénèse dans les bourgeons et aux croissances primaire et secondaire. Le surplus est stocké sous forme de réserves qui seront utilisées au cycle suivant (Fig. 3).

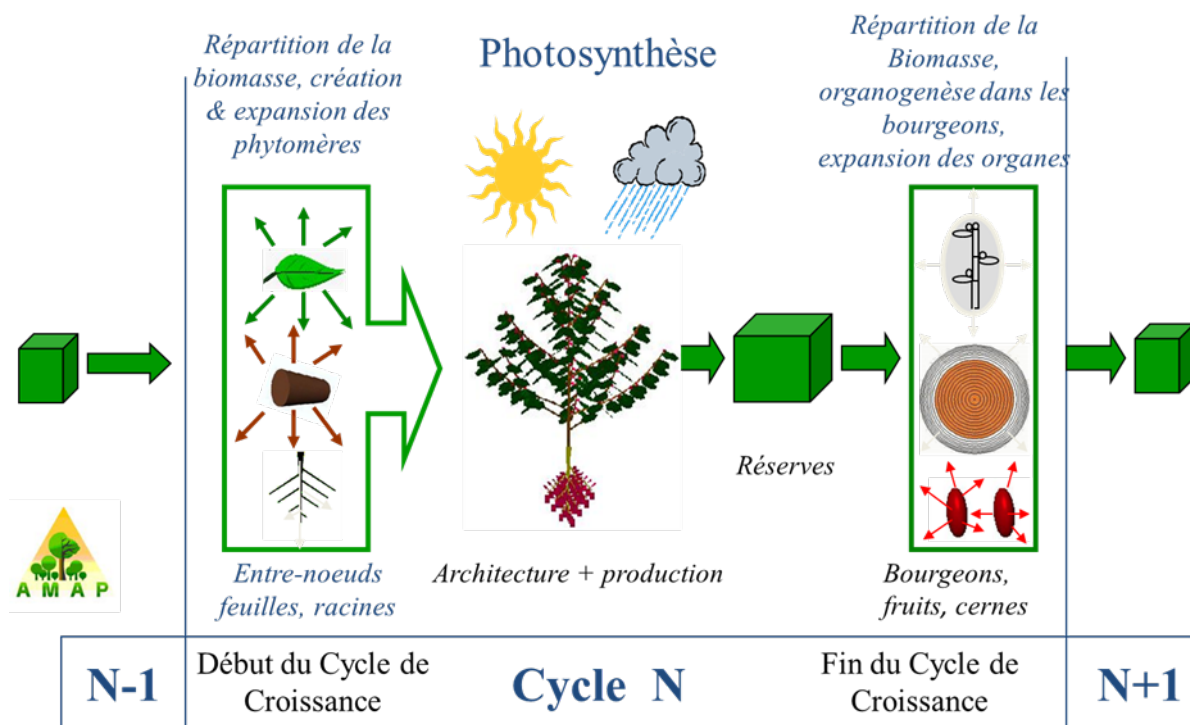


Figure 3: Schéma conceptuel de GreenLab (d'après de Reffye et al. 2008).

Par méthode inverse à partir de l'architecture de la plante et de la biomasse sèche observée, le modèle calcule des paramètres cachés tels que les puits des organes, la résistance des feuilles et la surface d'interception des feuilles (Zhan et al. 2003).

La calibration du modèle est réalisée à partir de « séries organiques » mesurées sur les plantes. La série organique correspond à une suite d'organes définis par leurs dimensions et émis par le même méristème (Buis and Barthou, 1984). Pour les espèces à croissance continue comme pour les Caféiers, la « série organique » est une succession de poids secs de phytomères. Pour les espèces à croissance rythmique comme le Teck, la « série organique » est une succession de poids secs d'unités de croissance.

2. Traits invariant et variant dans l'architecture des végétaux

L'ensemble des concepts d'architecture végétale est un outil puissant pour séparer les variations ontogéniques des variations environnementales. Mes travaux s'attachent à comprendre l'édification de la plante en séparant la part endogène (ontogénique et/ou génétique) de la part due aux facteurs environnementaux.

Un des objectifs est de définir et d'identifier les traits architecturaux ou processus jouant sur la variabilité architecturale. La connaissance de la variabilité architecturale inter- et intra-spécifique aide à comprendre les ajustements morphologiques des plantes à leur habitats

2.1. La croissance

La croissance primaire résulte de deux processus l'organogénèse et l'allongement (Champagnat *et al.*, 1986). L'organogénèse résulte du fonctionnement du méristème apical de la tige feuillée. Le méristème apical est organisé en 3 zones : la zone axiale qui assure le maintien du méristème, la zone latérale qui initie les feuilles et la zone médullaire qui initie la moelle (Nougarède, 2001). Le méristème apical initie une ou plusieurs feuilles en fonction de la phyllotaxie de l'espèce. C'est la répétition de cette unité structurelle, appelée métamère ou phytomère, qui donne naissance à l'axe feuillé (Fig. 4). Le métamère est composé de l'entrenœud et du nœud associé à la feuille et aux méristèmes axillaires (White, 1979 : Barlow 1989). Le méristème apical est protégé par des feuilles embryonnaires puis des feuilles écailleuses ou non qui constitue un bourgeon. Les traces laissées par ces dernières permettent de repérer les limites d'unités de croissance (c'est-à-dire portion de tige mise en place au cours d'une période d'allongement continu, Hallé et Martin, 1968). La croissance rythmique est très fréquente chez les végétaux ligneux tropicaux et tempérés. Dans le cas des espèces à croissance rythmique, les feuilles formées dans le bourgeon terminal au cours de la vague de croissance précédente, sont dites « préformées ». Ces feuilles restent à l'état embryonnaire dans le bourgeon. Les feuilles formées et allongées simultanément sont dites « néoformées » (Hallé *et al.*, 1978). L'organogénèse dans le bourgeon peut avoir lieu soit en début de phase d'allongement de l'unité de croissance ou soit en fin de phase d'allongement mais également après l'allongement selon les espèces (voir Hover, Sabatier *et al.*, 2017). La vitesse de croissance varie en fonction de l'ordre de ramification (Sabatier et Barthélémy, 1999).

La pousse annuelle peut s'allonger en une ou plusieurs vagues d'allongement qui donnent naissance à une ou plusieurs unités de croissance. Ce processus est appelé le polycyclisme (Barthélémy et Caraglio 2007).

A partir de l'hypothèse que les essais comparatifs de provenance permettent d'étudier les traits adaptatifs (Alberto *et al.*, 2013), une étude du polycyclisme chez des provenances françaises de *Cedrus atlantica* et des provenances turques et libanaises *Cedrus libani*, a mis en évidence que les provenances libanaises ont une croissance annuelle systématiquement polycyclique contrairement aux provenances françaises et turques où l'expression du polycyclisme est liée aux conditions climatiques de l'année de croissance et aux conditions édaphiques. Le polycyclisme est un trait adaptatif à une longue période de sécheresse (Sabatier *et al.*, 2003).

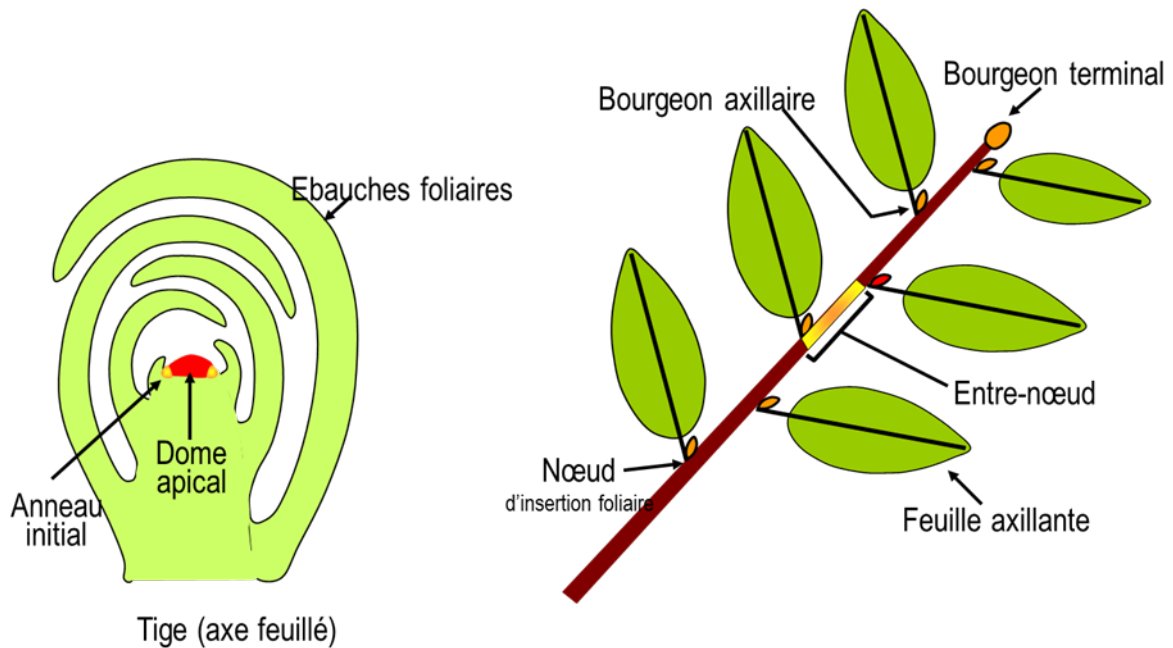


Figure 4: fonctionnement du méristème apical et l'axe feuillé

2.1.1. La préformation et la néoformation des organes foliaires

Les travaux sur la croissance de plusieurs espèces de *Nothofagus* et des noyers hybrides (*Juglans nigra x Juglans regia*) ont montré que le nombre d'organes préformés était plus élevé et moins variable que le nombre d'organes néoformés (Guédon et al. 2006). La variabilité interspécifique du nombre d'ébauches foliaires dans le bourgeon est relativement faible. Une étude a montré que le nombre d'ébauches foliaires dans le bourgeon de plusieurs espèces fruitières était compris entre 4 et 13 (Rivals, 1965, 1966). Une étude complémentaire sur des espèces forestières a mis en évidence que le bourgeon contenait entre 13 et 17 ébauches foliaires. Les organes préformés restent dans le bourgeon sous forme embryonnaire de quelques jours à quelques mois et même quelques années.

Chez le noyer, nous avons mis en évidence que le nombre de feuilles préformées dans le bourgeon varie en fonction de la taille de l'arbre et de son stade de développement mais est invariant en fonction des conditions lumineuses. Seul, l'allongement de la pousse permet l'ajustement aux conditions du milieu (Taugourdeau et Sabatier, 2010). Les types d'organes foliaires dans le bourgeon varient en fonction de la position du bourgeon sur la tige porteuse. C'est-à-dire que le nombre d'ébauches foliaires dans le bourgeon diminue du sommet à la base de la pousse annuelle alors que le nombre de feuilles écailleuses ou cataphylles augmente (Sabatier et al. 2001). L'hétérogénéité interannuelle de croissance primaire observée peut s'expliquer par des différences interannuelles de température maximale moyenne mensuelle et la pluviométrie moyenne pendant la période de croissance des pousses annuelles. La variabilité interindividuelle diminue au cours de l'ontogénie alors que les fluctuations de croissance dues aux conditions climatiques augmentent (Taugourdeau, Sabatier, et al., 2011).

2.1.2. Phénologie de la croissance primaire

Mes travaux sur la croissance des noyers ont montré que l'organogénèse se déroule pendant l'allongement de l'unité de croissance, soit les ébauches foliaires s'allongent au cours de la deuxième vague de croissance, soit elles s'allongeront l'année suivante au printemps. Deux périodes de préformation ont été mises en évidence : une printanière et une estivale (Sabatier et al. 2003). Chez le pin d'Alep, jusqu'à 4 périodes de préformation ont été mises en évidence pour des pousses tétracycliques : une d'avril à Mai qui donne naissance à la troisième unité de croissance qui s'allonge entre Juin et Août ; une de Juin à Juillet qui donne naissance à la quatrième unité de croissance qui s'allonge entre Août et Septembre ; une d'Août à Octobre qui donne naissance à la première unité de croissance qui s'allongera au printemps suivant ; et la dernière d'Octobre à Décembre qui donne naissance à la deuxième unité de croissance. Ces deux premières unités de croissance sont présentes dans le bourgeon hivernal. Une estimation du volume du méristème dans le bourgeon montre que le volume du méristème est plus grand lors des phases de préformation des première et deuxième unités de croissance que lors des suivantes (Hover, Sabatier et al., 2017). La taille de la moelle diminue de la première à la dernière unité de croissance de la pousse annuelle (Buissart, Sabatier et al., 2015). Ces résultats confirment une évolution de l'activité méristématique au cours de la saison de végétation. Cette évolution est induite par l'ontogénie et par les facteurs climatiques (sécheresse estivale). Le climat a un impact l'année n au moment de l'organogénèse et l'année $n+1$ lors de l'allongement de la pousse annuelle. La croissance polycyclique du Pin d'Alep permet de surmonter la sécheresse estivale (Buissart, 2015). Chez *Pinus brutia*, appartenant au groupe halepensis-brutia, un suivi de la phénologie du cambium a montré que l'activité cambiale débute au moment du débourrement printanier et se termine 3 mois après la fin d'allongement de la pousse annuelle (Arnaud, 2013).

2.1.3. Ontogénie et modélisation de la croissance chez *Tectona grandis*

La croissance du teck a été modélisée via le modèle structure fonction GreenLab (voir chapitre 1.2.2). En Afrique de l'Ouest, la croissance annuelle du Teck est rythmique et s'effectue au cours de deux vagues d'allongement qui correspondent aux deux saisons humides séparées par une courte saison sèche. La modélisation de la croissance rend compte des arrêts de croissance intra (petite saison sèche) et interannuel (grande saison sèche) et de l'évolution de la croissance due à la phase d'établissement chez le jeune arbre avec une augmentation de la production et de la demande au cours du temps (Tondjo, Sabatier et al. 2018). Ces travaux ont permis de modéliser fonctionnellement la néoformation et le polycyclisme chez un arbre .

2.2. La ramification

Deux modalités temporelle de la ramification latérale existent chez les plantes : (1) le méristème axillaire reste dormant et protégé dans un bourgeon. Il se développe généralement au cours de

la période d'allongement suivante du porteur. La ramification est dite différée. Ce mode de ramification s'identifie *a posteriori* par une série d'entrenœuds courts à la base du rameau ; (2) le méristème axillaire se développe immédiatement sans période de repos, la ramification est dite immédiate. Dans ce cas, le premier entrenœud est habituellement long, il est appelé hypopodium.

Un seuil de taux de croissance de la pousse porteuse est nécessaire pour l'apparition de rameaux à développement immédiat long ou court qui diminue au cours de la saison de croissance de *Cedrus atlantica* (Fig. 5 ; Sabatier et Barthélémy 1999). Des résultats similaires sur la nécessité d'un seuil de croissance pour l'expression de la ramification à développement immédiat ont été montré chez *Juglans regia* (Sabatier et al., 1999).

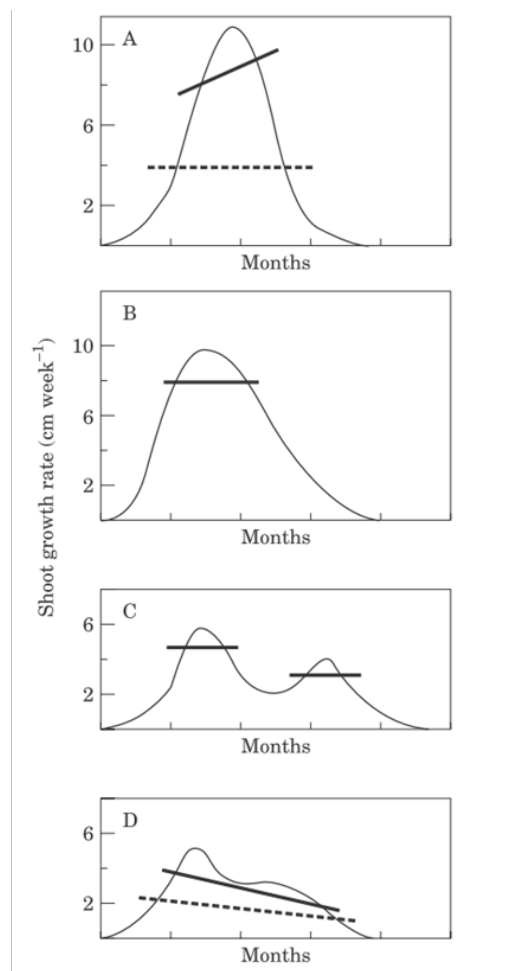


Figure 5: Relation entre la vitesse d'allongement de la pousse et l'expression de la ramification immédiate. A: *Prunus persica* ; B: *Larix laricina* ; C: *Nothofagus dombeyi* ; D: *Cedrus atlantica*. (d'après Sabatier et Barthélemy, 1999).

2.2.1 Variabilité de la ramification et génétique.

Afin d'identifier, la variabilité des modalités de ramification de la pousse annuelle chez les Cèdres, nous avons utilisé un modèle semi-markovien caché (voir chapitre 1.2.1). La ramification du Cèdre est composée de deux types de rameaux : des rameaux à développement immédiat qui sont courts ou longs et des rameaux à développement différé d'un an. Chez les

conifères comme le Cèdre, la phyllotaxie est spiralée sur plusieurs spires et les entrenœuds sont très courts (de l'ordre du mm), il est extrêmement long et fastidieux de positionner les rameaux en fonction du rang du nœud. Les différents types de rameaux sont donc positionnés en longueur à partir de la base de la pousse. La plus petite distance entre deux rameaux successifs est choisie comme index des séquences d'évènements. Nous avons montré que cette distance varie en fonction des espèces (*Cedrus atlantica*, *C. libani* et *C. brevifolia*) et entre des semis d'un an et des arbres de 7 ans.

L'application d'un modèle semi-markovien sur les séquences d'évènements (bourgeon latent, rameau court immédiat et rameau long immédiat) a mis en évidence 5 zones homogènes : une zone basale non ramifiée, une zone de rameaux longs, une zone avec un mélange de rameaux longs et de rameaux courts, une zone avec des rameaux courts et une zone apicale de bourgeons latents. Nos résultats montrent que l'ontogénie (semis de 1 an et jeune arbre de 7 ans) entraîne des changements d'ordre qualitatif. Les probabilités de chaque type de rameaux dans les zones varient en fonction du stade de développement de l'arbre. Le génotype quant à lui modifie principalement la longueur de la zone de ramification immédiate. Cette modification est de nature quantitative (Fig. 6).

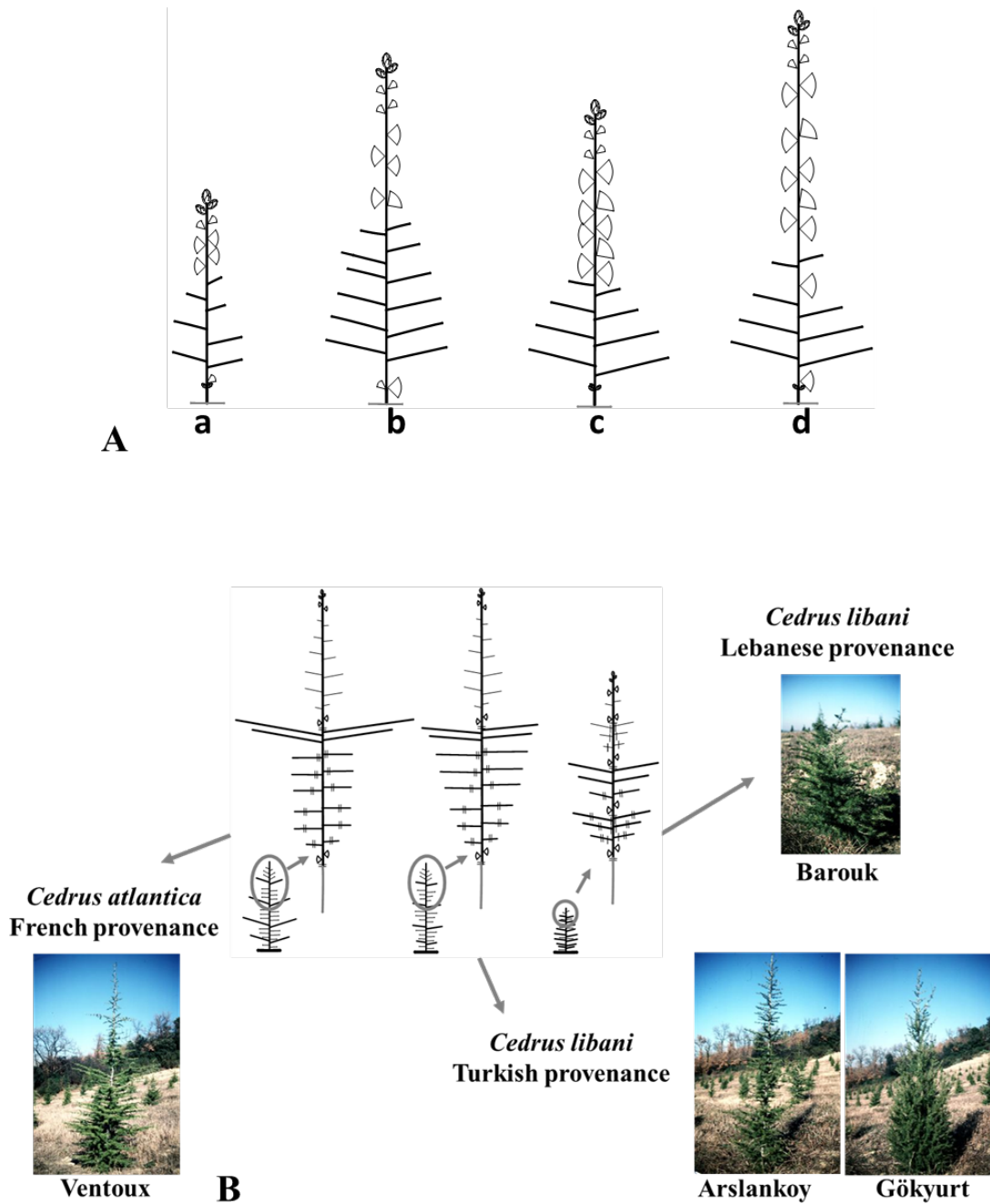


Figure 6: variabilité de la ramification en fonction de l'espèce et de la provenance chez *Cedrus* sp
A: semis d'un an : a: *C. brevifolia* (Chypre); b: *C. atlantica* (Ménérbes); c: *C. libani* (Liban); d: *C. libani* (Turquie); **B**: arbres de 7 ans pour *C. atlantica* et *C. libani*. Pour la provenance libanaise, la pousse annuelle est bicyclique.

Un modèle semi-markovien a été utilisé pour décrire la ramification de plusieurs descendances de *Sorbus domestica* poussant dans un essai comparatif. La ramification est à développement différé d'un an. Plusieurs types de productions axillaires sont identifiables : bourgeon latent, rameau court (rameau non ramifié dont la longueur est inférieure ou égale à 3 cm, constitué en

moyenne de 2 à 4 feuilles par an séparées par des entrenœuds courts) et rameau long (constitué en moyenne de 5 à 8 feuilles par an séparées par des entrenœuds longs). Des différences existent en termes de nombres de rameaux longs et courts par pousse annuelle. Le nombre de rameaux courts est un caractère pertinent car il est indépendant de la longueur des pousses annuelles. L'organisation des rameaux le long de la pousse annuelle est similaire entre les descendances. Ce sont les variations de longueur des zones de rameaux longs et de rameaux courts qui permettent de discriminer les descendances. Ainsi la dynamique de croissance varie en fonction des descendances (Sabatier 2004).

2.2.2. Modifications des modalités de croissance et de ramification chez des Cyprès haploïdes.

Cupressus dupreziana originaire du Tassili montre une particularité pour sa reproduction qui se fait par l'apomixie paternelle. Le pollen diploïde du cyprès du Tassili a une capacité embryogénique, ce pollen non réduit est capable d'utiliser le cyprès vert, espèce très proche, comme « mère porteuse », sans contribution génétique de cette espèce. Cette espèce a également des capacités de « mère porteuse » car un embryon peut se développer à partir de pollen en se nourrissant de ses tissus. Cette propriété a été utilisée pour produire des plants d'un autre cyprès méditerranéen, *Cupressus Sempervirens*. Environ 50% des descendants issus de pollinisation libre de *C. dupreziana ex situ* sont des cyprès du Tassili. Les autres descendants sont *C. sempervirens*, soit haploïdes soit diploïdes, ces derniers étant le plus souvent homozygotes. Les individus haploïdes proviennent d'une androgenèse *in planta* à partir du pollen haploïde du *C. sempervirens* (Pichot et al. 2001).

Nous avons comparé des *C. dupreziana* témoins (graines issues du Tassili, 20 individus); *C. dupreziana* diploïdes hétérozygotes (graines issues de *C. dupreziana* en collection en France, pollinisation libre, 64 individus); *C. sempervirens* témoins (graines issues de collection en France, pollinisation libre, 60 individus); *C. sempervirens* haploïdes (graines issues de *C. dupreziana* en collection en France, pollinisation contrôlée avec du pollen de *C. sempervirens*, 31 individus) et *C. sempervirens* diploïdes homozygotes (graines issues de *C. dupreziana* en collection en France, pollinisation contrôlée avec du pollen de *C. sempervirens*, 54 individus).

C. sempervirens haploïdes se caractérisent par un allongement faible, des entre-nœuds très courts et un passage plus rapide de la phyllotaxie verticillée par 4 à celle verticillée par 3 et puis par 2. Un modèle Markovien a permis d'identifier des modifications au niveau de la ramification. Les individus haploïdes se distinguent par une répétition de nœuds sans rameaux, motif peu fréquent chez *C. sempervirens* témoins et homozygotes. Cette modification s'explique par une augmentation de l'allongement (Fig. 7), de la taille (hauteur et diamètre), du nombre de nœuds et de la longueur moyenne des entrenœuds de la tige principale, observée entre les *C. sempervirens* haploïdes, diploïdes homozygotes, les *C. dupreziana* hétérozygotes et *C. dupreziana* et *C. sempervirens* témoins (Rivera Nava, 2008).

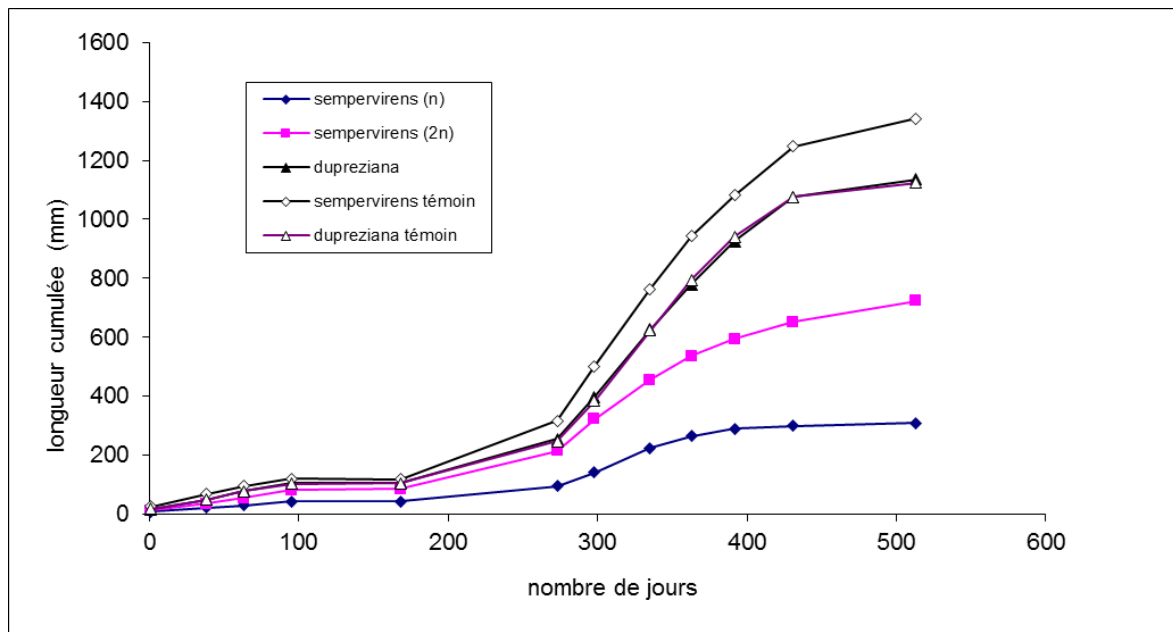


Figure 7 : Variabilité de la dynamique de croissance en fonction du degré de ploïdie pour *Cupressus sempervirens* d'Aout 2005 à Janvier 2007 (d'après Rivera Nava, 2008).

3. La plasticité architecturale

La plasticité phénotypique d'un caractère est la capacité pour les organismes à exprimer différents phénotypes de ce caractère en fonction de l'environnement. Ce processus a un rôle important dans l'adaptation des organismes à court et long terme (Nicotra et al., 2010) d'où la pertinence de l'intégrer dans les modèles d'architecture et de morphogenèse de la plante.

3.1. Plasticité vis à vis du stress hydrique chez *Cedrus atlantica*

Un dispositif en conditions de croissance contrôlées mis en place en 2004-2006 (URFM, INRA) en pépinière a donné des résultats sur des réponses morphologique et anatomique au stress hydrique chez *Cedrus atlantica*. Ce dispositif incluait les contributions de facteurs génétiques (3 générations successives du Lubéron, 10 familles pour chaque population, deux populations : Lubéron (France) et Tala-Guilef (Algérie)) dans la variabilité de la croissance et de la ramification. Le stress hydrique a un effet sur la croissance de la pousse annuelle et par conséquent sur le nombre de productions axillaires et sur la longueur des aiguilles. Un effet «génération» apparaît sur la longueur de la pousse annuelle et un effet « famille » sur la taille des aiguilles (Sabatier, non publié).

3.2. Plasticité vis-à-vis de la lumière et de la sécheresse chez *Abies alba* et *Fagus sylvatica*

En pépinière et dans des conditions contrôlées, la plasticité architecturale du Hêtre et du Sapin vis-à-vis de la lumière et de la sécheresse est différente. Chez de jeunes hêtres, l'ajustement à

des modifications du milieu se fait par l'allongement et le polycyclisme alors que chez les jeunes sapins, l'ajustement se fait par des modifications de la ramification. La compétition inter et intraspécifique a un impact fort sur la réponse architecturale à une contrainte du milieu (Taugourdeau, 2008). Ces données ont également fait l'objet d'une modélisation structure fonction via le modèle GreenLab (voir chapitre 1.2.2). Les résultats montrent des stratégies d'allocation différentes entre les sapins à la lumière et les sapins à l'ombre. La résistance des feuilles est plus performante pour les sapins à l'ombre. Le puits relatif des feuilles et des entrenœuds est différent entre l'ombre et la lumière. L'allocation de la croissance secondaire des sapins à la lumière suit la loi de Pressler alors que ceux à l'ombre ont une allocation indépendante de l'hydraulique (Taugourdeau 2012).

3.3. Plasticité le long d'un gradient altitudinal chez *Abies alba*

En milieu naturel, sur le Mont Ventoux, les études sur le développement architectural et la plasticité phénotypique du Sapin pectiné, (*Abies alba* Mill.) en fonction de l'environnement lumineux et du climat sur un gradient altitudinal ont mis en évidence des traits architecturaux plastiques.

Les semi-chaines de Markov cachées ont été utilisées pour modéliser la croissance primaire des pousses annuelles et pour séparer la variabilité due à l'ontogénie de celle due à l'environnement (Guédon et al., 2007, voir chapitre 1.2.1). Ce type de modèle utilise des séquences multivariées. Pour le sapin, les variables pertinentes sont la longueur de pousse annuelle, le nombre de branches pseudoverticillaires, le nombre de branches interverticillaires par pousse annuelle et la présence de la sexualité mâle ou femelle. Une analyse rétrospective de croissance a permis de dater les pousses annuelles (Taugourdeau, Sabatier et al., 2012). Les troncs et les branches d'arbres de sous-bois et de canopée ont été mesurés à trois altitudes sur le versant Nord du Mont Ventoux. Les séquences obtenues à partir de ces données ont été segmentées en quatre phases successives de croissance. Le temps de séjour de chaque phase de croissance varie entre les individus poussant en sous-bois et ceux poussant en clairière. La distribution du temps de séjour dans une phase est un indicateur de la vitesse de développement au niveau de l'individu, de l'hétérogénéité interindividuelle due à l'environnement au niveau du peuplement et de la tolérance à la lumière au niveau de l'espèce. Les fluctuations de la croissance sont synchrones entre les phases mais leur amplitude augmente avec la taille des pousses annuelles. L'amplitude est plus importante pour le tronc que pour les branches. Le tronc est plus sensible aux fluctuations interannuelles que les branches (Taugourdeau, 2011). Nous avons mis en évidence sur plusieurs espèces que la distribution du temps de séjour dans les différentes phases de croissance successives que traverse l'arbre au cours de sa vie est un indicateur de la plasticité de la croissance primaire de l'espèce (Fig 8, Taugourdeau, Sabatier et al., 2015).

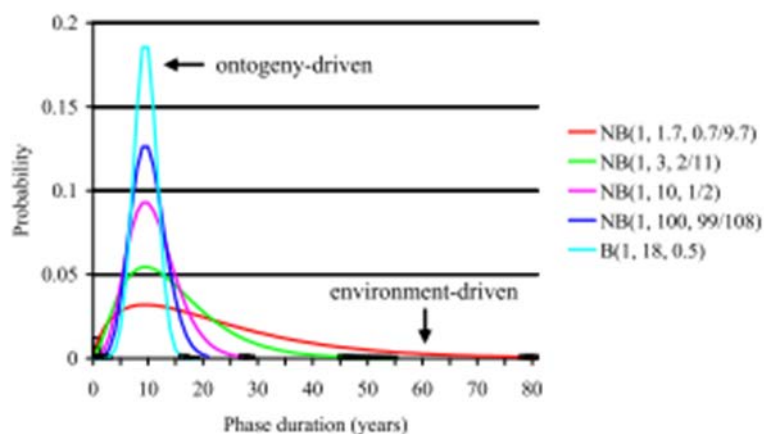


Figure 8: Variation des distributions théoriques du temps de séjour dans une phase de croissance en fonction de contraintes ontogénique ou environnementale (Taugourdeau et al, 2015).

La croissance primaire et la croissance secondaire répondent de manière indépendante au climat (Taugourdeau, 2011). Chez le sapin, le premier cerne, mis en place l'année de l'allongement de la pousse annuelle, diffère des suivants par des caractéristiques anatomiques (surface du lumen et surface de l'orifice des ponctuations réduites) qui induisent une plus grande résistance à la cavitation mais une résistance mécanique et une conduction hydraulique moindres. Il est plus sensible à l'environnement que les cernes suivants. Il est un bon indicateur des fluctuations climatiques interannuelles (Martin, 2010).

3.4. Plasticité vis-à-vis de la saisonnalité chez *Spilanthes acmella*

Spilanthes acmella L. Murray (Asteraceae) est une petite plante annuelle qui est cultivée et couramment consommée comme « légume feuille » à Madagascar. Deux provenances ont été étudiées : une provenance originaire de la plaine à Mahajanga (provenance « plaine ») et une provenance originaire des hauts plateaux à Tananarive (provenance « hauts plateaux »). Ces deux provenances ont été cultivées en saison humide et en saison sèche en pot en plaine. Nous avons modélisé la croissance et la production de ces deux provenances en saison humide et en saison sèche en utilisant le modèle structure fonction GreenLab. En saison humide, la provenance « plaine » montre une hauteur, un nombre et une taille d'entre-nœuds et donc une biomasse plus importante que ceux de la provenance « haut plateau ». La provenance « haut plateau » montre une durée de croissance plus courte alors que le phyllochrone est similaire entre les deux provenances et la floraison apparaît plus tôt pour la provenance « haut plateau ». La force du puits des fruits et sa variation au cours de la saison sont plus importantes pour la provenance « haut plateau ». L'effet saisonnalité est marqué sur le développement de la plante dont la durée est plus courte en saison sèche avec une floraison apparaissant plus tôt et uniquement sur la tige principale en saison sèche et sur la production de biomasse qui est moindre en saison sèche mais néanmoins plus importante pour la provenance « haut plateau ».

Les paramètres de développement sont similaires entre les deux provenances mais différents entre les deux saisons de culture. Le rapport entre la biomasse totale produite (source d'énergie) et la demande (le puits des organes ou coût de construction) diminue après l'apparition de l'inflorescence terminale et est plus élevé pour la provenance « plaine » comparé à la provenance « Haut plateau » (Fig. 9). La stratégie d'allocation est différente entre les deux provenances et en fonction des saisons. Les deux provenances allouent dans les feuilles, les entrenœuds et les fruits en saison humide. En saison sèche, la provenance « haut plateau » alloue plus dans les fruits que dans les feuilles et les entrenœuds (Vavitsara 2014, Vavitsara, Sabatier et al., 2017).

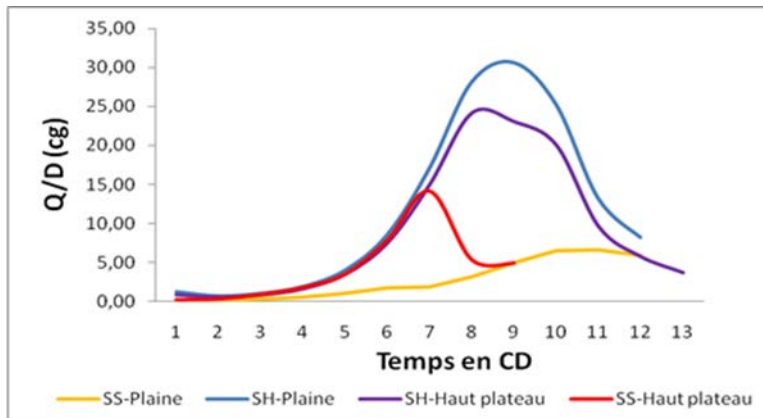


Figure 9: Variation du rapport de l'offre sur la demande (Q/D) au cours du temps (CD) et en fonction de la provenance et de la saison de croissance (Saison Sèche SS ou Saison Humide SH) chez *Spilanthès acmella*.

4. Le diagnostic architectural

Les résultats de l'étude de la variabilité architecturale ont été intégrés à des outils de diagnostic architectural ontogénique mais également à des outils du diagnostic de l'état de santé des arbres forestiers (Sabatier et al., 2014 ; 2017). La structure des pousses annuelles est un indicateur morphologique, entre autres, du stade ontogénique de l'arbre ainsi que d'autres critères comme la forme du houppier pyramidale pour le jeune arbre, s'arrondissant avec le vieillissement des méristèmes. Pour les conifères, la localisation de la sexualité femelle et mâle intervient dans le diagnostic ontogénique (Drénou, Sabatier et al., 2013). Lorsque la sexualité apparaît, la sexualité femelle affecte le sommet des arbres et les pousses vigoureuses alors que la sexualité mâle se manifeste à la périphérie de la couronne sur les pousses courtes. Au cours du vieillissement de l'arbre, l'activité méristématique diminue entraînant un envahissement de la sexualité mâle vers la cime (Taugourdeau, 2011 pour le sapin).

Suite à la mort des axes, des rameaux issus de bourgeons latents présents sous l'écorce (Fink, 1983,1984) se développent afin de réitérer les parties mortes. Ces rameaux, appelés « rameaux épïcormiques » sont des indicateurs de la résilience des arbres. Le développement des rameaux épïcormiques influe sur la croissance radiale des arbres (Nicolini et al, 2001 ; 2003). A partir

de ces résultats, leur localisation et leur structure sont utilisées dans le diagnostic de l'état de santé des arbres forestiers à travers des clés de détermination de l'état de santé (Sain, résilient, stressé ou dépérissant, Drénou, 2012a et b). Ces clés portées sur une application embarquée (DiagARCHI) sont utilisées sur le terrain par les observateurs notateurs dans le cadre du réseau systématique du suivi de la santé des forêts géré par le Département Santé des Forêts.

5. Diversité interspécifique dans le genre *Coffea*

Le genre *Coffea* comprend 139 espèces réparties en Afrique de l'Ouest et Centrale (33), en Afrique de l'est (22), aux Comores (1), à Madagascar (66), dans les îles de l'Océan Indien (4) et en Asie du Sud Est et en Océanie (13). La phylogénie est résolue (Hamon et al., 2017). Ces espèces de sous-bois ont des habitats allant de zones arides comme les forêts sèches en Afrique de l'Est ou à Madagascar à des zones humides comme les forêts denses humides d'Afrique Centrale ou de la cote Est à Madagascar. Ces espèces sont un enjeu important pour la conservation de la biodiversité car plus de 86% d'entre elles sont notées de vulnérables à fortement menacées d'extinction (liste rouge IUCN). Selon les espèces, la floraison se déclenche 4 à 14 jours après la pluie suivant une période de sécheresse. Ces espèces sont de petits arbres de 4 mètres au plus ou des arbres pouvant atteindre 12 mètres comme *C. perrieri* à Madagascar ou 20 mètres comme *C. dewevrei* en Afrique Centrale. La croissance est continue. L'entre-noeud émis s'allonge immédiatement chez les espèces de *Coffea* (Varossieau, 1940). A l'apex des axes, deux ébauches foliaires sont protégées par les deux paires de stipules (Lecolier et al., 2009). Une variation du phyllochrone est liée aux alternances de saisons sèche et humide. Les caféiers sont constitués d'un tronc orthotrope monopodial qui porte des branches plagiotropes à développement immédiat et réparties de manière continue. Les branches portent des rameaux longs à développement immédiat et des rameaux courts à développement différé. La sexualité est portée à l'aisselle des feuilles généralement sur les branches. Chez certaines espèces comme *Coffea macrocarpa* ou *Coffea magnistipula*, monocaules, la sexualité est située sur le tronc.

Nous avons réalisé un suivi de croissance pour 10 espèces africaines dans les Serres de l'IRD à Montpellier. Cette étude a mis en évidence une variation interspécifique du phyllochrone (c'est-à-dire le temps entre l'émission de deux phytomères successifs). Les espèces à petites feuilles ont un phyllochrone plus court (12 jours) que les espèces à grandes feuilles (37 jours, Fig.10). Les espèces à petites feuilles ramifient plutôt et possèdent des entre-noeuds plus courts que les espèces à grandes feuilles. Six de ces dix espèces ont été étudiées dans un même dispositif expérimental en Côte d'Ivoire. La modélisation du développement de la production de biomasse a été réalisée à l'aide du modèle Structure fonction GreenLab (voir chapitre 1.2.2.). Ces espèces ont une probabilité de croissance des axes similaire seul le phyllochrone et le rapport de rythme entre les branches et le tronc les différencient.

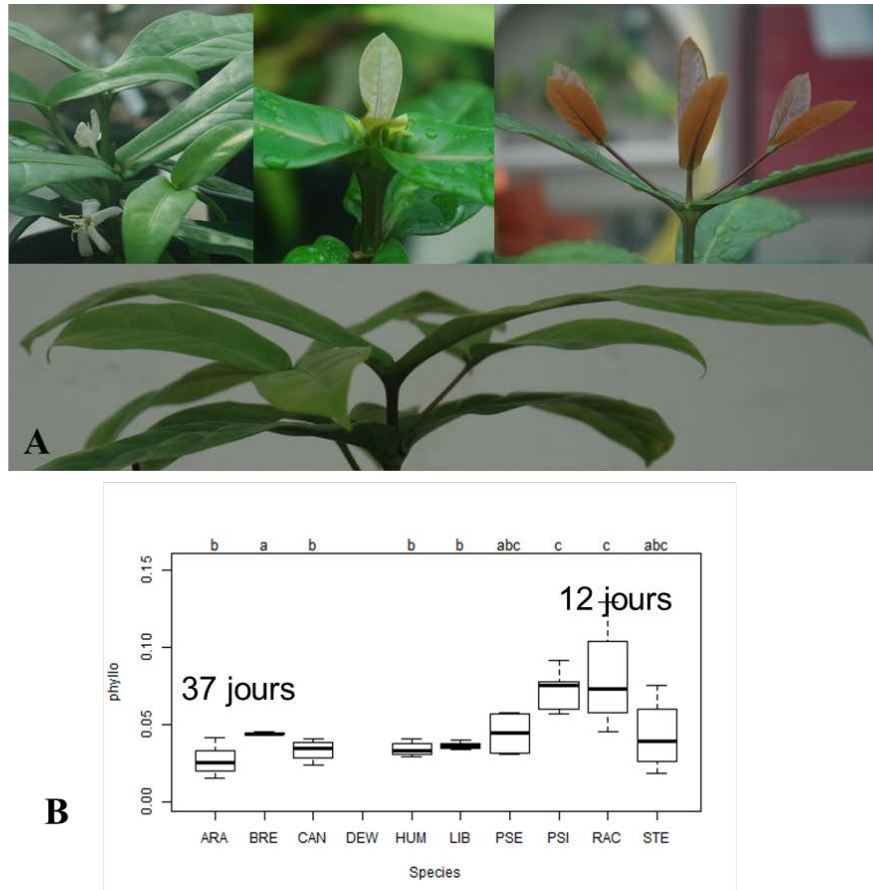


Figure 10: Stades phénologiques chez *Coffea humilis* (A) et Variabilité du phyllochrone (en nombre de phytomère par jour et converti en nombre de jours) pour des espèces africaines (B) dans les serres à Montpellier. *Coffea arabica* (ARA), *C. brevipes* (BRE), *C. canephora* (CAN), *C. dewevrei* (DEW), *C. liberica* (LIB), *C. pseudozanguebariae* (PSE), *Psilanthus ebracteolatus* (PSI) *C. racemosa* (RAC). *C. stenophylla* (STE),

L'étude de la variabilité interspécifique des stratégies d'allocation aux organes confirme que les espèces à grandes feuilles et longs entrenœuds allouent plus de biomasse aux feuilles et aux entrenœuds qu'au bois. Inversement, les espèces à petites feuilles et entrenœuds courts allouent plus de biomasse aux feuilles et au bois qu'aux entrenœuds (Okoma, 2018). Des résultats similaires ont été trouvés pour des espèces malgaches (Andrianasolo, 2012). L'ensemble de ces résultats suggère des mécanismes spécifiques morphologiques et fonctionnels d'adaptation à l'habitat (Okoma, Sabatier et al., 2018, en cours de rédaction).

Des données génétiques et morphologiques ont été obtenues pour quatre espèces malgaches en collection (*ex situ*) et dans les forêts d'origine (*in situ*). La diversité génétique *in situ* est plus importante que la diversité *ex situ* (Andrianasolo et al, 2013). Les populations *in situ* et *ex situ* se différencient par leurs paramètres de développement et par la floraison : le nombre de fleurs par nœud est plus grand *ex situ* que *in situ*. Dans la collection d'espèces sauvages de Cafésiers de Kianjavato à Madagascar, les paramètres de développement de 6 espèces de *Coffea* ont été comparés. Un paramètre variable est le rapport de rythme (rapport entre le nombre de noeuds des branches et celui du tronc). Ce rapport confère des formes différentes aux espèces induites par des variations de la taille en nombre de phytomères et en longueur des branches (Andrianasolo, 2012). Quelques traits simples comme la forme de la cime, plus ou moins

arrondies, la présence de réitération séquentielle sur les branches et la direction de croissance des branches (érigée, oblique, horizontale ou tombante) ont été proposés pour des notations sur toutes les espèces de la collection.

Chez les 36 espèces malgaches de *Coffea*, une étude du signal phylogénétique de traits foliaires et de traits liés à la reproduction a mis en évidence un fort conservatisme des traits liés à la morphologie des fruits et à la durée du cycle de fructification qui assure la continuité de l'espèce et ainsi que leur structuration environnementale. Seule la teneur en masse sèche des feuilles est un trait significativement conservé au cours de l'évolution dans le genre *Coffea* (Rimlinger 2016).

6. Conclusions de mes travaux de recherche :

6.1. La variabilité architecturale

Au niveau de la pousse annuelle, certains traits sont relativement invariants comme la préformation et l'allongement de l'unité de croissance préformée. D'autres traits comme la néoformation, le polycyclisme ou la ramification immédiate permettent aux arbres un ajustement morphologique aux conditions du milieu. Les arbres ont une capacité de croissance minimale qui correspond au nombre d'organes préformés dans le bourgeon. Si les conditions climatiques sont favorables, la croissance se poursuit grâce à la néoformation et/ou au polycyclisme. Ces résultats démontrent qu'un des processus d'ajustement à l'environnement est la croissance. Bien entendu, la capacité de croissance ainsi que le polycyclisme, varient au cours de l'ontogénie (Heuret et al., 2006). Nos résultats confortent l'hypothèse que la croissance rythmique est une adaptation car la plante est en repos pendant la saison défavorable (hivers ou saison sèche) et que le trait adaptatif serait la dormance (Madarene Comte, 1993).

La vitesse de croissance détermine l'expression de la ramification immédiate. Elle détermine également le nombre de bourgeons latents, de rameaux courts et de rameaux longs sur la pousse annuelle.

Au niveau du développement de l'arbre entier, à partir de mesures rétrospectives de séquence de longueur de pousses annuelles successives ou d'unités de croissance ou de longueur d'entrenœuds, trois grandes phases de croissance au cours de la vie de l'arbre (une phase d'établissement, une phase de croissance relativement stable et une phase de vieillissement) ont été mises en évidence par une méthode de segmentation. Le temps de séjour dans chaque phase est modulé en fonction de facteurs exogènes. Alors que la topologie, l'ontogénie ou des facteurs génétique (espèce, population, descendance ou degré de ploïdie) modulent la croissance à long terme et de manière qualitative, les facteurs environnementaux comme la lumière, la température, la pluviométrie ou le substrat entraînent une fluctuation locale et quantitative de la croissance (Grosfeld et al., 1999 ; Chaubert-Pereira et al., 2009 ; Taugourdeau, Sabatier et al., 2011).

Les trajectoires de croissance des espèces sont modélisées par la distribution du temps de séjour dans chaque phase de croissance qui jalonne la vie de la plante. Cette distribution révèle la sensibilité d'une espèce au milieu et par conséquent est un indice de plasticité phénotypique

des espèces (Taugourdeau et al., 2015). L'originalité de cet indice est due à son aspect dynamique.

Les relations entre la dynamique de croissance et les marqueurs morphologiques et anatomiques laissés, que cela soit à l'échelle de la pousse ou au niveau de l'axe, permettent de décrire à *posteriori* l'histoire de la plante. Les marqueurs morphologiques laissés par la rythmicité de la croissance permettent quant à eux, de retracer la dynamique de croissance des grands arbres. Les arrêts de croissance se traduisent également au niveau anatomique par un rétrécissement de la moelle (Languetaud et Caraglio, 2009 ; Mangenet 2013 ; Buissart et al., 2015).

Cette méthode rétrospective de la croissance a été utilisée pour de grands arbres sous les tropiques (Nicolini et al., 2012 ; Mangenet, 2013). La datation des branches se fait en comptant le nombre d'unités de croissance ou de cernes selon les espèces. Néanmoins, il est difficile d'estimer leur mois de formation afin de faire une relation avec les facteurs du climat d'où l'intérêt d'y associer un suivi phénologique (Nicolini et al., 2012).

Cette méthode appliquée au sapin a montré la pertinence pour décrire l'histoire de l'arbre et en déduire l'effet de facteurs environnementaux comme la lumière ou le climat (Taugourdeau et al., 2012).

L'approche fonctionnelle à travers le modèle structure fonction GreenLab a mis en évidence, des différences d'allocation de biomasse entre les différents organes en fonction de la lumière (*Abies alba*), de la provenance et de la saisonnalité (*Spilanthus acmella*) ou de l'habitat (*Coffea* sp). Une des hypothèses du modèle GreenLab est que la biomasse est distribuée à partir d'un pool de réserves qui dépend de la quantité de biomasse produite au cours d'un cycle de développement. Ces réserves carbonées sont distribuées aux organes en fonction de la force de leur puits. La force du puits dépend de la taille de l'organe. L'étude des relations d'une part entre l'activité méristématique et la conduction hydraulique et d'autre part entre l'activité méristématique et l'allocation des réserves est primordial pour mieux comprendre les relations entre taille et force du puits chez les arbres.

Les relations entre activité méristématique et conduction hydraulique ont été abordées chez le Hêtre. Un grand nombre d'ébauches foliaires dans le bourgeon est associé à une conductance hydraulique du xylème élevée. La relation entre l'activité méristématique dans le bourgeon et l'activité cambiale montre la forte implication de l'architecture hydraulique dans la croissance et l'architecture des arbres (Cochard et al, 2005).

Une forte corrélation a été mise en évidence entre l'activité méristématique et l'accumulation de réserves lipidiques et carbonées dans le bourgeon terminal. Au printemps, l'énergie fournie par l'hydrolyse des lipides est utilisée pour l'allongement des pousses. Au cours de l'organogénèse, l'énergie est fournie au méristème apical par l'hydrolyse de l'amidon. A la fin de la saison de croissance, les lipides et l'amidon sont impliqués dans la dormance et dans la résistance au gel (*Pinus Pinaster*, Jordy, 2004).

Le méristème est l'organe primordial pour l'édification de la plante. Son activité est dépendante de son stade de différenciation ou âge physiologique et de l'environnement. Sa dynamique peut être reconstituée à *posteriori* par les marqueurs morphologiques de sa rythmicité. Son activité est liée à la taille des vaisseaux du xylème et à la conductance hydraulique (Cochard et al., 2005).

La modélisation de la croissance du Teck grâce à un modèle source puits a montré que l'allocation de biomasse suit la rythmicité de la croissance (Tondjo et al., 2018). L'énergie nécessaire pour la croissance vient des réserves carbonées. Bien que la rythmicité de la croissance soit endogène, elle est fortement modulée par les conditions de croissance annuelle et interannuelle. La distribution des réserves carbonées dans la plante et la remobilisation à des dates clés sont impliquées dans la croissance.

Les perspectives de ces travaux sont de mieux comprendre la croissance primaire et secondaire des plantes et leur variabilité dans leur milieu naturel ou en plantation comparative afin de prédire leur résilience future. L'édification des arbres est pilotée par la conduction hydraulique et par la mobilisation des réserves carbonées qui permettent le fonctionnement des méristèmes. Dans mon projet de recherche, je m'intéresserais aux réserves carbonées et à leur allocation dans l'arbre. Une hypothèse forte est que les arbres répondent aux fluctuations climatiques par des modifications de leur croissance.

Le stress climatique engendre également des modifications structurelles comme la possibilité de développer des rameaux épicorniques dont la localisation et la structure varient en fonction de l'état de santé de l'arbre (Sabatier et al, 2017). Et un des objectifs de ces études est de mettre en évidence des marqueurs morphologiques de disfonctionnement du aux facteurs du milieu. Ces résultats permettent d'améliorer le diagnostic architectural des arbres.

6.2. La diversité architecturale

Les résultats issus des espèces étudiées dans le genre *Coffea* ont montré une grande variabilité interspécifique de la taille des feuilles et de la taille des entrenœuds. Pour les dix espèces qui ont fait l'objet d'un suivi de croissance, des différences interspécifiques de phyllochrone ont été observées. Les espèces avec un petit phyllochrone ont de petites feuilles et poussent dans les forêts sèches d'Afrique de l'Est. Elles ont des entrenœuds courts et très nombreux. Les espèces avec un grand phyllochrone ont de grandes feuilles et de longs entrenœuds.

La modélisation de la croissance par le modèle GreenLab a mis en évidence que la demande était plus forte pour les espèces à petites feuilles qui se ramifient très tôt que pour les espèces à grandes feuilles qui se ramifient plus tard. Aujourd'hui 10 espèces africaines et 6 espèces malgaches ont fait l'objet de cette étude. Ce type d'étude demande que les espèces poussent dans des essais comparatifs. Nous avons obtenus des corrélations significative entre le produit de la longueur et la largeur des feuilles et leur poids sec et entre le volume des entrenœuds et leur poids sec pour les caféiers (Okoma, Sabatier et al., 2016). Ces relations permettent de faire des mesures de biomasse non destructives et donc de mesurer un grand nombre d'individus.

Le genre *Coffea* montre une grande diversité morphologique, fonctionnelle, génétique et écologique.

La perspective de ces travaux est d'analyser un plus grand nombre d'espèces pour comprendre l'adaptation des espèces à leur environnement. La mesure de nombreuses espèces demande des notations simples qualitatives ou quantitative d'un petit nombre trait : taille des entrenœuds (longueur et diamètre), taille des feuilles (longueur et largeur), ramification monopodiale/sympodiale et des traits fonctionnels : la masse des graines pour la fécondité, la

durée de la phase de maturation des graines pour le recrutement, des traits foliaires pour l'acquisition des ressources et la croissance (LMA et la teneur en matière sèche).

VII. Projet de recherche

Quelles sont les capacités d'adaptation des plantes ? Pour cela, deux modèles de plantes sont choisis : les arbres et les espèces sauvages de Caféiers.

Les arbres sont des organismes de grande dimension dans l'espace et dans le temps. Ces dimensions posent un problème méthodologique pour la modélisation mathématique qui peut être une aide pour la compréhension et pour la prédiction. Il faut des méthodes simplifiées de description pour les grands arbres. La modélisation de la croissance du Teck a montré les limites du modèle GreenLab pour les grands arbres.

Les espèces sauvages de Caféiers ont une architecture relativement simple : l'unité de croissance est un entrenoeud qui se ramifie de manière immédiate. Leur taille présente une grande diversité (de l'arbuste au grand arbre). Leur habitat est diversifié, allant des forêts humides sempervirentes aux forêts sèches, caractérisé par des conditions de pluviométrie annuelle allant de 400 à plus de 2000 mm et des types de sol très variés (sols blancs sableux à très riches).

Une de grandes questions actuelles est le devenir des arbres sous climat changeant. En effet, les modèles climatiques prédisent une augmentation des variations climatiques avec une plus grande fréquence d'évènements extrêmes comme des sécheresses plus fréquentes (IPCC, 2017). Nos résultats montrent que le fonctionnement du méristème s'adapte à la sécheresse estivale par un arrêt intra-annuel. La rythmicité de la croissance laisse des marqueurs morphologiques visibles *à posteriori*. Le décalage dans le temps des deux composantes de la croissance demande une prise en compte de l'année $n-1$ dans les modèles climatiques. Quel est le lien temporel avec le climat ? Quelles sont les réponses de l'organogénèse et de l'allongement ?

1. Variabilité architecturale des arbres en forêts méditerranéennes et tempérées

Au niveau physiologique, face à la sécheresse, c'est la défaillance des mécanismes hydrauliques plus que l'épuisement des réserves qui provoque la mortalité des tissus chez les plantes (Körner, 2015). Les mécanismes hydrauliques induisant la mortalité des axes et des arbres sont bien connus. La défaillance hydraulique est due à la cavitation dans les vaisseaux du xylème causée par la propagation de l'embolie à travers le xylème qui provoque une déshydratation des tissus et donc la mortalité des axes (Choat et al., 2018).

La pénurie d'eau inhibe d'abord l'activité des méristèmes. La formation des tissus est inhibée par la sécheresse bien avant que l'offre de carbone ne soit insuffisante en raison des limitations des échanges gazeux. La fixation continue du CO_2 semble avoir la priorité sur l'arrêt complet

de la perte d'eau, ce qui entraîne l'accumulation des réserves carbonées. La demande, c'est-à-dire entre autres la croissance, limite l'activité de la source, c'est-à-dire la fixation du carbone par la photosynthèse (Körner, 2015). Körner (2015) préconise une approche basée sur les puits pour la croissance des plantes, en tenant compte des contraintes directes aux puits de carbone due à la sécheresse ou aux basses températures, qui entrent en jeu avant que ces facteurs agissent sur les activités des sources de carbone.

Chez des pins d'Alep matures, les réserves en excès de Novembre à Avril sont consommées de Mai à Octobre. En période de sécheresse Juillet et Août, ces réserves sont relocalisées des racines à la tige et de la tige aux feuilles et suffisent pour maintenir la respiration et la croissance radiale des arbres (Klein et al. 2014). Par ailleurs, une diminution des puits (croissance radiale et croissance des aiguilles) est observée pour les arbres modérément stressés et stressés par la sécheresse mais globalement, les réserves sont consommées en début de saison sèche et s'accumulent à la fin de la saison sèche jusqu'à la prochaine saison sèche. La sécheresse affecte plus la croissance que les réserves carbonées. Les arbres non stressés accumulent des réserves alors que les arbres stressés diminuent les échanges gazeux et leur croissance. Les pins ont donc une stratégie pour éviter d'affecter leurs réserves (Klein et al. 2014).

Delpierre et al. (2016) ont démontré que les cycles phénologiques des feuilles, de la formation du bois, des racines fines et des réserves carbonées pilotent les réponses à des fluctuations environnementales pour les arbres des régions tempérées et boréale. La température est le principal facteur qui régule le débourrement au printemps mais d'autres facteurs interviennent sur la senescence des feuilles ou la fin de la division cambiale comme la photopériode ou le stress hydrique. Ces auteurs concluent que la phénologie de l'arbre, bien que spécifique, est sous fort contrôle environnemental avec comme facteur clé la température.

D'où la pertinence, d'étudier les phénologies de la croissance primaire et de la croissance cambiale sur des espèces dont les périodes d'organogénèse sont connues comme le pin d'Alep ou les chênes. L'originalité de l'analyse architecturale est son aspect dynamique et ainsi dans l'échantillonnage, la prise en compte du stade de développement des arbres suivis. Les résultats permettront d'établir une relation entre climat et croissance mais aussi d'étudier l'évolution de cette relation au cours de la vie de l'arbre.

1.2..Polycyclisme et phénologie de la croissance primaire et des réserves carbonées

Chez les espèces tempérées, bien que l'organogénèse et l'allongement soit décalés d'un an, les phases d'organogénèse dans le bourgeon se déroulent soit au moment de l'allongement printanier ou soit en été en fin d'allongement de la tige. Ces décalages entre les deux composantes de la croissance sont importants à prendre en compte dans l'évaluation des effets du climat sur le développement des arbres.

Un premier projet de thèse a pour modèle d'étude les espèces polycycliques telles que les pins. Cette espèce a la capacité de reprendre sa croissance dès que les conditions deviennent plus clémentes. Parallèlement à un suivi phénologique de la croissance au cours de deux années successives, un suivi de l'amidon révélerait les interactions entre réserves carbonées, organogénèse et allongement des unités de croissance successives et la variabilité en fonction de la sécheresse estivale. En plantation sur de jeunes pins d'Alep nous envisageons de mettre

en place un suivi des pousses polycycliques de *Pinus halepensis*, espèce dont nous connaissons déjà les dates clés pour l'organogénèse et l'allongement (Hover, Sabatier et al., 2017) en testant une nouvelle méthode de suivi des réserves *in vivo* (Earles et al. 2018). Ce type étude demande des collaborations extérieures pour l'analyse des réserves carbonées. Les résultats attendus sont les relations entre la chronologie des périodes d'organogénèse dans le bourgeon et d'allongement de la pousse annuelle et la dynamique des réserves carbonées dans l'arbre entier.

1.3. Phénologies de la croissance primaire, de la croissance secondaire et des réserves carbonées

Cette étude ferait l'objet d'un autre sujet de thèse sur de grands arbres en intégrant la croissance primaire par un suivi de la phénologie de la croissance et la xylogénèse par un suivi selon la méthode de Rossi et al. 2006. Les attendus sont la chronologie des croissances primaires et secondaires sur deux ans. Un suivi de la croissance cambiale implique des arbres adultes et par conséquent demande un suivi phénologique de la croissance avec des jumelles.

Perez de Lis et al., (2016) ont montrer une accumulation accrue de réserves est observée avant l'entrée en dormance et une grande plasticité de la xylogénèse due à la variabilité du nombre de cellules du xylème pendant la période de repos et de la longueur de la saison de croissance qui permet d'augmenter la quantité de réserves.

L'approche architecturale permettra une description du passé des arbres et une estimation plus précise de la biomasse de l'arbre. Les arbres seront décrits de manière simplifiée grâce à « la méthode des cimettes » où l'arbre est une succession de segments d'axe séparés par des « cimettes de 8 cm de diamètre », unités élémentaires. Ainsi l'arbre est décrit du sommet à la base par des grimpeurs. Cette méthode, mise au point sous les tropiques, permet de quantifier la biomasse de grands arbres (Nicolini, non publié). Cette méthode a également été testée sur les chênes verts (Caraglio, non publié). En même temps, des prélèvements de carotte pour le dosage des réserves carbonées seront réalisés à des positions clés dans l'arbre afin d'obtenir la distribution des réserves dans le houppier. Cette étude concernera des chênes verts et des chênes pubescents matures en zone méditerranéenne, deux espèces tolérantes à la sécheresse. Une étude récente a mis en évidence des dynamiques saisonnières de réserves carbonées différentes entre les chênes sempervirens (*Quercus Ilex* subsp. *ballota*) et les chênes caducifoliés (*Q. faginea*) méditerranéens par le suivi de branches au cours de 2 années de croissance (Palacio et al., 2018).

1.4. Rameaux épïcormiques et réserves carbonées

De manière générale, les plantes et en particulier les arbres cherchent à compenser les pertes d'axes dues à la mortalité. Le développement de rameaux épïcormiques permet de compenser les parties mortes des branches. Aujourd'hui, il y a peu de travaux sur les relations entre la structure, la localisation des rameaux épïcormiques, et la mobilisation des réserves carbonées. Ces connaissances sont utiles pour le diagnostic architectural des arbres.

Depuis 2014, nous suivons des Chênes pédonculés âgés en moyenne de 166 ans dont l'état de santé a été évalué via une méthode de diagnostic architectural visuel (méthode DiagARCHI, Sabatier et al., 2017). Nous suivons des arbres sains, résilients, stressés et dépérissant. A l'automne, des prélèvements de carottes de bois sont faits à plusieurs niveaux du sommet à la base de l'arbre afin de mieux définir les niveaux de réserves de ces arbres et la distribution des réserves le long du tronc. Ces carottes sont destinées à l'étude des teneurs en amidon et en sucres. Parallèlement, ces arbres ont été mesurés par « la méthode des cimettes » permettant de quantifier la biomasse de grands arbres (voir chapitre précédent). Cette étude devrait permettre de déterminer la localisation des réserves de la cime de l'arbre à sa base et d'estimer des différences de réserves en fonction de son état de santé. Dans les arbres, des prélèvements de carotte ont été effectués également à la base des rameaux épicorniques afin de vérifier si la localisation des rameaux épicorniques est liée à des taux de réserves plus important.

2. La croissance d'espèces forestières de la zone subsahélienne

Nous étudierons des espèces à croissance rythmique dont le déterminisme est une saison sèche dans le cadre du projet EFISA. Il s'agit de l'étude de trois espèces forestières indigènes d'Afrique subsahélienne (*Parkia biglobosa* (Mimosaceae), *Khaya senegalensis* (Meliaceae), *Pterocarpus erinaceus* (Fabaceae) et sa variabilité entre populations. La génétique de *Parkia biglobosa* a été étudiée (Lompo et al., 2018) ainsi que l'architecture d'autres espèces de *Parkia* (Nicolini et al., 2012). La phylogéographie de *Khaya senegalensis* a fait l'objet d'une étude phylogénétique (Sexton et al., 2015) mais son architecture n'a pas été étudiée. Cette espèce, tolérante à la sécheresse, est classée vulnérable sur la liste rouge de l'UICN (Sexton et al., 2015). Nous choisirons des populations en limite Nord et Sud d'aire de répartition des espèces. Il est donc prévu un diagnostic architectural des arbres mères. Les arbres mère seront génotypés (collaboration avec l'UMR DIADE, de l'IRD à Montpellier) et feront l'objet de récolte de graine. Les jeunes arbres sont élevés en pépinière. Dans le cadre d'une thèse qui vient de démarrer, un étudiant observera les premiers stades de développement des trois espèces en pépinière. Ensuite, les arbres seront plantés dans deux essais de descendance le long d'un gradient bioclimatique du Sud au Nord de la Côte d'Ivoire. Les résultats issus de l'analyse de la variabilité intraspécifique permettront de proposer quelques traits adaptatifs et la sélection de population les plus adaptées à la sécheresse. Ces essais comparatifs de populations si ils sont maintenus serviront de référence à l'avenir. Les populations sélectionnées seront utilisées en plantations agroforestières comme arbre de canopée avec en sous étage des plantations de caféiers ou de cacaoyers.

3. La diversité architecturale intra et interspécifique : appliquée au genre *Coffea*.

Le genre *Coffea*, dont la phylogénie est résolue (Hamon et al., 2017), montre une grande diversité interspécifique de traits morphologiques (taille des feuilles et des entrenoeuds, taille des fruits et des graines), architecturaux (croissance monopodiale ou sympodiale ; monocaulie) et fonctionnels (traits foliaires, cycle de maturation des graines). L'aire de répartition de ces

espèces s'étend sur les continents africain et asiatique, à Madagascar, Maurice, La Réunion et l'archipel des Comores. Les ressources génétiques représentées par 55 % des espèces sauvages sont maintenues dans deux collections principales situées dans la station de Bassin Martin, île de la Réunion (32 espèces : Afrique, Mascareignes et Comores) et la station de Kianjavato à Madagascar (44 espèces malgaches). Ces collections, où les conditions de croissance sont relativement homogènes et les arbres ont un âge similaire, sont précieuses pour étudier la capacité d'adaptation des espèces. L'aire de répartition des espèces sauvages de caféiers présente une vaste gamme bioclimatique de climats arides à des climats humides. Cette gamme d'habitat est propice à l'étude de l'adaptation des traits architecturaux et à l'étude de leur signal phylogénétique. Cette démarche a déjà été abordée pour un ensemble d'espèces malgaches (Rimlinger, 2016) et elle doit être étendue aux espèces africaines. L'hypothèse est que certains traits architecturaux comme la longueur des entrenœuds ou la capacité de réitération, ont un rôle adaptatif. Des traits fonctionnels (traits foliaires ou durée de maturation des graines) sont également intégrés dans les analyses. Ce type de démarche demande d'analyser des données déjà acquises mais également d'acquérir de nouvelles données sur les espèces en collection. Cette approche phylogénétique au niveau d'un genre ayant une vaste aire de répartition donnera des résultats sur l'adaptation des espèces aux conditions bioclimatiques futures.

Certaines espèces de Caféiers montrent des particularités architecturales telles que la monocaulie chez *Coffea macrocarpa* ou la ramification sympodiale (floraison terminale de rameaux courts). La ramification sympodiale est observée dans le genre *Psilanthus* africain intégré au genre *Coffea* par Davis et al., (2011), et dans le groupe des *Baracoffea* endémique des forêts sèches de la côte Ouest à Madagascar. Ce groupe comprend neuf espèces dont cinq d'entre elles sont notées en danger de disparition et une fortement menacée sur la Liste rouge de l'IUCN (Davis et Rakotonasolo, 2008). Quels sont les traits qui ont permis à ces espèces de s'adapter dans des zones arides ? Quelle est l'apport de la ramification sympodiale dans leur capacité d'adaptation ? Cette thématique peut faire l'objet d'un sujet de thèse en cotutelle avec l'Université de Mahajanga, co-encadrée par un enseignant chercheur formé à l'architecture lors de sa thèse réalisée avec nous, il y a quelques années.

Pour ces recherches, les moyens mis en œuvre sont la constitution d'une base de données en cours de constitution en collaboration avec l'UMR DIADE, (*Coffeabmk* sous publish, projet *Pl@ntnet* (<https://plantnet.org>)). Elle rassemblera des données morphologiques, génétiques, biologiques et écologiques de l'ensemble des espèces du genre *Coffea*.

Nous avons déposé une lettre d'intention avec l'UMR DIADE et les partenaires malgaches (FOFIFA, Université de Mahajunga, PBZT) au Fonds de Partenariat pour les Ecosystèmes Critiques (CEPF) pour le financement d'un projet sur les *Baracoffea* des forêts sèches de la côte Ouest de Madagascar. Les objectifs du projet sont i) d'étudier ces taxons dans un but de conservation à travers la mise en place de collection vivante sur la côte Ouest de Madagascar dans deux stations du FOFIFA, ii) mettre en place des actions d'Education auprès des communautés locales afin qu'elles puissent s'investir dans la protection de la biodiversité (action innovante pour l'écotourisme, implication dans un projet de sciences citoyennes sur l'observation de la phénologie).

VIII. Références bibliographiques

- Alberto FJ, Aitken SN, Alia R, Gonzales-Martinez SG, Hänninen H, Kremer A, Lefèvre F, Lenormand T, Yeaman S, Whetten R, Savolainen O, 2013. Potential for evolutionary responses to climate change. *Global Change Biology* 19: 1645-1661.
- Andrianasolo D, 2012. Génétique des populations et modèles architecturaux et fonctionnels de la croissance des plantes. Application à la préservation des ressources génétiques des *Mascarocoffea* (Caféiers natifs de Madagascar) ». Thèse, Université Montpellier. 208 p.
- Andrianasolo D, Davis AP, Razafinarivo NJ, Hamon, S, Rakotomalala, JJ, Sabatier S Hamon P, 2013. High genetic diversity of *in situ* and *ex situ* populations of Madagascan coffee species: further implications for the management of coffee genetic resources. *Genetics and Genomes*, 9: 1295-1312 DOI 10.1007/s11295-013-0638-4
- Barthélémy D and Caraglio Y, 2007. Plant architecture: a dynamic multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99, 375–407.
- Barlow PW, 1989. Meristems, metamers and modules and the development of shoot and root systems. *Botanical Journal of the Linnean Society* 100: 255–279.
- Buis and Barthoux, 1984. Relations dimensionnelles dans une série organique en croissance chez une plante supérieure. *Rev. Biomath.*, 85 : 1-19.
- Buissart F. 2015. Modélisation des effets directs et différés du changement climatique sur le développement architectural des résineux, Thèse, Université Aix Marseille, 100 p.
- Buissart F, Caraglio Y, Borianne P, Guérout M, Le Bec J, Paillet F, Vennetier M, Zilliox C, Sabatier SA, 2015. Pith: a new criterion for monitoring the architecture in Mediterranean pines. *Trees*, DOI 10.1007/s00468-015-1264-6. *Trees: Volume 29, Issue 6 (2015), Page 1827-1836.*
- Buissart F, Vennetier M, Delagrangé S, Girard F, Caraglio Y, Sabatier SA, Nicolini EA, 2018. The relative weight of ontogeny, topology and climate in the architectural development of three North-American conifers ; *AoB Plants*.
- Champagnat P, Barnola P, Lavarenne S, 1986. Quelques modalités de la croissance rythmique endogène des tiges chez les végétaux ligneux. *Comptes rendus du Colloque International sur l'Arbre*, Montpellier, 9–14 Septembre 1985, *Naturalia Monspeliensia*, No. Hors Série: 279–302.
- Chaubert-Pereira F, Caraglio Y, Lavergne C, Guédon Y, 2009. Identifying ontogenetic, environmental and individual components of forest tree growth. *Annals of Botany* 104, 883–896.
- Choat B, Timothy JB , Brodersen CR , Duursma RA , López R & Medlyn BE, 2018. Triggers of tree mortality under drought. *Nature* 558, 531-539.
- Cochard H, Coste S, Chanson B, Guehl J-M, Nicolini E, 2005. Hydraulic architecture correlates with bud organogenesis and primary shoot growth in beech (*Fagus sylvatica*). *Tree Physiology* 25, 1545–1552.

- Davis AP, Rakotonasolo F, 2008. A taxonomic revision of the baracoffea alliance: nine remarkable *Coffea* species from western Madagascar. *Botanical Journal of the Linnean Society* 158, 355-390.
- Davis AP, Tosh J, Ruch N, Fay M, 2011. Growing coffee: *Psilanthus* (Rubiaceae) subsumed on the basis of molecular and morphological data; implications for the size, morphology, distribution and evolutionary history of *Coffea*. *Bot J Linn Soc* 167:357–377.
- Delpierre N, Vitasse Y, Chuine I, Guillemot J, Bazot S, Rutishauser T, Rathgeber CBK, 2016. Temperate and boreal forest tree phenology : from organ-scale processes to treestrials ecosystem models. *Annals of Forest Science* 73: 5-25.
- Drénou, C., 2012 a- La méthode ARCHI. *Forêt entreprise*, n°203, 29-31.
- Drénou C., Bouvier M., Lemaire J., 2012 b- Rôles des gourmands dans la résilience des chênes pédonculés dépérissants. *Forêt Wallonne*, n°116, 42-55.
- Drénou C, Giraud F, Gravier H, Sabatier S, Caraglio Y, 2013. Le diagnostic architectural : un outil d'évaluation des sapinières dépérissantes. *Forêt Méditerranéenne* tome XXXIV, 2, 87-98.
- de Reffye P, Heuvelink E, Barthélémy D, Cournède PH, 2008. Plant growth models. In: Jorgensen S, Fath B, eds. *Encyclopedia of ecology*. Oxford: Elsevier, 2824–2837.
- de Reffye P, Barthélémy D, Cournède PH, Jaeger M, 2008. Modélisation et simulation de l'architecture et de la production végétale. In: Francis Hallé. *Aux origines des plantes : des plantes anciennes à la botanique du XXIe siècle*, Fayard, pp.184-227.
- Earles JM, Knipfer T, Tixier A, Orozco J, Reyes C, Zwieniecki MA, Brodersen GR, McElrone AJ, 2018. In vivo quantification of plant starch reserves at micrometer resolution using X-ray micro CT imaging and machine learning. *New Phytologist* 218: 1260–1269.
- Fink S, 1983. The occurrence of adventitious and preventitious buds within the bark of some temperate and tropical trees. *American Journal of Botany*, 70(4), 532-542.
- Fink S, 1984. Some cases of delayed or induced development of axillary buds from persisting detached meristems in conifers. *American Journal of Botany*, 71(1), 44-51.
- Guédon Y, Barthélémy D, Caraglio Y, Costes E, 2001. Pattern analysis in branching and axillary sequences. *J. Theor. Biol.* 212: 481-520.
- Guédon Y, Puntieri JG, Sabatier S, Barthélémy D, 2006. Relative extents of preformation and neof ormation in tree shoots : Analysis by a deconvolution method. *Annals of Botany*. 98 : 845-856.
- Guédon Y, Caraglio Y, Heuret P, Lebarbier E, Meredieu C, 2007. Analyzing growth components in trees. *Journal of Theoretical Biology* 248, 418–447.
- Grosfeld J, Barthélémy D, Brion C, 1999. Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat. In: Kurmann MH, Hemsley AR eds. *The evolution of plant architecture*. Kew: Royal Botanic Gardens, 109–122.
- Hallé F, Martin R, 1968. Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg., Euphorbiacées – Crotonoïdées). *Adansonia* 8: 475-504.

- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB, 1978. Tropical trees and forests: an architectural analysis. New York: Springer.
- Hamon P, Grover CE, Davis AP, Rakotomalala JJ, Raharimalala NE, Albert VA, Sreenath HL, Stoffelen P, Mitchell SE, Couturon E, Hamon S, de Kochko A, Crouzillat D, Rigoreau M, Sumirat U, Akaffou S, Guyot R, 2017. Genotyping-by-sequencing provides the first well-resolved phylogeny for coffee (*Coffea*) and insights into the evolution of caffeine content in its species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 109 : 351–361.
- Heuret P, Meredieu C, Coudurier T, Courdier F, Barthélémy D, 2006. Ontogenetic trends in the morphological features of main stem annual shoots of *Pinus pinaster* Ait. (Pinaceae). *American Journal of Botany* 93: 1577–1587.
- Hover A, Buissart F, Caraglio Y, Heinz C, Pailler F, Ramel M, Vennetier M, Prevosto B, Sabatier S, 2017 Growth phenology in *Pinus halepensis* Mill.: intra-annual variation in bud content and shoot elongation. *Annals of Forest sciences* 74: 39-49. DOI: 10.1007/s13595-017-0637-y
- Jordy MN, 2004. Seasonal Variation of Organogenetic Activity and Reserves Allocation in the Shoot Apex of *Pinus pinaster* Ait. *Annals of Botany*, 93: 25–37. doi:10.1093/aob/mch005
- Klein T , Hoch G , Yakir D, Körner C, 2014. Drought stress, growth and nonstructural carbohydrate dynamics of pine trees in a semi-arid forest. *Tree Physiology* 34, 981–992 doi:10.1093/treephys/tpu071
- Körner C, 2015. Paradigm shift in plant growth control. *Current Opinion in Plant Biology* 2015, 25:107–114.
- Lecolier A, Noirot M, Escoute J, Chrestin H, Verdeil JL. 2009. Early effects of the mutation laurina on the functioning and size of the shoot apex in coffee tree and analysis of the plastochron phases: relationships with the dwarfism of leaves. *Trees* 23:673–682 DOI 10.1007/s00468-008-0311-y
- Lompo D, Vinceti B, Konrad H, Gaisberger H, and Geburek T, 2018. Phylogeography of African Locust Bean (*Parkia biglobosa*) Reveals Genetic Divergence and Spatially Structured Populations in West and Central Africa. *Journal of Heredity*, 1–14. doi:10.1093/jhered/esy047.
- Longuetaud F and Caraglio Y, 2009. Pith : a marker of primary growth in *Picea abies* (L.) Karst. *Trees* 23: 325-334.
- Mangenet 2013. Approche rétrospective des cycles phénologiques chez quelques espèces guyanaises. Vers une nouvelle branche de la dendrochronologie ? Thèse Université de Montpellier, 192 p.
- Maradene Comte, L., 1993. Rythmes de croissance et structures spatiales périodiques d'arbres tropicaux. Exemple de cinq espèces de forêt équatoriale. Université Montpellier 2. 450 p.
- Martin O, 2010. Plasticité anatomique en réponse à l'altitude et conséquence sur l'architecture chez le sapin. Mémoire de Master BGEA Université Montpellier. 17p
- Nicolini E, Chanson B, Bonnes F, 2001. Stem Growth and Epicormic Branch Formation in Understorey Beech Trees (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Botany* 87: 737–750.

- Nicolini E, Caraglio Y, Pélissier R, Leroy C, Roggy JC, 2003. Epicormic branches : a growth indicator of tropical forest tree, *Dicorynia guianensis*, Amshoff (Caesalpiniaceae), *Annals of Botany*, 92, 97-105.
- Nicolini E, Beauchêne J, Leudet de la Vallée B, Ruelle J, Mangenet T, Heuret P, 2012. Dating branch growth units in a tropical tree using morphological and anatomical markers: the case of *Parkia velutina* Benoist (Mimosoïdeae). *Annals of Forest Science* 69:543 – 555
- Nicotra, AB, Atkin OK, Bonser SP, Davidson AM, Finnegan EJ, Mathesius U, ... & van Kleunen, M, 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in plant science*, 15(12), 684-692
- Okoma P, Akaffou S, De Reffye P, Hamon P, Hamon S, Konan O, Kouassi KH, Legnate H, Letort V, Sabatier S, 2016. Practical method for non-destructive measurement of leaf and stem dry biomass in African *Coffea* species. *Agroforest Syst* doi:10.1007/s10457-016-0031-z
- Okoma P, 2018. Modélisation et identification de QTLs de l'architecture et de la production de biomasse chez six espèces de Caféiers africains. Thèse, Université Jean Larougnon Guédé, Daloa, Cote d'Ivoire. 187 p.
- Okoma P, de Reffye P, Letort V, Akaffou SD, Jaeger M, Hamon P, Guyot R, Hamon S, Sylvie Sabatier, 2018. Stochastic modelling of tree architecture and biomass allocation: application to the analysis of interspecific architectural variability of african *Coffea* species. En cours de rédaction pour *Journal of Experimental Botany*.
- Palacio S, Camarero JJ, Maestro M, Alla AQ, Lahoz E, Martí GM, 2018. Are storage and tree growth related? Seasonal nutrient and carbohydrate dynamics in evergreen and deciduous Mediterranean oaks. *Trees* 32:777–790.
- Perez de Lis G, Rossi S, Vazquez-Ruiz RA, Rozas V, Garcia-Gonzalez I, 2016. Do changes in spring phenology affect early wood vessel ? Perspective from the xylogenesis monitoring of two sympatric ring-porous oaks. *New Phytologist* 209:521–530 doi : 10.1111/nph.1361.
- Pichot C., El Maâtaoui M., Raddi S., Raddi P. 2001. Surrogate mother for endangered *Cupressus*. *Nature* 412: 39.
- Rivals P, 1965. Essai sur la croissance des arbres et sur leurs systèmes de floraison (Application aux espèces fruitières). *Journal d'Agriculture Tropicale et de Botanique Appliquée*, 12 : 655-686.
- Rivals P, 1966. Essai sur la croissance des arbres et sur leurs systèmes de floraison (Application aux espèces fruitières). *Journal d'Agriculture Tropicale et de Botanique Appliquée*, 13 : 91-122.
- Rivera Nava L, 2008 Stratégie Mère Porteuse chez *Cupressus dupreziana* A. Camus (cyprès du Tassili) – Analyse, conséquences et perspectives, thèse Université Aix Marseille 3.
- Rimlinger A, 2016 : Caféiers sauvages de Madagascar : traits architecturaux et histoire évolutive. Master BEE BioGET Université Montpellier. 23p.
- Rossi S, Anfodillo T, Menardi R. 2006. Trephor: a new tool for sampling microcores from tree stems. *IAWA Journal* 27:89–97

Sabatier S, 1999 « Variabilité morphologique et architecturale de deux espèces de Noyer : *Juglans regia* L., *Juglans nigra* L. et de deux Noyers hybrides interspécifiques ». Université Montpellier II. Thèse 127 p.

Sabatier S, Barthélémy D, Ducouso I, et Germain E, 1999. Modalités d'allongement et morphologie de pousses annuelles issues de greffe chez le noyer commun, *Juglans regia* L. cv. " Lara " (Juglandaceae). Canadian Journal of Botany, 77 : 1-9.4.

Sabatier S et Barthélémy D, 1999. Growth dynamics and morphology of annual shoots, according to their architectural position, in young *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière (Pinaceae). Annals of Botany, 84(3) : 387-392.

Sabatier S, 2004. « Variations architecturales entre descendances de Cormiers (*Sorbus domestica* L., Rosaceae). » rapport du Programme Intégré de Recherche en Agroforesterie à Restinclières.

Sabatier S et Barthélémy D, 2001. Bud structure in relation to shoot morphology and position on the vegetative annual shoots of *Juglans regia* L., (Juglandaceae). Annals of Botany. 87 (1) : 117-123.

Sabatier S, Baradat Ph et Barthélémy D, 2003. Intra- and interspecific variations of polycyclism in young trees of *Cedrus atlantica* (Endl.) Manetti ex. Carrière and *Cedrus libani* A. Rich (Pinaceae). Annals of Forest Science. 60 : 19-29.

Sabatier S et Barthélémy D, 2003. Periods of organogenesis in mono- and bicyclic annual shoot of *Juglans regia* L. (Juglandaceae). Annals of Botany. 92 : 231-238.

Sabatier S, Caraglio Y, Drénou C, 2014. L'architecture au service des forestiers. Forêt-Entreprise, 217 : 42-45

Sabatier S, Caraglio Y, Drénou C, Lehnebach R., 2017. Outils de diagnostic architectural des arbres pour le suivi de la santé des forêts Rapport final du projet CIRAD, INRA et DSF, 56 p.

Sexton GJ, Frere CH, Kalinganir A, Uwamariya, A, Lowe AJ, Godwin ID, Prentis PJ, Dieters MJ, Influence of putative forest refugia and biogeographic barriers on the level and distribution of genetic variation in an African savannah tree, *Khaya senegalensis* (Desr.) A. Juss Tree Genetics & Genomes (2015) 11: 103

Taugourdeau O, 2008. Plasticité architecturale vis-à-vis de l'ombre et de la sécheresse de *Fagus sylvatica* L. et *Abies alba* Mill. » mémoire de stage de Master BGAE, Université de Montpellier, .

Taugourdeau O, Sabatier S, 2010. Limited plasticity of shoot preformation in response to light by understorey saplings of common walnut (*Juglans regia*). Aob Plants, doi:10.1093/aobpla/plq022.

Taugourdeau O, 2011. Le sapin pectiné (*Abies alba* Mill., Pinaceae) en contexte méditerranéen : développement architectural et plasticité phénotypique. Thèse, Université de Montpellier, 255 pp.

- Taugourdeau O, Chaubert-Pereira F, Sabatier S, Guédon Y, **2011**. Deciphering the development plasticity of walnut saplings in relation to climatic factors and light environment. *Journal of Experimental Botany*. 62:5283-5296
- Taugourdeau O, 2012. Modélisation de jeunes sapins pectinés à l'aide du modèle GreenLab, présentation.
- Taugourdeau, O, Dautat J, Griffon S, Sabatier S, Caraglio Y, Barthélémy D, 2012. Retrospective analysis of tree architecture in silver fir (*Abies alba* Mill.): ontogenetic trends and responses to environmental variability *Annals of Forest Science*, 69(6), 713-72.
- Taugourdeau O, Caraglio Y, Sabatier SA, Guédon Y, 2015. Characterising the respective importance of ontogeny and environmental constraints in forest tree development using growth phase duration distributions. *Ecological Modelling* 300, 61-72.
- Tondjo K, Brancheriau L, Sabatier S, Kokutse AD, Kokou K, Jaeger M, de Reffye, Fourcaud T, 2018. Stochastic modelling of tree architecture and biomass allocation: application to Teak (*Tectona grandis* L. f.), a tree species with polycyclic growth and leaf neof ormation" *Annals of Botany* 121; 1397-1410 doi: 10.1093/aob/mcy040.
- Varossieau WW, 1940. On the development of the stem and the formation of leaves in *Coffea* species. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg*, 50: 115-198.
- Vavitsara 2014. Modélisation de l'architecture et de la production végétale des herbacées: application à l'amélioration de la production de *Spilanthes acmella* L. thèse Université de Mahajanga, Madagascar.
- Vavitsara ME, Sabatier S, Kang M, Ranarijaona HLT, de Reffye P, 2017. Yield analysis as a function of stochastic plant architecture: case of *Spilanthes acmella* in the wet and dry season. *Computers and Electronics in Agriculture* 138: 105-116. DOI10.1016/j.compag.2017.04.012.
- White J, 1979. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 109–145.
- Xing Z, de Reffye P, Barthélémy D, Bao GH, 2003. Interactive simulation of plant architecture based on a dual-scale automaton model. Bao GH, Jaeger M, eds. *Proceedings of 'plant growth modeling and applications'*, Beijing, China, Beijing: Tsinghua University Press and Springer, 144-153.
- Yan HP, Barczy J-F, de Reffye Ph, Hu BG, 2002. Fast algorithms of plant computation based on substructure instances. *International Conferences in Central Europe on Computer Graphics, Visualization and Computer Vision* **10**: 145-153.
- Zhan, ZG, de Reffye P, Houllier F, Hu BG, 2003. Fitting a functional-structural growth model with plant architectural data. Hu, B.-G. Hu, Jaeger, M. (Eds.), *Proceedings of PMA03. Plant Growth Modeling and Applications*, Springer/Tsinghua University Press, Beijing, China (2003), pp. 236-249.

IX. Principaux articles

Article 1: Taugourdeau O.,Sabatier S. 2010. Limited plasticity of shoot preformation in response to light by understorey saplings of common walnut (*Juglans regia*). Aob Plants, doi:10.1093/aobpla/plq022.

Article 2: Taugourdeau O., Caraglio Y., Sabatier SA, Guedon Y. **2015** Characterising the respective importance of ontogeny and environmental constraints in forest tree development using growth phase duration distributions. *Ecological Modelling* 300, 61-72

Article 3: Buissart, F, Caraglio Y, Borianne P, Guérout M, Le Bec J, Paillet F, Vennetier M, Zilliox C, Sabatier SA, 2015, Pith: a new criterion for monitoring the architecture in Mediterranean pines. *Trees* : Volume 29, Issue 6 (2015), Page 1827-1836.

Article 4: Hover A, Buissart F, Caraglio Y, Heinz C, Paillet F, Ramel M, Vennetier M, Prevosto B, Sabatier S. **2017** Growth phenology in *Pinus halepensis* Mill.: intra-annual variation in bud content and shoot elongation. *Annals of Forest sciences* 74: 39-49

Article 5: Tondjo K, Brancheriau L, Sabatier S, Kokutse AD, Kokou K, Jaeger M, de Reffye, Fourcaud T 2018 Stochastic modelling of tree architecture and biomass allocation: application to Teak (*Tectona grandis* L. f.), a tree species with polycyclic growth and leaf neoformation" *Annals of Botany* 121; 1397-1410