



HAL
open science

Le sapin pectiné (*Abies alba* Mill., PINACEAE) en contexte méditerranéen : développement architectural et plasticité phénotypique

Olivier Taugourdeau

► **To cite this version:**

Olivier Taugourdeau. Le sapin pectiné (*Abies alba* Mill., PINACEAE) en contexte méditerranéen : développement architectural et plasticité phénotypique. Sciences du Vivant [q-bio]. Université Montpellier 2 (Sciences et Techniques), 2011. Français. NNT : . tel-02806130

HAL Id: tel-02806130

<https://hal.inrae.fr/tel-02806130>

Submitted on 6 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.

UNIVERSITÉ MONTPELLIER 2 SCIENCES ET TECHNIQUES

THÈSE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ de MONTPELLIER

Discipline : Biologie des organismes

École Doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosciences
et Environnement

**Le sapin pectiné (*Abies alba* Mill., PINACEAE)
en contexte méditerranéen :
développement architectural et
plasticité phénotypique**

présentée et soutenue publiquement par

Olivier TAUGOURDEAU

le 29 Novembre 2011

Jury :

Benoît Jaillard

Hervé Cochard

Philippe Rozenberg

Pierre-Éric Lauri

Jean-Daniel Bontemps

Daniel Barthélémy

Bruno Fady

Président du Jury

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

Directeur de thèse

Membre invité

Co-encadrants :

Sylvie Sabatier et Yves Caraglio

i. Résumé

L'objectif de cette thèse est l'étude de la plasticité phénotypique du sapin pectiné à l'aide de l'approche architecturale. Ces travaux se placent dans le contexte plus large de compréhension du développement des plantes pérennes en lien avec leur environnement et l'impact des changements climatiques en région méditerranéenne.

Pour mener à bien ces objectifs, des études ont été menées *ex-situ* en conditions contrôlées (gradient d'ombrage et de disponibilité en eau) et *in-situ* au Mont Ventoux (gradient d'ombrage et altitudinal). Ces études ont consisté en l'analyse de la variabilité de différents traits architecturaux, généralement mesurés à l'échelle de la pousse annuelle, en lien avec l'architecture et l'environnement.

Ces études ont permis de caractériser quantitativement le développement du sapin jusqu'à l'expression durable de la sexualité et de quantifier la réponse plastique à l'environnement lumineux, hydrique et climatique. Enfin, ce travail a permis d'approfondir le concept de plasticité architecturale et ses implications.

Mots-clés : Architecture des plantes ; environnement lumineux ; altitude ; climat ; ontogénie ; croissance

ii. Abstract

The aim of this work is to assess silver fir phenotypic plasticity with an architectural approach. This work takes place in the context of understanding perennial plant development linked with their environment and the context of climate change in the Mediterranean region.

For this, *ex-situ* (shading and watering treatments) and *in-situ* (shading and elevation gradients) studies were performed. They consist in the study of architectural traits variability, mainly measured at annual shoot scale, linked with plant architecture and environment.

The results are the quantification of silver firs development up to reproductive tree and the quantification of plastic responses to light and hydric environment and climate. The concept of architectural plasticity and its consequences was also discussed.

Keywords : plant architecture ; light ; elevation ; climate ; ontogeny ; growth

Remerciements

iii. Pour leur soutien financier

Mon salaire pour ces trois années de thèse a été financé pour moitié par le département EFPA (Écologie des Forêts, Prairies et milieux Aquatiques) de l'INRA et pour moitié par une bourse de l'Université Montpellier 2. Je tiens donc à remercier ici ces tutelles et toutes les personnes impliquées, y compris mes encadrants, dans l'obtention de ce financement. Grâce à eux, j'ai pu travailler sans me soucier de ce qui me restera à la fin du mois.

Mes déplacements sur le terrain ont été financés par un projet INRA/INRIA puis par le département BIOS du CIRAD. C'est également le département BIOS qui m'a permis d'aller à Davis (Californie) pour le colloque FSPM2010 (Functional-Structural Plants Models) ainsi qu'à Madrid visiter le département écologie du CSIC. Ces déplacements ont été cofinancés respectivement par le PFR PoleEVAP, l'ED SIBAGHE (UM2) et l'UMR AMAP. C'est l'UMR AMAP qui m'a permis d'aller au colloque international de botanique à Melbourne (IBC2011).

iv. Pour leur encadrement

Je tiens ici à remercier mes encadrants directs, Daniel Barthélémy, Sylvie Sabatier et Yves Caraglio, pour : (i) avoir suffisamment cru en moi, avoir pris le temps de rédiger un sujet de thèse dans mes cordes et trouver les financements associés, en espérant ne pas les avoir déçus ; (ii) m'avoir guidé et formé au cours de ces cinq années (cf. Préambule) à la mesure de leurs disponibilités respectives et au-delà et (iii) avoir su m'encourager mais aussi me remettre à ma place toutes les nombreuses fois où cela devait l'être.

Je n'oublie pas les membres de mon comité de thèse : David Mouillot (UM2), Thomas Pérot (CEMAGREF), Catherine Trottier (UM3), Véronique Letort (ECP) et Bruno Fady (INRA) qui ont accepté de faire le point annuellement avec moi. Merci David d'être venu alors que mon sujet de recherche doit te sembler bien loin du tien ; Désolé Catherine, Pierre (Ribereau) et Xavier (Bry), mais le temps m'a manqué pour développer certains aspects dont on avait discuté ensemble ; Merci Bruno de ta disponibilité depuis mon M2, j'espère qu'on aura l'occasion de retravailler ensemble.

Je tiens à remercier ici Benoît Jaillard pour m'avoir accepté dans son Master Recherche. Cela a été l'occasion de nous donner de précieux outils, connaissances et conseils, j'espère qu'ils me serviront longtemps !

v. Pour le contexte professionnel

UMR AMAP

Cette thèse n'aurait certainement jamais été finie si l'ambiance qui règne à AMAP n'avait pas été une de mes motivations principales pour aller travailler. N'ayant pas connu beaucoup de laboratoires de recherche, je me garderai bien de conclure sur son originalité. Mais en tout cas, j'ai toujours eu plaisir à venir travailler à l'AMAP et je tiens à en remercier toutes les personnes qui m'ont supporté pendant tout ce temps, pour pas faire d'oubli, j'ai préféré ne citer personne.

Autre

J'ai beaucoup apprécié la collaboration que nous avons eue avec l'URFM et le CEMAGREF d'Aix, dommage que cela ait nécessité autant de victimes (végétales heureusement).

Merci à toi, Yann ; je n'ose imaginer ce qu'aurait été ma thèse si tu n'avais pas accepté de travailler avec moi. J'espère sincèrement avoir la possibilité de continuer à collaborer avec toi.

vi. Pour l'amélioration du document de thèse

Bien que je sois identifié comme l'auteur de ce document de thèse, celui-ci a été relu et commenté par un certain nombre de personnes que je tiens à remercier ici : mes encadrants (cf. plus haut), Yann Guédon et quelques autres personnes (Laure-Anne et mon père).

Je profite également de cet espace pour remercier l'ensemble de mon jury (voir 1^{ère} de couverture) qui a parfaitement joué son rôle, que cela soit pour identifier les points faibles ou les points forts de mon travail.

Bien que je n'ai pas passé autant de temps que je l'aurai voulu sur cette version définitive de ma thèse, j'espère néanmoins avoir intégré la plupart de vos remarques sans les dénaturer.

vii. Pour le contexte personnel

On dit souvent que la thèse est un travail à plein temps, bien que le labo ne soit ouvert que 12h par jour, 5 jours par semaine... J'ai donc passé la majorité de ma thèse en dehors du labo et c'est donc mon entourage qui a le plus « subit » cette thèse. Je pense notamment à mes amis qui ont du subir mes réponses alambiquées à la question « mais tu fais quoi au final ? » et à ma famille que je n'ai pas forcément vu autant que je l'aurais voulu malgré le nombre de jours de congés à ma disposition.

Enfin, je remercie du fond du cœur Laure-Anne, ma fiancée, pour avoir supporté toutes les contraintes liées à ma thèse sans en profiter des avantages. J'espère que tout cela n'aura pas été vain et qu'on pourra sortir de la précarité au mieux et au plus vite.

Merci également à tout ceux que j'ai oublié.

Préambule

viii. Mes années Master

Mon travail de thèse au sein de l'UMR AMAP a fait suite à mes stages de Master 1 et Master 2 (UM2 : spécialité Écologie Fonctionnelle et Développement Durable, parcours Fonctionnement des Écosystèmes Naturels Et Cultivés) au sein de la même unité. Le terme « a fait suite » prend ici tout son sens car ces cinq années correspondent à un ensemble logique et le contenu du présent document en est l'un des aboutissements.

Définir ce qui, parmi ces cinq années de travail, fait partie de ma thèse ou non n'a pas été facile. Ce préambule est donc une manière de donner une certaine visibilité à ce que j'ai exclu, à tort ou à raison, de ma thèse.

Mon stage de Master 1, soutenu en juin 2007, s'intitulait : *Croissance chez des noyers communs (Juglans regia L.) issus d'une régénération naturelle en sous-bois* ; rapport disponible sur olivier.taugourdeau.net tout comme celui de M2. Deux articles scientifiques, rédigés durant le M2 et la thèse, en ont découlé (cf. Annexe 7. et Annexe 8.) : l'un sur l'effet de l'environnement lumineux et du climat sur la croissance (Taugourdeau *et al.* 2011), l'autre sur l'effet de l'environnement lumineux sur le contenu du bourgeon hivernal (Taugourdeau et Sabatier 2010).

Durant mon stage de M2, intitulé *Plasticité architecturale vis-à-vis de l'ombre et de la sécheresse de Fagus sylvatica L. et Abies alba Mill.* et soutenu en juin 2008, je me suis intéressé à la manière dont de jeunes sapins et jeunes hêtres poussent dans des situations contrastées en terme d'ombrage et d'arrosage. Un poster, présenté au Colloque GEA 2008 (Annexe 11.) a directement fait suite à ce travail. Le jeu de données constitué durant mon M2, et complété par la suite, a été utilisé et valorisé dans des travaux constituant le cœur de ma thèse (Chapitre VI :Partie II.).

La collaboration avec Bruno Fady (URFM-INRA Avignon) entamée durant ce stage de M2 m'a amené à travailler sur une réplique *in situ* du dispositif expérimental utilisé durant mon M2. Cette collaboration, qui a donné lieu à un poster (Annexe 13.) et à un début d'article, s'est intéressée à la survie de plantules de hêtre et de sapin transplantées à la montagne de Lure (Alpes de Hautes-Provence).

Ces différents travaux m'ayant occupé une partie de l'esprit durant ces cinq dernières années, il y sera fréquemment fait référence dans la thèse.

ix. La thèse

Mon sujet de thèse a évolué au cours du temps. La lecture du poster présenté aux journées doctorants du département EFPA de l'INRA en septembre 2008 (Annexe 10.) donne une idée de ce qu'il était au début de la thèse.

Sommaire

Chapitre I :Introduction.....	7
Chapitre II :Concepts et définitions.....	9
Partie I. Définition de la plasticité phénotypique et des concepts associés.....	9
1. Définition de la plasticité phénotypique.....	9
2. Quantification de la plasticité phénotypique : la norme de réaction et les indices de plasticité.....	11
3. Concepts associés à la plasticité phénotypique.....	11
4. Les différents types de plasticité phénotypique.....	12
5. Plasticité phénotypique et adaptation.....	13
Partie II. Concepts liés à l'architecture des plantes.....	14
1. Les différents niveaux d'organisations de l'architecture des plantes.....	14
2. Concept de gradient morphogénétique et d'âge physiologique.....	19
Chapitre III :Problématique et enjeux de la thèse.....	25
Partie I. Comment étudier l'effet du changement climatique sur les arbres.....	25
1. Approches expérimentales.....	25
2. Approches observationnelles.....	25
Partie II. Problématique de la thèse.....	26
Partie III. Enjeux associés à ce travail.....	27
Chapitre IV :Matériel et méthodes.....	29
Partie I. Généralités sur le sapin.....	29
Partie II. Sites d'étude.....	30
1. Le Mont Ventoux.....	30
2. Pépinière d'Aix-Les-Milles les Milles.....	32
Partie III. Méthodes de mesure.....	33
1. Du temps : lecture a posteriori de la croissance.....	33
2. Des traits.....	40
3. De l'environnement.....	41
4. Jeux de données acquis : Ventoux.....	42
5. Jeux de données acquis : pépinière d'Aix-Les-Milles.....	45
Partie IV. Utilisation des données.....	46
1. Du terrain au MTG.....	46
2. Extractions.....	47
3. Reconstruction 3D et simulation de l'interception lumineuse.....	47
Partie V. Quelques méthodes d'analyses utilisées.....	49
1. Modèles linéaires.....	50
2. Modèles à effet aléatoire (R-package lme4).....	51
3. Régression PLS (R-package pls).....	52
4. Classification non supervisée des trajectoires (R-package kml).....	52
5. Semi-chaînes de Markov cachées (Hidden Semi-Markov Chains, HSMC).....	53
6. Autres méthodes exploratoires.....	54
Chapitre V :Le développement in situ du sapin.....	56
Partie I. Résultats introductifs.....	57
Partie II. Résultats : développement des jeunes arbres au Mont Ventoux.....	58
1. Expression des premiers axes latéraux.....	58
2. Développement des axes latéraux.....	67
Partie III. Résultats : de l'arbre jeune à l'arbre adulte.....	74
1. Développement du tronc.....	74
2. Développement des axes plagiotropes.....	75
3. Mise en place des axes différés.....	80

4. Croissance secondaire du tronc.....	83
Partie IV. Résultat : discrétisation des gradients et synthèse.....	85
Partie V. Discussion : développement du sapin, approche multi-échelle et âge physiologique des méristèmes.....	93
1. Développement architectural du sapin : de la plantule à l'expression de la sexualité.....	93
2. Changement d'échelle d'observation : de la pousse annuelle à l'arbre entier.....	101
3. Retour sur le concept d'âge physiologique des méristèmes.....	105
Chapitre VI : Variabilité phénotypique en lien avec l'environnement lumineux.....	116
Partie I. Résultats : variabilité de l'architecture en lien avec l'environnement lumineux, approche in situ.....	116
1. Développement de l'arbre.....	117
2. Modifications de la stratégie d'allocation.....	120
3. Synthèse des résultats in-situ.....	123
Partie II. Résultats : variabilité de l'architecture en lien avec l'environnement lumineux, approche ex-situ.....	123
1. Relations entre lumière, architecture et croissance de l'arbre.....	124
Partie III. Discussion : variabilité phénotypique, plasticité de l'architecture et lien avec le fonctionnement.....	130
1. In situ : Plasticité du développement.....	130
2. In situ : Variabilité des traits indépendante de la trajectoire de développement.....	133
3. Ex situ : Développement, plasticité du développement et plasticité active.....	135
4. Ex situ : conséquences fonctionnelles et adaptatives.....	136
5. Bilan : rétro-contrôles croissance-architecture et lumière.....	138
Chapitre VII : Réponse plastique au climat et variabilité en lien avec l'altitude.....	140
Partie I. Résultats : Lien entre l'altitude et la variabilité du développement de l'arbre et de la structure des pousses annuelles.....	141
Partie II. Résultats : Effet de année sur la structure des pousses annuelles et la croissance secondaire.....	142
1. Altitude et fluctuations inter-annuelles de structure des pousses annuelles et de la croissance secondaire.....	143
2. Effet de la pluviométrie et la température sur la croissance primaire et secondaire.....	147
Partie III. Discussion : effet du climat et de l'altitude sur le sapin.....	153
1. Effets de la température et de la pluviométrie sur la structure des pousses annuelles.....	153
2. Cohérence et originalité des réponses de chaque trait.....	156
3. Plasticité de la longueur de pousses annuelles en lien avec les gradients morphogénétiques.....	158
Chapitre VIII : Retour sur les méthodes mises en œuvre.....	160
Partie I. Choix de l'espèce.....	160
Partie II. Protocole d'échantillonnage et de mesure (Ventoux).....	160
1. Échantillonnage des individus.....	160
2. Échantillonnage des axes.....	161
3. Mesures architecturales.....	162
4. Mesures de l'environnement.....	162
Partie III. Analyses de l'architecture.....	162
Partie IV. Analyses du lien avec l'environnement.....	163
1. Ex-situ, simulation de l'interception lumineuse.....	163
2. In Situ, analyse de l'effet de l'environnement lumineux et de l'altitude.....	164
3. In Situ, analyse de l'effet du climat.....	164
Chapitre IX : Discussion générale.....	166
Partie I. L'approche quantitative en architecture des plantes.....	166
1. Décomposition des phénomènes sous-jacents à l'âge physiologique s.l.....	166
2. Âge et efficacité physiologique, une vision proximale de l'architecture.....	166
Partie II. Apport de l'approche architecturale à l'étude de la variabilité phénotypique.....	168
1. Effet de la valeur moyenne sur la variabilité.....	168

2. <i>Amélioration des protocoles de mesures des traits fonctionnels</i>	169
Partie III. Variabilité phénotypique, plasticité phénotypique, architecture et plasticité architecturale.....	169
1. <i>Traits architecturaux et architecturé</i>	169
2. <i>Plasticité du développement architectural</i>	170
3. <i>L'interaction environnement x développement de l'arbre</i>	172
4. <i>Plasticité active de l'architecture</i>	173
5. <i>Plasticité architecturale</i>	173
Partie IV. Prédire les conséquences des changements climatiques.....	174
1. <i>Apport de l'étude du climat</i>	174
2. <i>Apport du gradient altitudinal</i>	175
3. <i>Avenir du sapin au mont Ventoux</i>	175
Conclusion et perspectives	177
Partie I. Conclusion.....	177
Partie II. Perspectives.....	178
1. <i>Spécifiques</i>	178
2. <i>Générales</i>	178
Bibliographie	179
Annexes	191

Chapitre I : Introduction

L'alimentation, la biodiversité et les changements globaux sont parmi les grands enjeux qui intéressent la recherche scientifique, notamment dans le domaine de la biologie végétale. Mieux comprendre les liens entre plante et environnement, est devenu un enjeu d'autant plus crucial que l'Homme commence à réaliser l'impact qu'il a sur les milieux naturels : changements climatiques, invasions biologiques, déforestation ... Toutefois, il reste difficile aujourd'hui d'en appréhender les effets réels et encore plus d'en prédire les conséquences (Parmesan et Yohe 2003).

Les organismes vivants ont trois moyens complémentaires de répondre à des modifications défavorables de leur environnement (Thuiller *et al.* 2005) : fuir (migration), changer (adaptation) et faire avec (plasticité phénotypique) ; tandis que pour une modification favorable de l'environnement, l'organisme pourra profiter de cette modification à la fois à travers l'adaptation et la plasticité phénotypique. Dans le cas de changements climatiques rapides, comme cela est prédit par les modèles climatiques, la plasticité phénotypique semble devoir jouer un rôle prépondérant, en particulier pour des organismes fixés comme les plantes (Nicotra *et al.* 2010).

Ces réponses plastiques peuvent être associées à des changements de comportement, de physiologie, de forme, de croissance, de traits d'histoire de vie et de démographie (Miner *et al.* 2005). Ces changements ont des conséquences à l'échelle de la population (Schmitz *et al.* 2003), de la communauté (Berg et Ellers 2010) et du fonctionnement des écosystèmes (Miner *et al.* 2005). Bien que ces différents phénomènes agissent déjà aujourd'hui, leur diversité et leur complexité rendent difficile la prédiction des conséquences des changements climatiques sur les plantes. Bien que les plantes soient à la base du cycle du carbone, du moins au niveau terrestre, il est actuellement impossible de prédire si leur réponse aura un effet régulateur ou amplificateur sur l'enrichissement de l'atmosphère en carbone (Bonan 2008), ou sur l'occurrence d'invasions biologiques (Hulme 2008), deux des causes des changements globaux.

La plasticité phénotypique est donc au centre des préoccupations environnementales actuelles. De plus, elle est soupçonnée être une des origines de la diversité actuelle (West-Eberhard 1989, 2005).

Pour les plantes à long cycle de vie comme les arbres, la plasticité phénotypique sera d'autant plus importante que ce sont les arbres d'aujourd'hui qui subiront ce changement climatique (Thuiller *et al.* 2005) D'autant plus que les arbres mettent un certain nombre d'années avant d'être capable de se reproduire.

Pour les arbres, c'est la réponse plastique à l'environnement lumineux qui a été la plus étudiée (Goulet *et al.* 2000; Delagrange *et al.* 2004; Kunstler *et al.* 2005; Stancioiu et O'Hara 2006;

Sanchez-Gomez *et al.* 2006b; Petritan *et al.* 2009). En effet la lumière est souvent un facteur limitant la croissance en milieu forestier. Certains auteurs ont montré que la réponse des arbres aux autres facteurs de l'environnement dépendait de l'environnement lumineux (Holmgren 2000; Sack et Grubb 2002; Sack *et al.* 2003).

Étudier la plasticité phénotypique suppose de prendre en compte plusieurs traits, d'identifier leur variations, leur covariations et leurs liens avec le succès de l'organisme (Nicoitra *et al.* 2010). L'étude de la plasticité phénotypique se rapproche donc de l'étude, plus fondamentale, de la compréhension du développement et du fonctionnement des plantes. Du fait de leurs dimensions spatiale et temporelle, les arbres ne sont pas les organismes les plus simples à étudier.

Les arbres sont l'exemple même du développement itératif des plantes (Hallé 2004), la pérennité de leur structure permettant de l'observer *a posteriori* (Barthélémy et Caraglio 2007). Étudier les arbres expose à deux difficultés majeures : (i) leur durée de vie, ce qui focalise de nombreuses études sur un stade particulier : les plantules en expérimental (Sanchez-Gomez *et al.* 2006b par exemple) ou l'arbre adulte *in-situ* (Bréda *et al.* 2006 par exemple) et (ii) la taille et la complexité de leur structure, qui est souvent résumée par une hauteur (Koch *et al.* 2004) ou un diamètre à 1,30 m (Ter-Mikaelian 1997).

L'approche architecturale, développée depuis les années 70 (Hallé et Oldeman 1970), propose un cadre d'étude pour appréhender la complexité de la structure et ainsi mieux comprendre le développement des plantes, en particulier les arbres. Cela repose sur l'identification *a posteriori* de la croissance modulaire et itérative des plantes, ce qui permet ensuite d'en comprendre la structuration dans l'espace et le temps (Barthélémy et Caraglio 2007). Il en ressort que la dimension et l'organisation des différentes entités de la plante sont fortement structurées à la fois par le développement et la structure. Cela a mené à l'émergence, entre autres, des concepts de diagramme architectural (Edelin 1977), d'unité architecturale (Barthélémy 1991), de gradient morphogénétique et d'âge physiologique des méristèmes (Barthélémy *et al.* 1997), voir également Chapitre II :Partie II. . Cette approche s'est notamment révélée pertinente lors de l'étude de la variabilité intra- et inter-spécifique du phénotype de différentes provenances et espèces de cèdres, en lien avec leur aire d'origine (Sabatier *et al.* 2003). De plus, l'expertise botanique qui est associée à l'approche architecturale intègre souvent l'étude des liens de causalité entre traits (Sabatier et Barthélémy 1999; Cochard *et al.* 2005).

Il nous a donc semblé pertinent de voir en quoi l'approche architecturale permet d'apporter des nouveaux éléments de compréhension, de la réponse plastique des arbres, notamment dans le contexte du changement climatique.

Chapitre II : Concepts et définitions

Ce chapitre propose de donner au lecteur un certain nombre d'éléments conceptuels utiles à la compréhension de cette thèse soit à propos de la plasticité phénotypique et des concepts associés, soit à propos des concepts liés à l'architecture des plantes et l'âge physiologique des méristèmes.

Partie I. Définition de la plasticité phénotypique et des concepts associés

Tout organisme est le résultat de l'interaction entre son patrimoine génétique et les effets de l'environnement dans lequel il se développe. On nomme phénotype ce résultat, par opposition au génotype qui est le patrimoine génétique de l'organisme.

Le succès de cet organisme dépend fortement de l'adéquation de son phénotype avec son environnement. Cette adéquation peut être le résultat de la sélection naturelle : les génotypes présentant le phénotype le plus adapté ont plus de chance de transmettre leurs gènes aux générations suivantes. Toutefois, l'environnement n'étant pas invariant, les génotypes sont amenés à produire des phénotypes différents selon l'environnement (*i.e.* plasticité phénotypique).

Dans le contexte actuel de changements environnementaux rapides, la plasticité phénotypique est identifiée au même titre que la migration et l'adaptation, comme étant un élément crucial pour comprendre les conséquences des changements globaux sur les plantes (Nicotra *et al.* 2010).

À travers la définition des termes associés à la plasticité phénotypique, des questionnements actuels à propos des différents types de plasticité sont introduits, ces différents types de plasticité ayant des implications assez différentes en écologie, notamment évolutive.

1. Définition de la plasticité phénotypique

L'historique :

- (Bradshaw 1965): « *Plasticity is shown by a genotype when its expression is able to be altered by environmental influences* ».

Un organisme :

- (Via *et al.* 1995) : « *A change in the phenotype that depends on the environment* ».
- (Callahan *et al.* 1997) : « *The ability of an organism to alter its physiology, morphology or development in response to changes in its environment* ».
- (Agrawal 2001) : « *Phenotypic plasticity is the ability of an organism to express different phenotypes depending on the biotic or abiotic environment* ».
- (Novoplansky 2002) : « *The responses of organisms to environmental conditions or stimuli* ».

Plusieurs phénotypes :

- (Debat et David 2001) : « *[producing] different phenotypes in relation to some environmental parameter* ».
- (Miner et al. 2005) : « *the production of multiple phenotypes from a single genotype, depending on environmental conditions* ».
- (Richards et al. 2006) : « *the property of a genotype to express different phenotypes in different environments* ».
- (Valladares et al. 2006) : « *the capacity of a given genotype to render different phenotypic values for a given trait under different environmental condition* ».
- (Valladares et al. 2007) : « *the capacity of a given genotype to render different phenotypes under different environmental conditions* ».
- (Ghalambor et al. 2007) : « *the phenomenon of a genotype producing different phenotypes in response to different environmental conditions and is a ubiquitous aspect of organisms* »
- (Nicoltra et al. 2010) : « *The range of phenotypes a single genotype can express as a function of its environment* »

Variations phénotypiques :

- (Fallour-Rubio et al. 2009) : « *environmentally induced phenotypic variation of a given genotype* ».
- (Forde 2009) : « *defined as variation that is due to environmental effects* »

Deux grands types de définitions existent, d'un côté l'organisme qui réagit à une variation de l'environnement, de l'autre, des phénotypes différents issus d'environnements différents. Ces deux types de définitions correspondent à deux manières d'étudier la plasticité phénotypique : l'une étudie le phénotype d'un organisme avant et après une modification de son environnement (approche éco-physiologique/ temporelle/ longitudinale) lorsque l'autre compare le phénotype d'un organisme à celui d'un autre organisme ayant le même génotype mais vivant dans un environnement différent (approche écologique/ spatiale/ transversale).

«Variations phénotypiques» regroupe l'ensemble des approches rencontrées dans une formulation très statistique type « décomposition de la variance ».

La définition suivante, basée sur Fallour-Rubio et al. (2009), est proposée : *variations intra- et inter-organismes¹ du phénotype induites par l'environnement pour un génotype donné*. L'ajout de *intra et inter-organismes* permet d'inclure explicitement les deux types de définitions vues précédemment : des phénotypes dans des environnements différents et des variations temporelles du phénotype en lien avec une modification de l'environnement.

Cette définition permet également d'aborder les variations spatiales intra-organisme en lien

1 Le terme organisme a été choisi, plutôt qu'individu, car la définition d'un individu est souvent associée à un unique génotype (Ricardo 2002; Tuomi 2004). L'organisme correspond ici à une entité vivante qui forme une unité définie dans l'espace, l'ensemble de ses parties étant connectées anatomiquement, et le temps.

avec un environnement localement hétérogène (de Kroon *et al.* 2005; Kawamura 2010).

Notons enfin que la définition de Valladares *et al.* (2006) introduit explicitement l'idée que la plasticité phénotypique est étudiée à travers les traits et que parler de plasticité phénotypique sans préciser les traits en question reste un concept abstrait : dire qu'une espèce est plastique en réponse à l'environnement lumineux n'a aucun sens en tant que tel et laisse sous-entendre, à tort, que cette plasticité est quelque chose de bénéfique pour cette espèce (cf. Chapitre II :Partie I. 5.).

2. Quantification de la plasticité phénotypique : la norme de réaction et les indices de plasticité

La norme de réaction correspond à la courbe de réponse d'un trait (en ordonnée) à un gradient environnemental (en abscisse) comme étant une caractéristique du génotype (Pigliucci *et al.* 1995). Cette courbe n'étant pas forcément linéaire, il est apparu difficile de la caractériser, notamment dans le cas où seuls quelques points le long du gradient environnemental ont été étudiés (e.g. traitement expérimentaux), Valladares *et al.* (2006) proposent donc de quantifier la plasticité comme la gamme d'expression possible du trait, sachant le génotype et le gradient environnemental considéré. Ils proposent également que ces indices soient en relatif afin de faciliter les comparaisons ; voir Valladares *et al.* (Annexe 16.) pour les implications de ce passage en relatif.

Cette quantification suppose également de travailler à génotype constant le long du gradient environnemental, ce qui n'est pas toujours possible in-situ (cf. Chapitre III :Partie I.). Dans les faits, c'est souvent une plasticité moyenne qui est caractérisée : la norme de réaction n'est pas étudiée à génotype constant mais sur un ensemble de génotypes pour chaque point du gradient, on parle alors de courbes de réponse.

Ces approches font l'hypothèse que la variabilité génétique n'est pas structurée en fonction du gradient environnemental considéré (*i.e.* pas d'adaptation locale). En expérimentation, cela est facilement réalisable en répartissant les graines de manière aléatoire dans chaque modalité.

3. Concepts associés à la plasticité phénotypique

Dans les études du lien entre l'organisme et son environnement, d'autres concepts complémentaires à la plasticité phénotypique ressortent fréquemment.

La flexibilité correspond à une variation d'un trait induite par l'environnement qui serait réversible (Piersma et Drent 2003; Valladares *et al.* 2006). Ce concept reste assez peu utilisé de par l'ambiguïté du côté réversible.

La fixité correspond à l'absence de variation d'un trait bien que l'environnement change (Alpert et Simms 2002; Novoplansky 2002), c'est donc une plasticité nulle.

L'instabilité correspond à deux phénomènes selon l'échelle d'observation : (i) à l'échelle inter-individuelle, cela correspond à des différences entre réalisations d'un même génotype (*i.e.*

phénotypes) qui sont dans des environnements identiques ; (ii) à l'échelle intra-individuelle cela correspond à des variations qui ne sont pas induites par l'environnement (Alpert et Simms 2002; Forde 2009). Avec un environnement parfaitement caractérisé, cela doit être vu comme la conséquence de la stochasticité (e.g. mouvement brownien des molécules d'eau). Mais cela est souvent associé à des variations environnementales non-observées qui ont un effet sur les phénotypes (i.e. plasticité). Le concept d'instabilité est souvent remplacé par le concept d'asymétrie, notamment chez les animaux, par exemple des différences de forme d'ailes entre le côté gauche et droit chez la drosophile (Scheiner *et al.* 1991).

L'acclimatation correspond à une réponse plastique qui augmente la capacité de l'organisme à gérer une modification de l'environnement : c'est donc de la plasticité phénotypique adaptative (cf. Chapitre II :Partie I. 5.).

La canalisation ne se situe pas exactement au même niveau que les autres termes. C'est plutôt un processus qui expliquerait la fixité d'un trait alors qu'il est lié à des traits plastiques et/ou instables (Debat et David 2001).

4. Les différents types de plasticité phénotypique

Au fil des études sur la plasticité phénotypique, différentes catégories de plasticité ont été définies :

La plasticité du développement : chez les animaux, ce terme est utilisé pour toute modification du phénotype qui a lieu durant le développement (Piersma et Drent 2003), cela ayant lieu durant une période réduite du cycle de vie de l'organisme. Chez les plantes, du fait de leur développement continu, ce terme est plus restrictif et concerne uniquement les traits directement liés au développement (Novoplansky 2002), par exemple, l'âge à maturité.

Plasticité phénotypique réelle vs. apparente :

- (McConaughay et Coleman 1999) : « *Variable (i.e., plastic) biomass allocation patterns may result from either ontogenetic drift in biomass allocation patterns coupled with plasticity in growth rates ("apparent" plasticity in allocation) or plasticity in biomass allocation patterns themselves ("true" plasticity in allocation)* »
- (Weiner 2004) : « *Some of the plasticity in allocation reported in the literature turns out to be simply the result of size.[...]Allometric growth ('apparent plasticity')* »

Plasticité phénotypique active vs. passive :

- (van Kleunen et Fischer 2005) : « *Many phenotypic responses to environmental stress, however, may be the consequence of passive reductions in growth due to resource limitation [...] active plastic responses require a specific signal perception-transduction system allowing plants to respond by changing their development.* »
- (Kurashige et Callahan 2007) : « *active forms of plasticity (i.e. enhancements of phenotype-environment matching that improve fitness) than for passive forms of plasticity (i.e. inevitable growth or performance reductions detrimental to fitness)* »

La plasticité réelle vs. apparente et active vs. passive. L'idée est de prendre en compte un effet taille/ontogénie ou ressource disponible dans les variations phénotypiques observées, la plasticité apparente (taille) ou passive (ressource). L'hypothèse étant faite que ces traits sont fortement liés aux autres et vont donc structurer la majorité des variations observées. Par exemple, il est probable que des conditions limitant l'assimilation carbonée induisent une réduction du nombre et la taille des organes.

Les variations sortant de ces corrélations phénotypiques (*i.e.* modification des corrélations phénotypiques) étant vues, respectivement, comme réelles (taille) ou actives (ressource)².

5. Plasticité phénotypique et adaptation

Plasticité phénotypique adaptative vs. mal-adaptative :

- (Debat et David 2001) : « *A set of processes historically selected to produce different phenotypes in relation to some environmental parameter.* »
- (Ghalambor *et al.* 2007) : « *Phenotypic plasticity is a property of an individual or genotype that may be adaptive, maladaptive or neutral with regard to an individual's fitness* »
- (Kurashige et Callahan 2007) : « *active forms of plasticity (i.e. enhancements of phenotype-environment matching that improve fitness) than for passive forms of plasticity (i.e. inevitable growth or performance reductions detrimental to fitness)* » .

Une réponse plastique est dite adaptative si elle augmente la valeur sélective d'un organisme, par rapport à un organisme ne présentant pas cette réponse (*i.e.* valeur d'un trait plus proche de l'optimal).

Généralement, la plasticité phénotypique est considérée comme une adaptation à des environnements hétérogènes spatialement et temporellement. Cela rejoint l'opposition, en écologie, entre des espèces généralistes et spécialistes. C'est pour ce lien entre plasticité phénotypique et aire de répartition que les études sur la plasticité phénotypique sont considérées comme cruciales dans le contexte actuel des changements climatiques (Nicotra *et al.* 2010).

Toutefois, comme le soulignent Kurashige et Callahan (2007), une réponse plastique n'est pas forcément adaptative, en particulier pour la part passive ou apparente de la plasticité (*e.g.* réduction de croissance du fait de ressources limitantes). Sanchez-Gomez *et al.* (2006b) ont montré, sur des plantules de chêne et de pin, que l'espèce la plus plastique en terme de RGR (Relative Growth Rate) était aussi celle qui survivait le moins bien. Ce sont plutôt les plasticités actives ou réelles qui correspondent à une réponse plastique adaptative sans que cela soit non plus systématique (Valladares *et al.* 2007).

De manière ultime, la plasticité phénotypique adaptative doit permettre de « fixer » la survie de l'organisme (*i.e.* maintenir ce trait à l'état vivant) et de maximiser sa production végétative et

² Le recouvrement entre les deux oppositions étant fort, seule l'opposition active/passive, plus imagée, sera citée par la suite.

reproductive. Par opposition, on s'attend à ce que les traits impliqués dans la viabilité et la reproduction de l'organisme soient fortement canalisés (e.g. formes florales).

Par ailleurs, Forde (2009) propose que l'instabilité du développement racinaire soit une adaptation pour explorer/exploiter un milieu hétérogène.

Partie II. Concepts liés à l'architecture des plantes

L'étude de l'architecture des plantes a commencé dans les années 70, avec les travaux précurseurs de Hallé et collaborateurs (Hallé et Oldeman 1970; Hallé *et al.* 1978). Celle-ci consiste aujourd'hui en l'étude du développement des plantes à différentes échelles, qui sont présentées ici avec un niveau croissant d'intégration.

1. Les différents niveaux d'organisations de l'architecture des plantes

Seules les composantes de l'architecture aérienne des plantes vasculaires sont présentées ici, toutefois un certain nombre des concepts identifiés sur l'architecture aérienne ont été transposés à l'architecture racinaire (Atger 1992; Atger et Édelin 1994a; b; Jourdan et Rey 1997; Charles-Dominique *et al.* 2009) et à l'architecture corallienne (Dauget 1991). Les notions abordées ici sont présentées de manière très complète dans Barthélémy et Caraglio (2007) (les illustrations utilisées ici sont issues de cet article).

i. Méristème apical caulinaire végétatif

L'ensemble des tissus des plantes vasculaires sont mis en place par des méristèmes : des pôles de divisions et de différenciations cellulaires (Long et Barton 2000). Ces méristèmes se répartissent en deux types : méristèmes primaires ou secondaires selon qu'ils participent à la mise en place de nouvelles structures ou à l'élargissement de structures existantes, et caulinaires ou racinaires selon leurs origines. Les méristèmes primaires peuvent être distingués en méristèmes apicaux ou axillaires selon leur disposition ; et floraux ou végétatifs selon leur devenir.

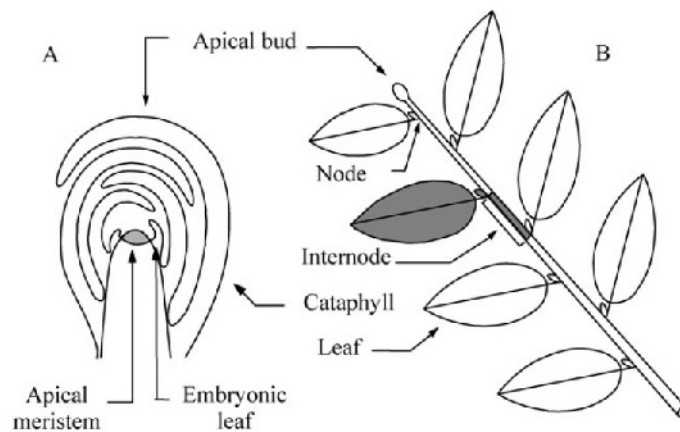


FIG. 1. Shoot apex (A) and stem (B) organization. Each leafy axis (B) ends in an apical meristem frequently protected in an apical bud (A). Each stem comprises a succession of metamers, i.e. the set composed by (1) one internode, (2) the node (i.e. insertion point of the leaves on a stem) located at its tip and (3) the corresponding one or several leaves and associated lateral buds (in grey on A; White, 1979; Caraglio and Barthélémy, 1997).

Figure II-1: D'après Barthélémy et Caraglio, 2007

Dans les parties suivantes, il sera principalement traité de la production du méristème caulinaire végétatif. C'est ce méristème qui met en place les métamères constituant les tiges : Entre-Nœuds (EN), feuilles et méristèmes axillaires (Figure II-1). Ce méristème est constitué d'un dôme de cellules en division produisant des ébauches foliaires (*i.e.* l'organogénèse) qui, au cours de leurs maturations, vont être séparées par des EN, et présenter à la base des feuilles un ou plusieurs méristèmes axillaires pouvant rester dormants. Par la suite, l'EN et la feuille s'allongeront, principalement par l'augmentation de taille des cellules initiées durant la phase d'organogénèse (Ripetti *et al.* 2008).

La disposition relative des ébauches foliaires sur le dôme méristématique se traduit ensuite par l'insertion régulière des feuilles le long des tiges (*i.e.* la phyllotaxie).

Sans entrer dans les détails, l'évolution des plantes est à l'origine de la réutilisation et de la déformation de ces organes de base pour des usages divers et variés : accrochage, protection contre les prédateurs, attraction des pollinisateurs ...

ii. Unité de croissance et pousse annuelle

Le méristème apical fonctionne rarement en continu sur l'ensemble du cycle de vie de la plante. Les métamères sont souvent mis en place de manière discontinue : on parle alors d'unité de morphogénèse comme étant l'ensemble des métamères initiés durant la même vague d'organogénèse par un même méristème apical. Et on parle d'Unité de Croissance (UC) comme étant l'ensemble des métamères s'étant allongé durant une période de croissance ininterrompue. Chez les plantes tempérées, les pauses entre deux périodes de croissance sont souvent

marquées par la mise en place d'un bourgeon protecteur constitué de feuilles écailleuses portées par des EN très courts.

Au sein d'une UC, les propriétés des métamères successifs changent : les métamères des extrémités présentent souvent des feuilles réduites ou transformées (e.g. les écailles des bourgeons). De même, la présence de productions latérales végétatives ou florales est bien souvent associée à une zone de l'UC particulière (Heuret *et al.* 2003).

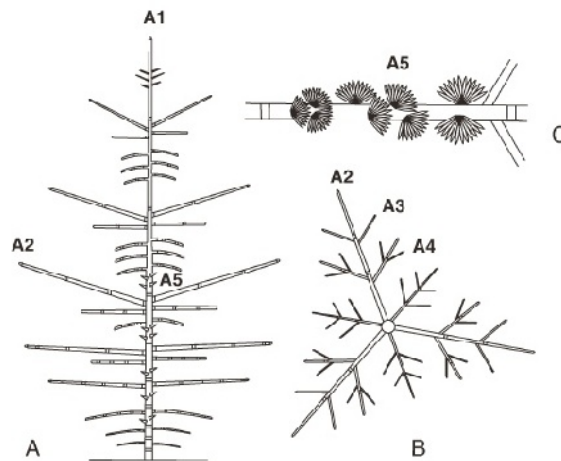
On nomme Pousse Annuelle (PA) l'ensemble des métamères mis en place par un méristème apical au cours d'une même année de croissance. Selon le nombre d'UC constituant la PA on parlera de PA monocyclique ou polycyclique ; les PA polycycliques présentant des UC successives pouvant plus (Sabatier *et al.* 2003) ou moins (Nicolini *et al.* 2000; Heuret *et al.* 2000) se ressembler.

iii. Axe et ramification

Les axes caulinaires des plantes sont constitués d'une succession d'UC. On parle d'axe monopodial ou sympodial selon que la construction de l'axe est due à un seul méristème apical ou non : le méristème apical peut arrêter de fonctionner et la croissance de l'axe sera relayée par un méristème axillaire. La direction de croissance de l'axe est alors conservée. Toutefois, le méristème axillaire peut se développer sans que l'axe porteur arrête son développement, un nouvel axe apparaît alors et va complexifier la structure de la plante, on parle d'axes latéraux.

On parlera de ramification immédiate ou différée, selon que le méristème axillaire se développe, ou non, durant la même phase de croissance que son porteur et de ramification séquentielle ou traumatique, selon que la ramification se fait « naturellement » ou en réponse à une perturbation.

Les plantes pérennes, notamment ligneuses (arbres, buissons, ...) présentent souvent un nombre important d'axes. Depuis les travaux précurseurs d'Édelin (1977), un contexte pertinent d'analyse de ces axes a pu être mis en place. En effet, les propriétés des axes porteurs et portés sont rarement identiques. L'ensemble des axes d'une plante peut être regroupé en un nombre fini de « catégories d'axes » souvent homogènes au sein d'une population d'individus (Figure II-2). Les distinctions entre catégories d'axes sont souvent faites sur la base de critères morphologiques.



Trunk (A1)	Branches (A2)	Branchlets (A3)	Twigs (A4)	Brachyblasts (A5)
Indeterminate growth	Long term determinate growth	Long term determinate growth	Medium term determinate growth	Short term determinate growth
Rhythmic growth	Rhythmic growth	Rhythmic growth	Rhythmic growth	Rhythmic growth
Vertical growth direction	Horizontal to slanted growth direction	Horizontal growth direction	No precise growth direction	No precise growth direction
Rhythmic delayed and immediate branching	Rhythmic delayed and immediate branching	Rhythmic delayed and immediate branching	Rhythmic delayed branching	Unbranched
No reproductive structures	No reproductive structures	No reproductive structures	No reproductive structures	Terminal male or female cones
Spiral phyllotaxis	Spiral phyllotaxis	Spiral phyllotaxis	Spiral phyllotaxis	Spiral phyllotaxis

FIG. 17. The architectural unit of *Cedrus atlantica* (Pinaceae) is composed of five axis categories (A1 to A5). (A) Diagrammatic representation of the tree (view in elevation) representing the relative position of main axis categories; (B) diagrammatic representation of a tier of branches (view from above); (C): diagram of a twig annual shoot bearing several short shoots. The break symbol indicates the limit between two successive annual shoots (from Sabatier and Barthélémy, 1999). The table summarizes the morphological features of all axis categories.

Figure II-2: D'après Sabatier et Barthélémy, 1999 (in Barthélémy et Caraglio, 2007)

Plus les catégories d'axes sont différentes les unes des autres, plus leur spécialisation est forte, chaque catégorie d'axe assurant des fonctions différentes au sein de la plante. Pour prendre un exemple simple comme le *Ginkgo biloba* L. (Del Tredici 1991) : le tronc a pour fonction d'explorer verticalement le milieu, tandis que les branches ont pour fonction d'explorer le milieu de manière horizontale, enfin les rameaux courts ont pour fonction d'assurer l'exploitation du milieu (assimilation carbonée) et la reproduction. Cette spécialisation se retrouve à travers la direction de croissance de l'axe, sa durée de vie, l'allongement de ses entre-nœuds et l'allocation relative dans les feuilles par rapport aux entre-nœuds.

Le processus de ramification est donc associé au phénomène de différenciation des axes : plus un axe sera périphérique, plus il sera « différencié » et aura tendance à avoir des dimensions réduites et une spécialisation forte (e.g. exploitation des ressources). Le concept de différenciation sous-entend qu'un axe peu différencié sera plus polyvalent en terme de potentiel d'expression que

ne le sera un axe très différencié qui sera très spécialisé dans une expression particulière sans possibilité d'exprimer autre chose.

Les différentes catégories d'axes sont agencées de manière très précise au sein de la structure et au cours du développement de l'arbre. Ce qui a mené au concept d'unité architecturale, (Edelin 1977; Barthélémy 1988, 1991), qui intègre l'ensemble des catégories d'axes de l'individu, ainsi que leur agencement spatio-temporel (Figure II-2).

Dans ce cadre, il a été montré qu'une plante très jeune ne présente pas l'ensemble des catégories d'axes qu'elle est capable d'exprimer. Elle ne possède que le tronc et quelques rameaux courts qui ressemblent fortement aux structures les plus périphériques de l'individu plus âgé exprimant son unité architecturale. À l'exception du tronc, les plantes commencent souvent par mettre en place les axes les plus différenciés, les axes moins différenciés apparaissant par la suite. On parle du phénomène d'intercalation (cf. A5 portés par le tronc de la plantule Figure II-2), car ces catégories d'axes intermédiaire « s'intercalent » entre le tronc et les rameaux courts au cours du développement (Edelin 1977; Barthélémy 1991).

Bien qu'on associe fréquemment l'expression d'un axe latéral à la mise en place d'une catégorie d'axe plus périphérique, cela n'est pas systématique, par exemple la mise en place de la fourche chez certains arbres (Nicolini et Caraglio 1994; Sabatier 1999), est associée à l'expression d'un axe porté possédant les mêmes caractéristiques que son porteur, ici le tronc. On parle alors de réitération totale séquentielle (Oldeman 1974). La réitération totale inclut également l'expression de structures peu différenciées sur des axes différenciés (e.g. tronc sur branche).

iv. Schéma évolutif sous-jacent à la modularité

Comme cela a été montré dans les parties précédentes, les plantes peuvent être vues comme un ensemble de modules présentant une structure élémentaire identique mais adapté à des fonctions différentes, et ce à plusieurs échelles imbriquées.

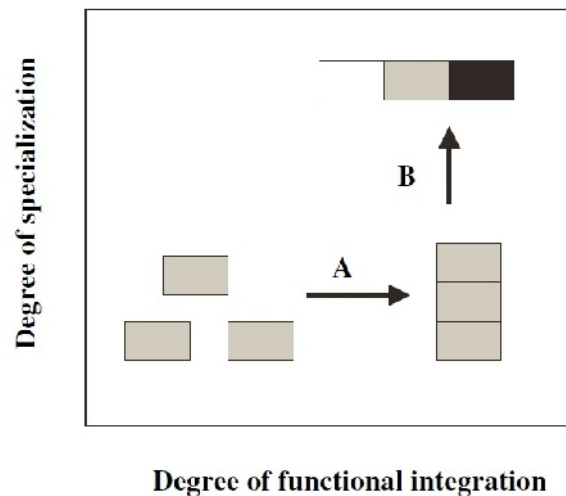


Fig. 1 Two basic steps in the evolution of individuality: (a) physical and/or functional integration of the lower-level units into a more inclusive, higher-level unit, and (b) their gradual specialization to different functions so that there is division of labour within the higher-level unit. The degree of individuality of the higher-level unit increases towards the upper right corner.

Figure II-3: D'après Tuomi 2004

Cet agencement peut facilement être rapproché du schéma évolutif duplication/spécialisation présenté par (Tuomi 2004) et identifié comme relativement générique en biologie évolutive (Wagner *et al.* 2007). Dans un premier temps, le module est dupliqué puis fonctionnellement intégré aux autres (*e.g.* la succession des métamères le long d'une UC). On peut imaginer que cela apporte un avantage évolutif notamment en terme d'acquisition des ressources. Par la suite, la présence en plusieurs exemplaires du même module facilite la possibilité que certains modules puisse se spécialiser dans une autre fonction bénéfique à l'ensemble de l'organisme (flèche B), par exemple la spécialisation de certains métamères dans la protection du bourgeon n'est possible que parce que d'autres métamères conservent leur fonction assimilatrice.

Ce nouvel ensemble de modules spécialisés peut lui-même devenir une brique élémentaire dans un nouveau schéma de duplication/spécialisation à une échelle supérieure (*e.g.* entre UC).

2. Concept de gradient morphogénétique et d'âge physiologique

i. Structuration spatio-temporelle des PA

Au cours du développement des axes, les propriétés des PA successives qui forment les axes changent : on parle de trajectoires de croissance (Yagi 2009). L'observation attentive de ces trajectoires a permis de mettre en évidence des tendances fortes, prédictibles et plutôt génériques nommées gradients morphogénétiques (Barthélémy et Caraglio 2007). Ces changements graduels sont souvent visibles sur un ensemble de traits morphologiques fortement corrélés entre-eux (*i.e.*

« variational module » *sensu* (Wagner *et al.* 2007).

Les PA du tronc ont tendance à être de plus en plus grandes (*i.e.* longues, larges et plus ramifiées) au fur et à mesure du développement de l'arbre. Cela correspond à l'effet de base (Barthélémy et Caraglio 2007) ou encore à la phase d'établissement des forestiers ((Wright *et al.* 2000).

Pour les branches, les PA successives ont tendance à être de plus en plus petites (courtes, fines et moins ramifiées) le long de l'axe. On parle de « dérive » (Barthélémy *et al.* 1997).

Pour reprendre la terminologie des catégories d'axes : les PA des axes autres que le tronc ont tendance à être de plus en plus différenciées au fur et à mesure que l'axe se développe. Tandis que le tronc commence par dé-différencier ses PA (effet de base) puis dans un second temps à les différencier de plus en plus. Ce concept se rapproche par certains aspects du concept de mouvement morphogénétique qui a surtout été identifié au niveau du métamère (Lauri 1988).

C'est l'identification de ces gradients en lien avec les autres concepts vu précédemment, qui a permis l'émergence du concept d'âge physiologique des méristèmes (Barthélémy *et al.* 1997; Barthélémy et Caraglio 2007). Celui-ci classe l'ensemble des productions des méristèmes apicaux végétatifs en fonction de leurs productions³. Ce classement se rapproche d'un gradient de différenciation qui intègre à la fois les gradients morphogénétiques et les changements de propriétés liés à la ramification (Figure II-4).

3 Définition exacte : « L'ensemble des valeurs des caractéristiques biologiques d'une entité élémentaire (métamère, unité de croissance, pousse annuelle, module, axe), au moment de sa formation, permet ainsi de définir, a posteriori, l'âge physiologique du méristème qui l'a édifiée. » Barthélémy *et al.* 1997.

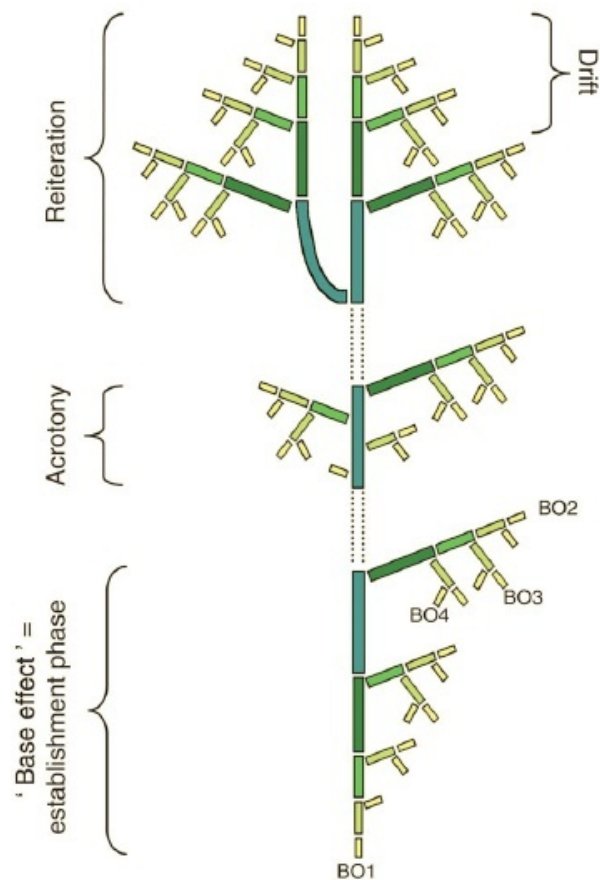


FIG. 30. Morphogenetic gradients and physiological age of meristems (after Barthélémy *et al.*, 1997a). Theoretical and diagrammatic representation of the distribution of elementary botanical entities with similar characteristics (i.e. presenting the same 'physiological age' and represented by the same size and colour rectangle on the diagram) according to some main morphogenetic gradients very commonly observed in seed plants: for the initial structure and reiterated complexes four 'branching orders' (BO1–BO4), BO1 representing the main axis; 'base effect' is a gradient linked to the 'establishment growth phase' of any plant grown from seed; 'acrotony', with increasing acropetal gradient of vigour of lateral axes, is a common feature of the annual shoots and growth units of most rhythmically growing trees; 'drift' is a general feature linked with axis ageing; sequential 'reiteration', in this case, represented by the automatic duplication of the sequence of development and associated gradients of the main axis by another axis.

Figure II-4: D'après Barthélémy & Caraglio, 2007

L'hypothèse est que l'on peut rapprocher les propriétés des PA du jeune tronc (très différenciées), des propriétés des PA mises en place par le tronc et les branches âgées.

Un âge physiologique jeune correspond à une PA peu différenciée (figuré bleu foncé sur la Figure II-4) avec une vigueur importante et un âge physiologique âgé correspond à une PA très différenciée (en jaune clair sur la Figure II-4) avec une vigueur faible.

Les auteurs indiquent bien que ce classement nécessite une approche multivariée : par exemple, les PA monocycliques pouvant se trouver parmi les PA peu différenciées ou parmi les PA très différenciées. Par contre, si on combine ce trait avec la longueur, le nombre d'axes latéraux et

la présence de sexualité mâle, l'ambiguïté disparaît (Figure II-5).

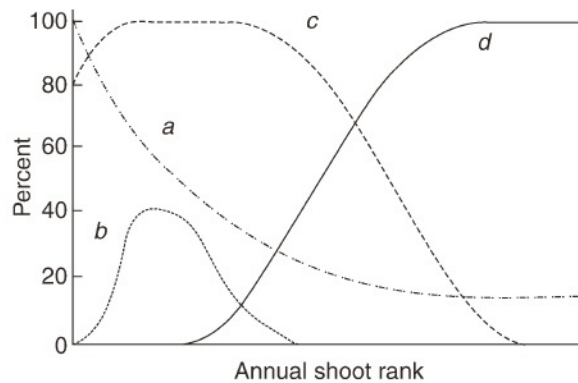


FIG. 32. Diagrammatic representation of trends in the value of some morphological parameters according to annual shoot rank of successive annual shoots of branches borne on the same ontogenetical age parent shoots of the main stem of a set of 22-year-old dominant to co-dominant *Pinus pinaster* individuals grown on a same stand in the south-west of France (unpublished data; Coudurier *et al.*, 1995; Heuret *et al.*, 2006), where *a* is the mean annual shoot length (in percentage of maximum length), *b* is the percentage of polycyclic shoots, *c* is the percentage of branched shoots, and *d* is the percentage of shoots with male cones. For each shoot rank the particular combination of the value of the morphological parameters allows a strict characterization of the physiological age of meristem activity that produced it.

Figure II-5: D'après Barthélémy & Caraglio, 2007

Bien que cela ne soit pas explicité dans l'article, le concept d'âge physiologique tel qu'il y est présenté permet d'intégrer le concept de catégorie d'axes (Figure II-6) : comme vu précédemment, plus une catégorie d'axes est différenciée plus ses PA le seront également. L'intérêt de l'âge physiologique est de considérer que la trajectoire de croissance des PA successives d'un axe suit ce même gradient de différenciation : la fin de vie d'un axe peu différencié ressemblera à la fin de vie d'un axe très différencié, ce dernier l'atteignant plus vite. Dans ce contexte, le phénomène de ramification peut être vu comme un saut vers une différenciation accrue, la réitération totale séquentielle, comme l'absence de différenciation et la réitération totale différée comme un saut en arrière (une dédifférenciation).

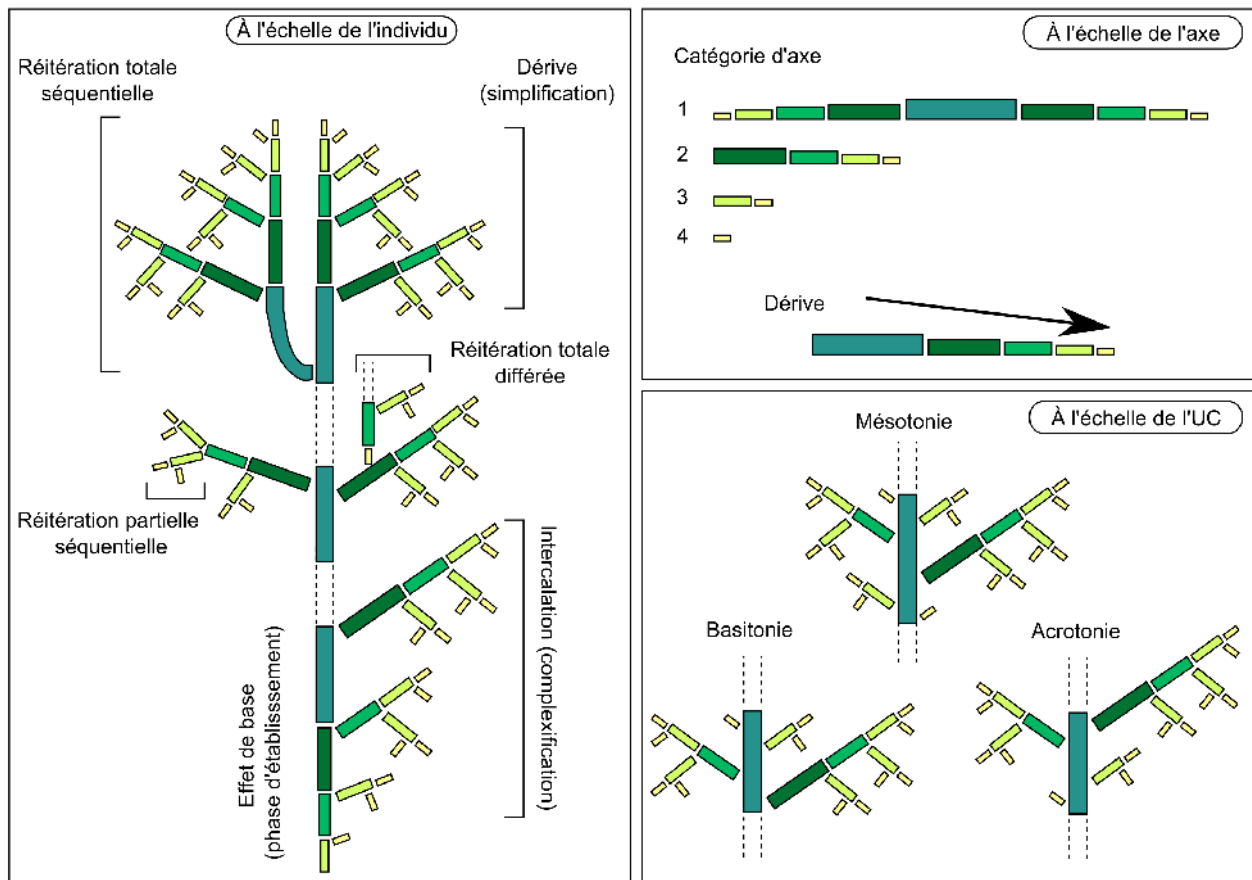


Figure II-6: Cette figure est modifiée de Barthélémy & Caraglio, 2007 (la version originale est proposée Figure II-4) afin d'intégrer l'ensemble des concepts pouvant être transposé dans le contexte de l'âge physiologique. Les concepts de basitonie et de mésotonie ne sont pas présentés dans le texte (voir Barthélémy & Caraglio, 2007). Pour rappel, cinq âges physiologiques sont représentés ici via le gradient de couleur.

Aujourd'hui, le concept d'âge physiologique des méristèmes semble donc être un paradigme pertinent pour étudier de manière intégrée les propriétés des PA et des axes mis en place au cours de la vie de la plante ET au sein de la structure. Toutefois, celui-ci reste surtout utilisé en modélisation, la réalité biologique du concept et ses implications restant trop peu étudiées (voir Chapitre II :Partie II. 2. ii.).

ii. Limites actuelles du concept

Comme présenté plus haut, le concept d'âge physiologique cherche à donner un âge physiologique à chaque PA, dans l'optique de pouvoir les ordonner les unes en fonction des autres, les PA d'âge physiologique proches devant partager un grand nombre de caractères par rapport à des PA présentant des différences d'âge physiologique importantes. De fait, dans Barthélémy et Caraglio, (2007), les PA de petites dimensions sont identifiées comme très différenciées, c'est-à-dire comme ayant un potentiel d'expression réduit et donc physiologiquement âgées. Toutefois, à part la taille, les propriétés des PA des jeunes troncs sont assez différentes des

propriétés des PA mises en place par des axes âgés chronologiquement parlant, par exemple ces dernières présentent généralement de la sexualité (Figure IV-5), ce qui n'est pas le cas des PA courtes mises en place par le jeune arbre. De même, Nicolini et Chanson (1999) ont montré que les propriétés des PA des rameaux courts du jeune hêtre étaient différentes de celles du hêtre âgé : forme des feuilles, anatomie ...

L'âge physiologique semble donc pertinent pour résumer les gradients de vigueur au sein de la structure et au cours du développement de l'arbre ainsi que les gradients de vigueur entre porteur/porté et plus généralement entre catégories d'axes. Mais ne permet pas, en l'état, d'intégrer l'ensemble des traits morphologiques des PA au sein de ce gradient.

Il est important de noter que le concept d'âge physiologique est notamment issu de mesures réalisées sur des pins maritimes (Figure IV-5), qui est une espèce caractérisée par une différenciation peu marquée entre le tronc et les branches (tout deux orthotropes) ce qui explique la capacité des branches à ressembler au tronc, au point que les plus vigoureuses soient des réitérats.

Un certain nombre d'études semblent plutôt confirmer la pertinence qu'il y a à regarder les plantes sous cet angle (Sabatier et Barthélémy 2001) mais peu ont cherché à valider le concept notamment sur les limites de certaines homologues identifiées plus haut.

Une question ouverte étant de savoir si cet âge physiologique est une conséquence de covariations entre traits morphologiques, ou quelque chose de réellement physiologique qui influence directement la régulation génétique au niveau du méristème. Un premier indice dans ce sens est l'identification du lien entre des traits biochimiques (concentration en polyphénols) et degrés de différenciation de la PA (Jay-Allemand *et al.* 1995).

Chapitre III : Problématique et enjeux de la thèse

Partie I. Comment étudier l'effet du changement climatique sur les arbres

La région méditerranéenne est notamment caractérisée par une saison estivale aride : températures élevées et pluviométrie nulle et des pluies abondantes au printemps et à l'automne (Cailleret et Davi 2010). Les scénarii climatiques pour le sud de la France prédisent une aridification du climat qui devrait se traduire par l'allongement de la période estivale aride et l'augmentation de la fréquence d'événements climatiques extrêmes (Giorgi et Lionello 2008).

Afin d'être capable de prédire les conséquences de ces changements climatiques, il est nécessaire d'étudier la réponse des plantes à des conditions, provoquées ou observées, aussi proches que possibles de celles prédites.

1. Approches expérimentales

Le meilleur moyen pour observer les conséquences d'une aggravation de l'aridité est de la provoquer expérimentalement soit par la mise en place d'expérimentation *ex situ* avec différentes modalités de disponibilité en eau (Valladares et Sanchez-Gomez 2006), soit par des dispositifs d'exclusions d'eau *in situ* (Limousin *et al.* 2008).

Pour les arbres, les approches *ex situ* se limitent généralement aux premières années de vie des plantes, le temps de développement et la taille des arbres devenant vite incompatibles avec les contraintes des conditions expérimentales. Ces approches permettent surtout d'identifier l'effet des facteurs environnementaux sur la survie des plantules (Valladares et Sanchez-Gomez 2006) et leur taux de croissance (Sanchez-Gomez *et al.* 2006a), qui donnent respectivement des informations sur le recrutement et la compétition.

Les approches d'exclusions d'eau *in situ*, sont relativement lourdes à mettre en place et se font généralement sur des peuplement forestiers assez homogènes. Cela permet d'étudier des arbres pouvant être de grande taille en lien avec leur environnement (sols, herbivores ...). Toutefois, ces approches supposent un suivi permanent et non destructif des arbres.

Comme toute démarche expérimentale sur les arbres, ces deux approches demandent à être mises en place sur le long terme et ne peuvent donc être faites de manière systématique. Elles n'ont pas été mises en œuvre durant cette thèse et seul un dispositif *ex situ* préexistant a été utilisé mais principalement pour l'effet de l'ombrage, l'effet de l'arrosage y étant peu marqué.

2. Approches observationnelles

Aujourd'hui, les plantes doivent déjà faire face à des variations climatiques. L'objectif des

approches observationnelles est d'identifier quelles sont les variations qui peuvent se rapprocher des conditions climatiques futures.

Par exemple, en 2003, la France a fait face à une période de sécheresse très forte qui a permis d'étudier la réponse des arbres à des conditions qui préfigurent celles à venir (Bréda *et al.* 2006).

C'est le même type d'approche qui est classiquement utilisé en dendrochronologie (Schweingruber 1996) : des carottes sont réalisées sur les troncs et les fluctuations de largeurs de cernes (entre autres) sont associées aux données climatiques passées. Cette approche permet d'étudier la sensibilité des arbres au climat sur de longues périodes mais ne permet d'étudier que des traits anatomiques : le prélèvement à 1,3 m est supposé résumer l'ensemble de l'individu (Schweingruber 1996). Toutefois, avec une méthodologie adaptée (cf. partie Méthodes), il est également possible d'avoir le même type d'approche rétrospective sur d'autres variables notamment morphologiques (Chaubert-Pereira *et al.* 2009; Taugourdeau *et al.* 2011).

Ces approches permettent donc d'identifier les conséquences d'une saison estivale aride sur la croissance, mais restent limitées pour prédire des changements durables.

Pour étudier les conséquences d'une modification durable du climat, il est possible de travailler sur un gradient écologique mimant ces modifications du climat. C'est notamment le cas des gradients altitudinaux en région méditerranéenne (Cailleret et Davi 2010) : l'augmentation de l'élévation est liée à une diminution des températures (Korner 2007) et une augmentation des précipitations.

De telles conditions permettent d'étudier la croissance d'une même espèce, à défaut d'un même génotype, de plus ce gradient spatial présente certaines similarités avec le gradient temporel prédit pour cette région. On peut faire l'hypothèse que la croissance actuelle des arbres des conditions les plus arides préfigure la croissance future des arbres aux stations les moins arides. Par contre, cela suppose qu'il n'y a aucune autre variation, ni environnementale, ni génétique, ce qui est peu probable, par opposition aux approches rétrospectives (*e.g.* dendrochronologie) qui étudient la réponse d'un même organisme et donc d'un même génotype.

Pour cette thèse, il a donc été choisi d'avoir une approche rétrospective à différentes altitudes afin de confronter les fluctuations inter-annuelles du climat à un gradient climatique durable. En l'absence de transplantation croisée, qui permet de découpler l'effet adaptation locale et réponse plastique, le gradient altitudinal permettra surtout d'identifier des différences de réponses plastiques au climat selon l'altitude et d'identifier des variations phénotypiques associées à l'altitude afin d'identifier des traits candidats pour des approches ultérieures, nécessaires pour faire la part de génétique et d'environnement dans ces variations.

Partie II. Problématique de la thèse

Étudier la capacité de réponse des arbres aux changements climatiques demande de prendre en compte la complexité des arbres et la dynamique de leur structure ; l'approche architecturale semble y apporter un cadre formel pertinent (cf. Chapitre II :Partie II.).

L'objectif de cette thèse est d'étudier la plasticité phénotypique du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) en contexte méditerranéen afin d'identifier l'intérêt du concept d'âge physiologique pour mieux comprendre et prédire le développement et le fonctionnement du sapin pectiné en lien avec l'environnement.

Le sapin est une plante modèle intéressante pour étudier l'architecture du fait de la pérennité des structures qu'il met en place (facilité d'une lecture *a posteriori*) et de la différenciation forte qui existe entre le tronc et les branches (cf. Chapitre II :Partie II. 2. ii.) lié à son mode de développement qui suit le modèle architectural de Massart : tronc orthotrope, axes latéraux plagiotropes, ramification rythmique, floraison latérale ... (Hallé *et al.* 1978). Les autres espèces de conifères bien connues en architecture présentant plutôt une différenciation forte entre le rameau court et le reste (e.g. Caraglio *et al.* 2007).

Il se rencontre dans un contexte méditerranéen sensible : le sapin y est en limite sud d'aire de répartition et des dépérissements potentiellement liés aux changements climatiques y sont visibles (Cailleret 2011).

1. Dans un premier temps (Chapitre V :), une **analyse quantitative de l'architecture du sapin** sera effectuée afin de connaître les différents gradients morphogénétiques associés à son développement architectural, l'objectif étant d'étudier ces gradients morphogénétiques en utilisant le concept d'âge physiologique des méristèmes.
2. Dans un second temps (Chapitre VI :), la **variabilité phénotypique du sapin en lien avec l' environnemental lumineux** sera étudiée. En effet, le sapin est une espèce de fin de succession se développant en sous-bois, la lumière est donc le premier facteur pouvant limiter sa croissance. Un effort sera fait afin d'identifier ce qui relève ou non de la plasticité du développement, mais également le rôle fonctionnel et adaptatif de cette réponse.
3. Enfin (Chapitre VI :), **la réponse plastique au climat de la structure des PA du sapin** sera caractérisée **en lien avec un gradient altitudinal**. L'originalité de la démarche est d'utiliser l'architecture comme un moyen de mieux comprendre la réponse au climat de l'ensemble des structures de l'arbre.

Partie III. Enjeux associés à ce travail

Comme présenté dans le chapitre précédent, aujourd'hui le concept d'âge physiologique des méristèmes reste peu utilisé et encore moins validé : permet-il réellement de classer l'ensemble des productions des méristèmes ? A-t-il réellement un pouvoir prédictif à différentes échelles ?

Par ailleurs, les études sur la plasticité phénotypique, qui sont, elles, très nombreuses (plus

de 800 articles pour l'année 2010, source ISI-Web of Science), montrent l'importance de mieux comprendre les mécanismes biologiques impliqués dans la réponse plastique des plantes tout en prenant en compte le développement de la structure, en particulier pour les arbres.

L'enjeu principal de cette thèse est de tester la pertinence du concept d'âge physiologique comme un moyen de mieux comprendre la réponse des arbres à l'environnement.

Les enjeux secondaires de cette thèse sont : (i) l'analyse architecturale d'un conifère de forêt tempérée pouvant servir d'espèce, voir de genre, modèle en architecture ; (ii) l'identification de méthodes d'analyses adaptées aux approches quantitatives de l'architecture et de sa variabilité; (iii) proposer des projets pilotes pour les démarches d'intégrations logicielles en cours à l'UMR AMAP et (iv) collaborer avec l'URFM d'Avignon à travers leur site d'étude et de l'un de leurs modèles biologiques.

Chapitre IV : Matériel et méthodes

Partie I. Généralités sur le sapin

Le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) est une gymnosperme faisant partie de la famille des PINACEAE. Le genre *Abies* se rencontre dans l'ensemble des régions tempérées de l'hémisphère nord avec trois espèces à large aire de répartition : *Abies sibirica* pour l'Asie, *Abies alba* pour l'Europe et *Abies balsamea* pour l'Amérique du Nord (Figure IV-1).



Fig. 8. Aire générale du genre *Abies*.

En grisé, les deux espèces à très vaste distribution : *Abies balsamea* en Amérique du Nord, *Abies sibirica* en Asie septentrionale. En noir, l'aire du Sapin d'Europe, *Abies alba*. En pointillé, les trois groupes méridionaux riches en espèces dont chacun n'a qu'une aire restreinte : A, groupe ouest-américain avec vingt espèces; B, groupe méditerranéen avec dix espèces (pour le détail de ce dernier, voir figure suivante); C, groupe extrême-oriental avec quarante espèces environ (adapté d'après Gaussen).

Figure IV-1: Issus de Gaussen in Ozenda, 1982

Les autres espèces du genre présentent des aires de répartition plus restreintes, comme par exemple sur le pourtour méditerranéen (Figure IV-2).

De par son aire de répartition large et son rôle prépondérant dans certaines forêts de montagne (Figure IV-3), le sapin pectiné fait l'objet de nombreuses études scientifiques (environ 40 publications par an d'après ISI). En région méditerranéenne, le sapin pectiné est dans la limite sud de son aire de répartition et ne se rencontre qu'en région montagneuse. On s'attend donc à ce que l'aridification du climat en région méditerranéenne réduise la présence du sapin pectiné dans ces régions (Cailleret et Davi 2010).



Figure 3 Current distribution and diversity of Mediterranean fir (*Abies*) species. 1, *A. alba*; 2, *A. cilicica*; 3, *A. pinsapo*; 4, *A. numidica*; 5, *A. cephalonica*; 6, *A. bornmuelleriana*; 7, *A. nordmanniana*; 8, *A. equi-trojani*; 9, *A. borisii-regis* (*A. × borisii-regis* = *A. alba* × *A. cephalonica*); 10, *A. nebrodensis*; 11, *A. pinsapo* var. *marocana*; and 12, *A. pinsapo* var. *tazaotana*. Post-glacial expansion routes hypothesized for *A. alba* based on molecular data and fossil records appear as arrows.

Figure IV-2: Issus de Linares *et al.* 2010

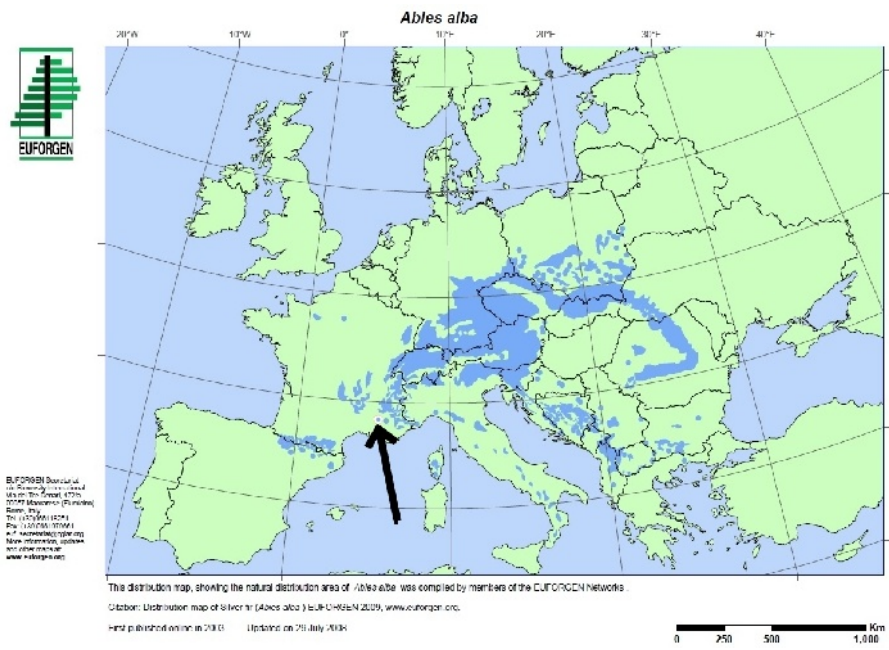


Figure IV-3: Aire de répartition actuelle du sapin pectiné. La flèche correspond aux peuplements du Mont Ventoux. Carte issu du site d'EUFORGEN.

En effet, les différents scenarii climatiques prédisent pour la région méditerranéenne un accroissement des sécheresses estivales associé à une augmentation de la température (Giorgi et Lionello 2008). Cela correspond donc à un déplacement en latitude et en altitude des conditions favorables à la croissance du sapin, sa limite sud étant déterminée par les conditions d'aridité estivales (Cailleret et Davi 2010).

Partie II. Sites d'étude

1. Le Mont Ventoux

i. Généralités

Le Mont Ventoux (1910 m) est une montagne emblématique de la région méditerranéenne, c'est le relief le plus avancé des pré-Alpes. Il est caractérisé par un versant Sud présentant une pente douce constituée de forêts de cèdres, hêtres et pins noirs ; par opposition au versant Nord qui présente une pente forte avec des pins noirs jusqu'à 1000 m d'altitude, des hêtres de 800 à 1400 m d'altitude et des sapins de 1000 à 1600 m d'altitude. Les peuplements du Mont Ventoux ont historiquement été fortement exploités avant les campagnes de reforestation du début du XX^{ème} siècle avec des pins (Cailleret et Davi 2010).

La présence de pins a permis l'installation en sous-bois du sapin. Ces régénérations naturelles se sont faites à partir d'îlots refuges. Les forêts du versant Nord sont caractérisées par une exploitation forestière très ponctuelle, qui consiste généralement en des coupes de pins à l'avantage du sapin et du hêtre (Cailleret et Davi 2010).

Le Mont Ventoux est caractérisé par un sol peu profond, présentant beaucoup d'éléments grossiers et une roche mère calcaire pouvant affleurer par endroit. Ce qui laisse penser que la capacité en eau du sol est plutôt faible (Cailleret et Davi 2010).

Le climat est caractérisée par une saison estivale chaude et sèche et une saison hivernale marquée par la présence durable de neige lié à des températures fréquemment négatives (Cailleret et Davi 2010 voir également la figure IV-12 pour les données climatiques mensuelles).

ii. Les parcelles étudiées

Durant la thèse, des peuplements de sapins de trois altitudes différentes ont été étudiés (Figure IV-4). Ces trois sites ont été choisi parmi les parcelles de l'INRA suivies depuis 2004 (ANR Dryade).

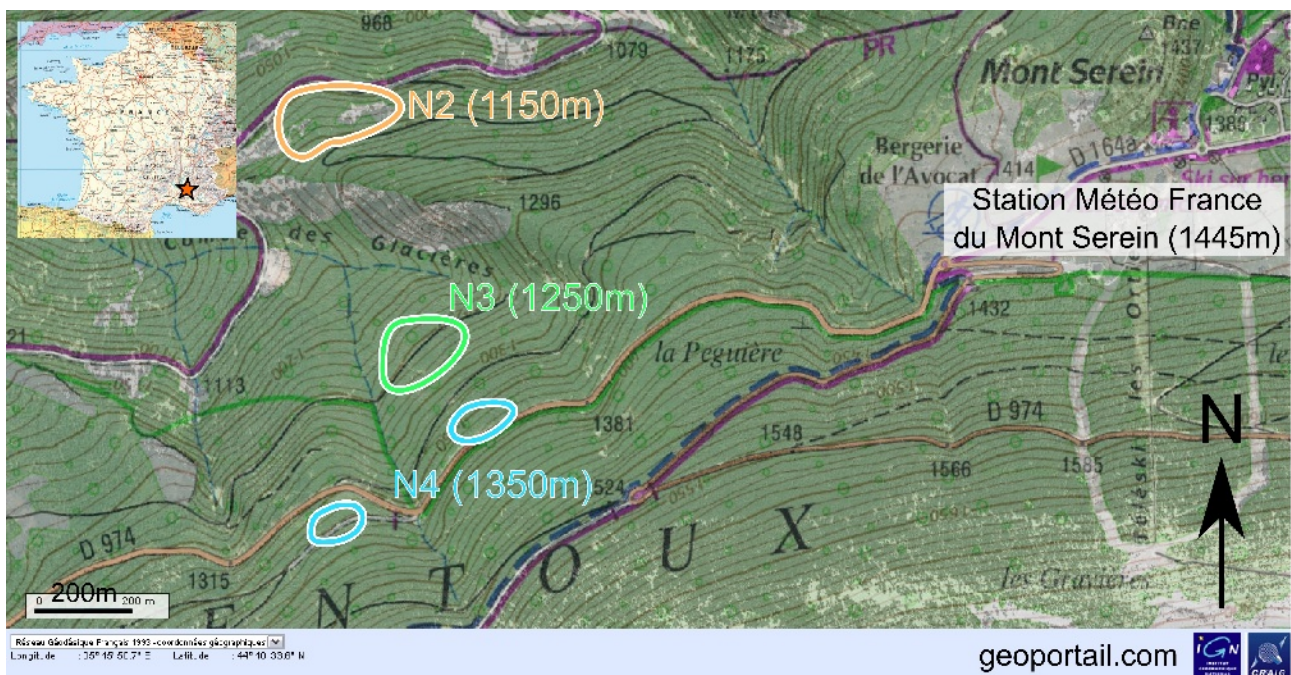


Figure IV-4: Disposition des différentes parcelles. Fonds de cartes IGN (géoportail.com)

La parcelle N2 (1150 m) est caractérisée par la présence de pierriers qui indiquent à la fois un milieu très drainant mais également la présence de zones à découvert de manière durable. Le couvert est majoritairement constitué de hêtres et de sapins, souvent colonisés par du gui.

La parcelle N3 (1250 m) est caractérisée par des pentes plus faibles et un couvert dominé par les sapins. Une partie des sapins de la parcelle a profité d'une coupe de pins sylvestres qui date du milieu des années 90 (Données ONF in URFM pers. comm.).

La parcelle N4 (1350 m) correspond à deux sites différents selon la campagne de mesure, le site le plus à l'ouest correspond à la campagne « Arbres de sous-bois 2009 » (cf. Chapitre IV : Partie III. 4.). Toutefois, ces deux sites présentent une altitude comparable et un couvert majoritairement constitué de sapins, le site à l'Est présente plus d'affleurement de blocs de pierre et un milieu moins fermé lié à une coupe de pins dans les années 80 (Données ONF in URFM pers. comm.).

2. Pépinière d'Aix-Les-Milles les Milles

En complément des mesures faites *in situ* au Mont Ventoux, un dispositif expérimental a pu être exploité. Le dispositif expérimental a été établi en juin 2004 à la pépinière administrative des Milles d'Aix-en-Provence (43°30'37"N 5°24'33"E), dans le cadre d'une thèse (Cheikh al Bassatneh 2006) effectuée sous la co-tutelle de B. Fady (URFM) et T. Taton (UPCAM). Ce dispositif consiste notamment en deux modalités de sécheresse durant la période de végétation : avril à octobre (deux vs. six minutes d'arrosage par semaine, puis passage en 2006 à deux minutes toutes les deux semaines pour la modalité la plus sèche) et en deux modalités d'ombrage (30% vs. 80%

d'interception de la lumière incidente par un ombrage artificiel vert).

Des germinations de sapin, issues de peuplements classés de l'Aude⁴, ont été plantées dans chacune des modalités : 12 caisses (= 12 répétitions) de 35 individus pour chaque modalité. Les mesures y ont été réalisées en 2007, après quatre années de croissance.

Partie III. Méthodes de mesure

1. *Du temps : lecture a posteriori de la croissance*

Cette méthode découle de l'expertise botanique associée à l'étude de l'architecture.

i. Marqueurs de croissance

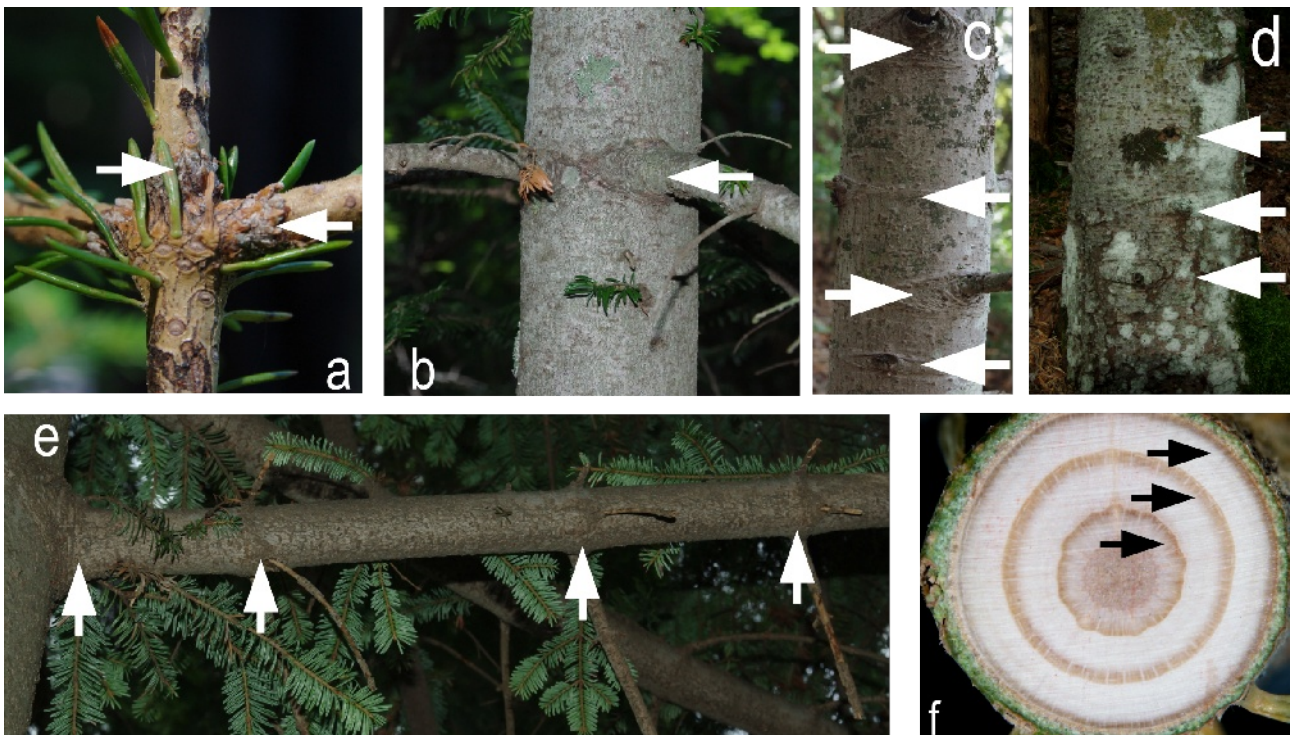


Figure IV-5: **Marqueurs de croissance du sapin pectiné.** a-d : arrêts de croissance hivernaux (flèches) sur des sections de troncs plus ou moins âgées. e : arrêts de croissance sur une branche âgée. f : arrêts de croissance secondaire.

Les marqueurs de croissance sont des indices morphologiques pouvant être observés sur la plante et qui permettent de retracer la production de chaque méristème (Barthélémy et Caraglio 2007).

Le sapin pectiné, comme de nombreuses espèces de forêt tempérée, présente une croissance rythmique avec une période de repos durant l'hiver. Cette période de repos est marquée par la mise en place d'un bourgeon constitué de feuilles écailleuses. Même après le

⁴ L'ensemble des graines a été mélangé avant d'être attribué aux différentes caisses de manière à éviter tout biais lié aux variations génétiques

débourrement du bourgeon, ces écailles restent quelques années sur les axes et permettent d'identifier *a posteriori* l'arrêt de croissance hivernal (Figure IV-5a). Le sapin ne mettant en place qu'une unité de croissance par an (*i.e.* espèce monocyclique), on peut parler de pousse annuelle (PA).

Comme on peut le remarquer sur la Figure IV-5a, la ramification est sub-apicale (*i.e.* sous le bourgeon hivernal) et différée d'un an. Lorsque la PA présente plusieurs axes latéraux sub-apicaux, ceux-ci forment un pseudo-verticille ; un vrai verticille supposerait que l'ensemble des axes latéraux soient portés par le même entre-nœud (EN), ce qui n'est pas le cas.

Lorsque les traces du bourgeon hivernal disparaissent, sous l'effet du temps associé à la croissance secondaire, il est possible d'utiliser les axes pseudo-verticillaires comme un marqueur alternatif de l'arrêt de croissance hivernal (Figure IV-5b-e), y compris après leur élagage, les cicatrices restant visibles (Figure IV-5c-d). À part à la base du tronc, il est relativement rare qu'une PA ayant perdu ses écailles (*i.e.* croissance secondaire forte) ne porte pas d'axes latéraux.

Les cernes de croissance marquent de leur côté la rythmicité de la croissance secondaire (Figure IV-5f). Ils peuvent être utilisés pour confirmer les arrêts de croissance identifiés par les marqueurs externes, toutefois cela nécessite une approche destructive, qui prend du temps et qui gagne donc à ne pas être systématique ; le carottage étant imprécis pour la datation si la carotte n'inclut pas la moelle.

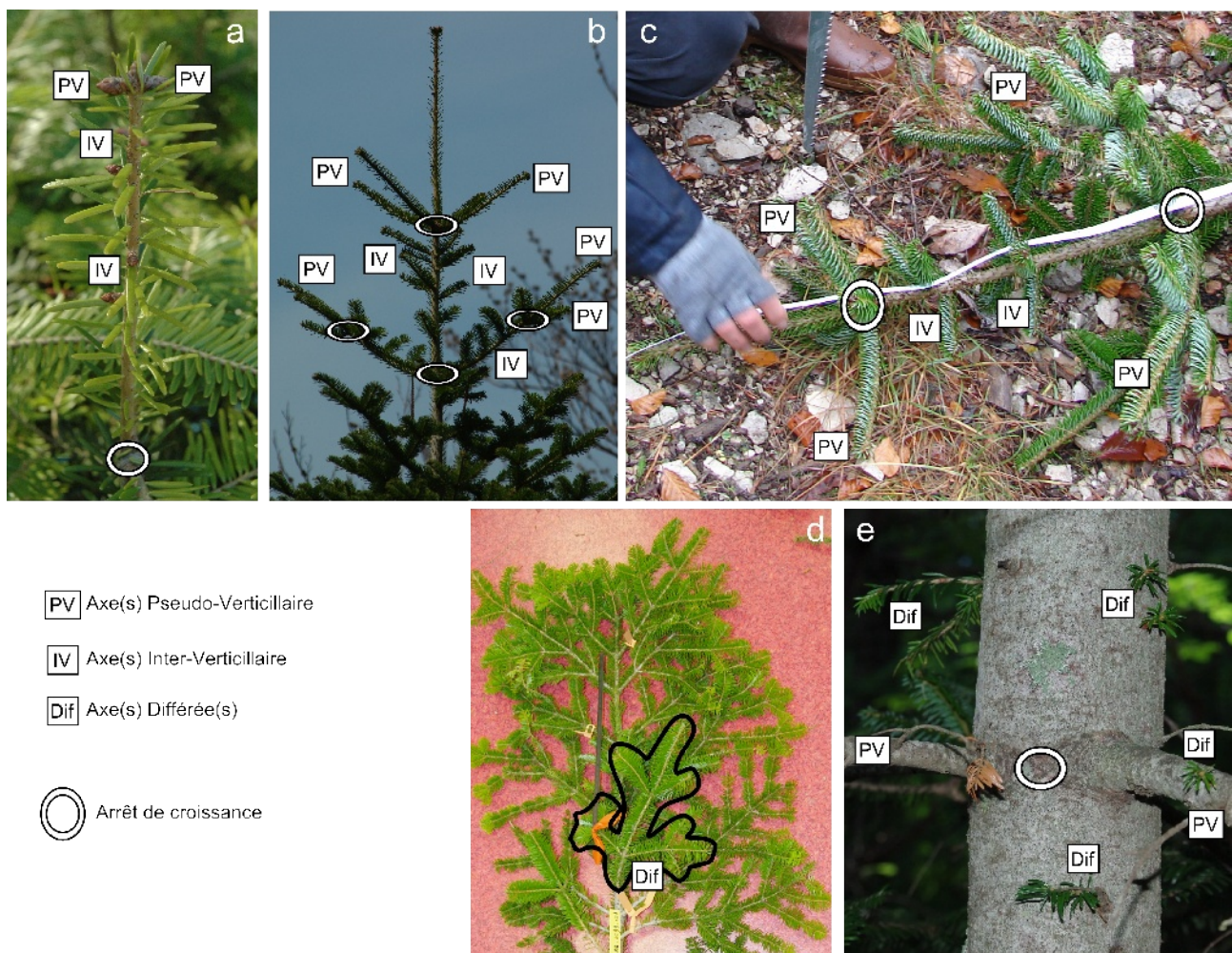


Figure IV-6: Différentes modalités de ramification. **a.** Disposition des bourgeons (à l'aisselle des aiguilles) PV et IV le long de la PA de l'année ; **b.** Positionnement des axes PV et IV le long des PA du tronc (au centre) et des branches (en périphérie), les PV sont bien disposés en pseudo-verticille au niveau de l'arrêt de croissance ; **c.** Positionnement en groupes des IV sur le tronc ; **d.** Positionnement d'un axe Dif au sein d'une branche ne présentant que des axes différés d'un an, notez le décalage en nombre de PA entre le Dif et la branche porteuse ; **e.** Allure des Dif apparaissant sur le tronc, notez la présence d'un Dif sur une branche et le fait que les autres structures sont toutes défeuillées.

On parle d'axes pseudo-verticillaires (PV) pour tous les axes latéraux émis de manière sub-apicale (Figure IV-6a-b-c). Les autres axes étant identifiés comme inter-verticillaires (IV) et se distinguant des PV par le fait qu'ils sont insérés tout au long de la PA (Figure IV-6a-b-c), formant dans certains cas, et uniquement sur le tronc, des groupes (Figure IV-6c). Toutefois, il est aisé de distinguer les IV des PV car ils sont toujours moins longs que les PV pour une même PA porteuse (Figure IV-6b-c). Les bourgeons PV et IV sont tous mis en place en même temps que la PA porteuse (Figure IV-6a). Ces bourgeons se développant l'année suivante on parle d'axes à développement différé d'un an, ils sont dit séquentiels car correspondant au mode de ramification « naturel » chez cette espèce.

Les axes latéraux mis en place plus d'un an après la PA qui les portent sont nommés axes différés (Dif). Ces axes sont généralement portés en position IV et, lorsque l'axe porteur est

plagiotrope, plutôt sur le dessus de l'axe (Figure IV-6d). Ils peuvent être distingués des IV par le décalage de datation entre le porteur et le porté. Lorsque le Dif ne pousse plus, il devient alors impossible de le dater, au mieux peut-on le caractériser comme un Dif car il est plutôt sur le dessus de l'axe et porte encore des aiguilles alors que les IV (voir les PV) portés par la même PA sont défeuillés (Figure IV-6d-e).

ii. Datation

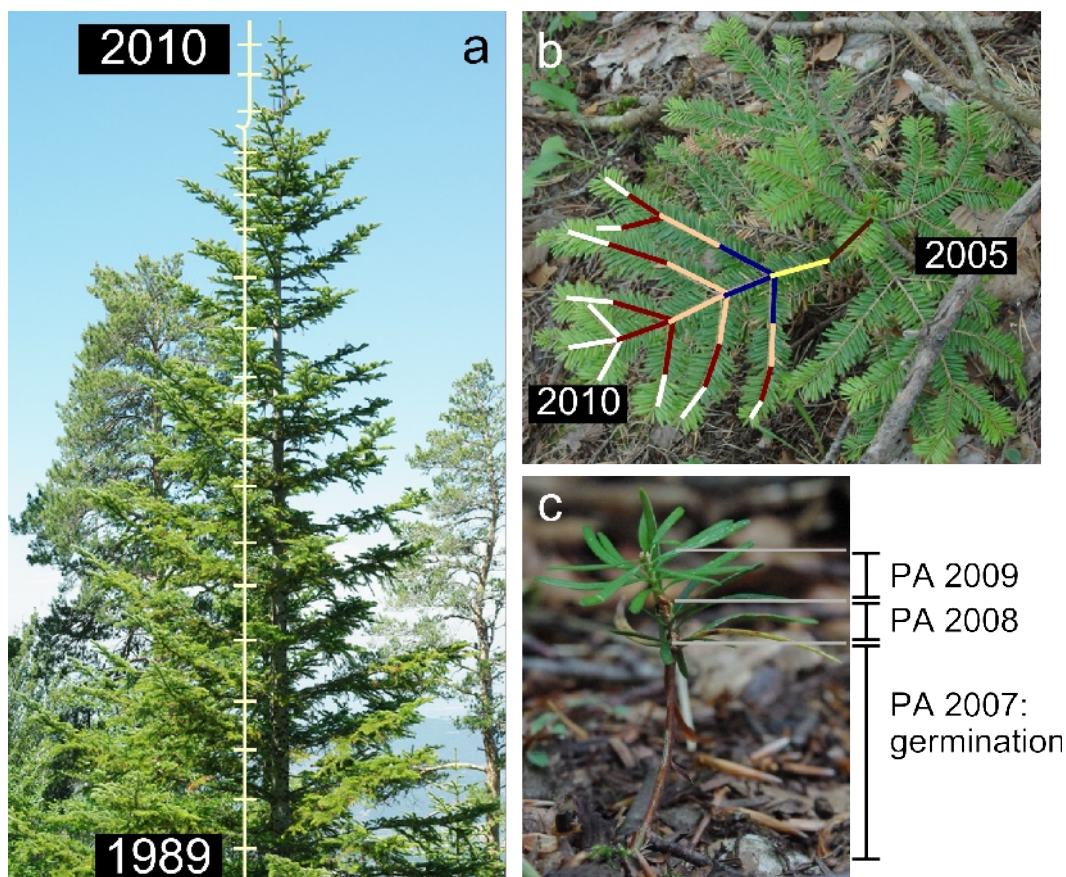


Figure IV-7: Datation des pousses annuelles. a. le long d'un tronc ; b. sur l'ensemble d'un système ramifié ; c. sur une plantule de trois ans.

L'identification des arrêts de croissance permet de dater l'année de mise en place des différentes pousses annuelles de l'arbre (Figure IV-7a). Il faut partir des extrémités ayant poussé l'année en cours et remonter progressivement vers les parties les plus anciennes. Le développement itératif et synchrone de la ramification chez le sapin permet de confirmer les datations de PA en parcourant différents chemins (Figure IV-7b).

Cette lecture peut potentiellement se faire jusqu'au collet de l'arbre, ce qui permet ainsi d'avoir une estimation de l'âge de l'individu (Figure IV-7c).

iii. Difficultés

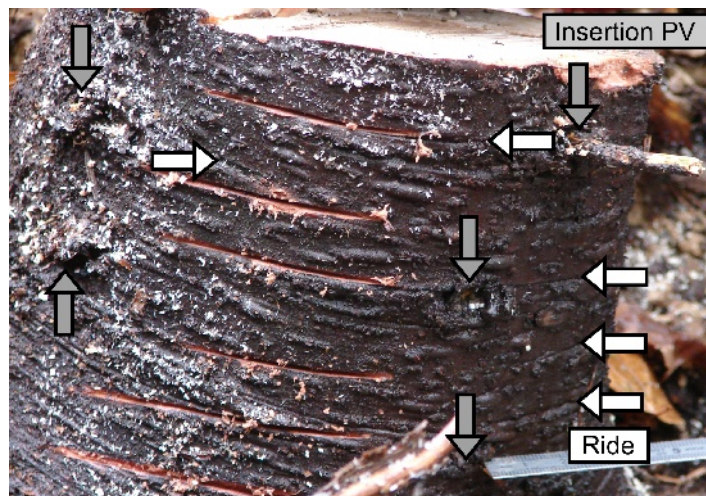


Figure IV-8: Base de tronc. Les insertions de PV sont marquées d'une flèche grise verticale et les rides d'une flèche blanche horizontale. Les traits de scie correspondent aux arrêts de croissance tels qu'ils ont été identifiés sur le terrain à partir des marqueurs présentés ici.

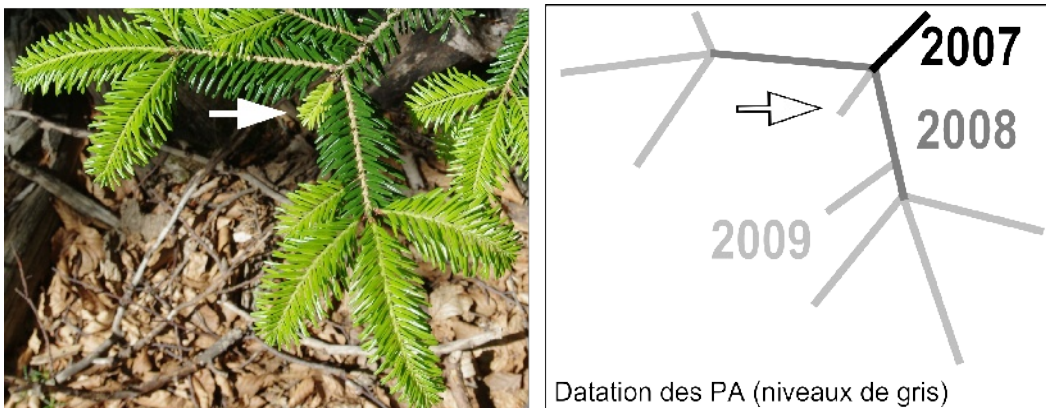


Figure IV-9: Développement retardé de deux ans du bourgeon apical (flèche blanche). Le schéma à droite donne la datation des PA.

Dans le cas où le tronc présente une croissance secondaire importante, il devient difficile de ne pas rater d'arrêt de croissance (Figure IV-5d ; Figure IV-8), l'estimation de l'âge est donc *a minima* et un comptage de cernes (destructif) permet souvent d'améliorer l'estimation. La présence de cicatrices associée à des rides sur l'écorce permet toutefois, après une observation attentive, d'identifier un certain nombre d'arrêts de croissance (Figure IV-8).

L'utilisation de plusieurs chemins (i.e. successions de PA) pour dater les PA permet de mettre en évidence des incohérences de datation : selon la succession empruntée, la PA peut avoir deux âges différents (Figure IV-9). Cela indépendamment de toute erreur de datation due au fait que la PA la plus distale n'est pas une PA de l'année (visible à la couleur des aiguilles et de l'écorce). Trois origines à ces décalages peuvent être rencontrées :

- Le bourgeon s'est développé après deux ans : il arrive qu'un bourgeon reste dormant au

printemps et ne débourre que l'année suivante (Figure IV-9). Ce phénomène a déjà été rencontré chez l'araucaria (Lusk et Le-Quesne 2000) mais reste peu fréquent dans le règne végétal.

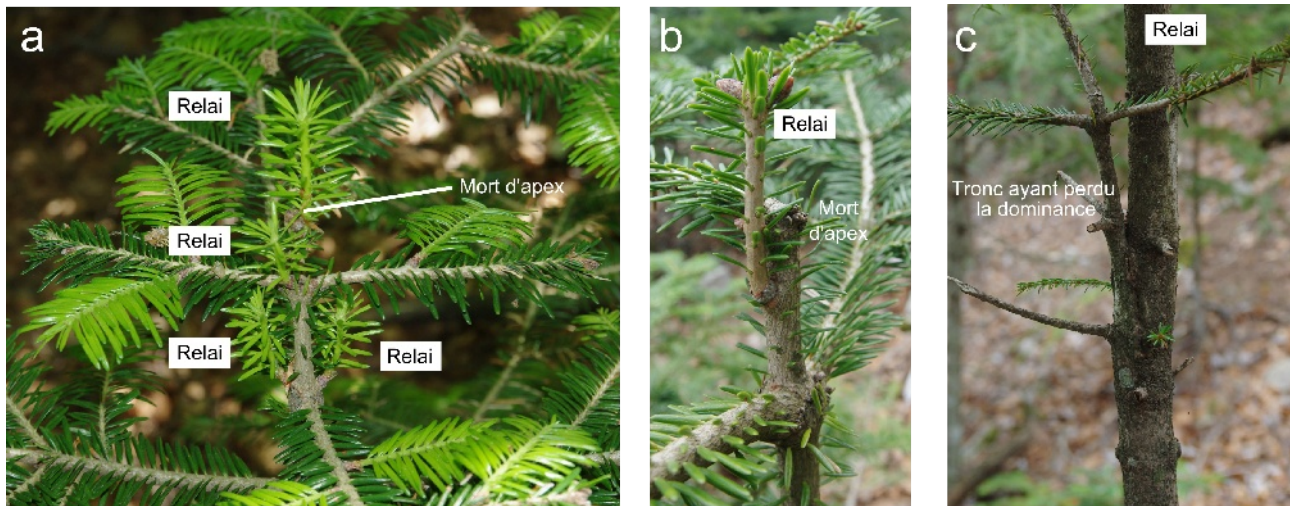


Figure IV-10: Identification des accidents de croissance.

- La croissance d'une partie de l'axe est stoppée à cause d'un traumatisme et c'est un bourgeon latent qui prend le relais à partir d'une PA plus âgée (Figure IV-10a-b). Ce type de phénomène est facilement identifiable *a posteriori* grâce à la présence de cicatrices transversales et à l'angle inhabituel de l'axe ayant perdu la dominance (Figure IV-10c).
- Certains bourgeons latents peuvent se développer en l'absence de tout traumatisme. C'est en particulier le cas des axes différés dont le développement retardé provoque ces décalages de datation.

iv. Marqueurs de la sexualité



Figure IV-11: Identification de la sexualité mâle (M) et femelle (F) à l'échelle de la PA (haut gauche) et à l'échelle du système ramifié.

La sexualité mâle et femelle, le sapin étant une espèce monoïque, laissent toutes deux des marqueurs qui peuvent être identifiés *a posteriori*, y compris sur des PA de plusieurs dizaines d'années (Figure IV-11) :

- Les écailles formant le chaton mâle restent présentes sur la tige de manière durable, notamment du fait que la croissance secondaire et la durée de vie de ces axes est souvent faible. Ces chatons mâles sont toujours situés sur la partie inférieure de la PA et présents en grand nombre : plusieurs dizaines (1 chaton à

l'aisselle de chaque aiguille).

- La dispersion des graines est souvent associée à la chute des écailles du cône (aidée par les écureuils et les oiseaux), à la fin de l'année seul le rachis reste visible. Celui-ci ne disparaissant jamais complètement, il est facilement identifiable *a posteriori*. N.B. La sexualité femelle apparaît toujours sur le dessus de la PA sauf en cas d'expression massive où certains cônes de la PA sont initiés par des bourgeons présents sur le coté de la PA.

La mise en place de la sexualité se fait de la même manière que pour les axes latéraux : les bourgeons se développent durant l'allongement de la PA porteuse et ne débourent que l'année suivante. Il arrive toutefois que les bourgeons floraux avortent et laissent des écailles de bourgeons de petites tailles.

Il arrive également, notamment les années où la sexualité s'exprime peu, que les bourgeons positionnés sur le dessus de la pousse, donnent des IV orthotropes et épitones avec une symétrie apparente radiale, ces axes ont été notés comme tels mais non mesurés. Le même phénomène a été identifié pour les bourgeons mâles mais de manière très ponctuelle (sur une seule année sur un seul arbre).

2. Des traits

i. Longueur, diamètre des PA

Les longueurs des PA ont été mesurées à 0,5 cm près avec une règle millimétrée. Les diamètres ont été pris avec un pied à coulisse électronique d'une précision annoncée de 0,1 mm mais à l'usage, la précision ne dépasse pas 1 mm. Notamment à cause de l'écorce et des aiguilles qui ne facilitent pas la mesure.

ii. Productions axillaires

Le d'axes latéraux de chaque type (PV, IV et Dif) a été noté ainsi que la présence de sexualité mâle et/ou femelle. Pour la sexualité femelle, le nombre de cônes a également été noté.

iii. Largeur de cerne

Les largeurs de cernes ont été mesurées sur les rondelles qui ont été prélevées sur les arbres adultes (cf. Chapitre IV :Partie III. 4.). Ces rondelles ont été stockées au froid avant d'être poncées et scannées. Les images obtenues ont ensuite été mesurées avec ImageJ (Abràmoff *et al.* 2004). La largeur de chaque cerne ayant été mesurée selon quatre directions : Nord, Sud, Est, Ouest.

iv. Mesures de biomasse

Des mesures de surface foliaire, biomasse foliaire et caulinaires ont été faites sur les arbres de sous-bois. Pour cela, la plus haute branche de deux ans a été prélevée et stockée au froid. Les mesures suivantes ont été réalisées sur chaque PA : surface et nombre d'aiguilles (l'ensemble des aiguilles a été scanné avec un scanner bitube), biomasses sèches des aiguilles et des tiges, longueur et diamètre de chaque PA (les mesures étant faites sur la PA défeuillée, la précision des mesures est supérieure à celle *in-situ*).

3. De l'environnement

i. Lumineux

Des photographies hémisphériques ont été utilisées pour estimer l'environnement lumineux (Kobe et Hogarth 2007). Ce sont des photographies de la canopée prises au niveau du bourgeon terminal de chaque arbre, avec un appareil photographique (Nikon Coolpix 8400) muni d'un objectif grand angle de type « fish-eye » (Nikon Coolpix FC-E9) qui permet de prendre une photographie sur 360°. Les photos ont été prises le matin de manière à ce que le soleil soit caché par la montagne et ne sature pas une zone de l'image.

Les photographies hémisphériques ont été traitées à l'aide du logiciel GLA2 (Frazer *et al.* 1999) qui permet de définir le seuil d'intensité où un pixel est considéré comme de la végétation ou comme du ciel. Cela a été réalisé sur la composante bleue de l'image (permet un contraste maximal entre le ciel et la végétation). Le logiciel a ensuite calculé la proportion de pixel ciel (blanc) et pixel végétation (noir) et déduit le pourcentage d'ouverture de la canopée.

De plus, sachant la localisation du site, le logiciel a simulé la course du soleil durant la période de végétation (considérée comme étant du 15 avril au 31 octobre), pour en déduire le pourcentage de lumière totale transmise à l'arbre au cours de cette période. Cela permettant d'intégrer la position de la trouée dans l'estimation de l'environnement lumineux.

ii. Climatique

Une station Météo France est installée au Mont Serein depuis 1993 (altitude 1445 m). Cette station se trouve sur le même versant que les peuplements de sapins (Figure IV-4). Les données de cette station se sont déjà révélées pertinentes pour étudier l'effet du climat sur les sapins du Mont Ventoux (Cailleret et Davi 2010). Afin d'identifier l'effet du climat sur la structure des PA, les données mensuelles de pluviométrie et de moyenne de températures journalières⁵ ont été utilisées (Figure IV-12).

5 Calculée comme étant la moyenne entre la température min et max de la journée

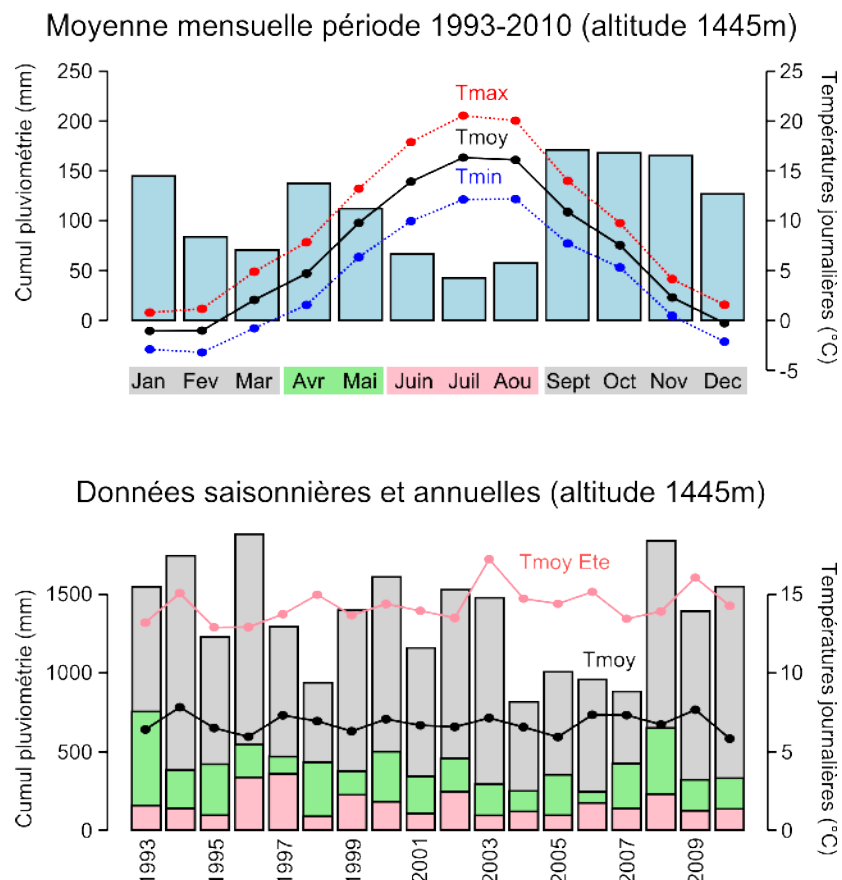


Figure IV-12: **Conditions climatiques depuis 1993 au Mont Serein (1445 m, versant nord du Mont Ventoux)**. Les températures journalières sont moyennées sur la période considérée. Le découpage de l'année en trois saisons (période de débourrement en vert, période estivale en rose et reste de l'année en gris) n'est utilisée que dans cette figure et à des fins d'illustration. La température estivale correspond à la moyenne pour Juin-juillet-Août (idem pour à la pluviométrie).

Depuis 2007, l'INRA a installé un certain nombre de sondes de température, humidité relative et pluviométrie à différentes altitudes du versant Nord. Il en ressort un gradient marqué pour la température ($-0,7^{\circ}\text{C}$ tout les 100 m) et l'humidité relative, qui augmente avec l'altitude. La pluviométrie a tendance à augmenter avec l'altitude, mais cela peut s'avérer complètement faux selon les années ; voir la thèse de Cailleret (2011) pour plus de détails.

4. Jeux de données acquis : Ventoux

Afin de caractériser le développement du sapin, des arbres de dimensions variées ont été mesurés : de la plantule de un an à l'arbre adulte de 15 m de haut. La complexité de l'arbre étant fonction de sa taille, le nombre d'arbres mesurés et le protocole d'échantillonnage dans la structure ont été adaptés à ces différentes tailles. Au total, 22466 PA ont été mesurées sur 190 arbres, soit 1351,18 m de tiges.

De manière classique lors de l'analyse architecturale, des arbres de classes de tailles

différentes sont mesurés avec des niveaux de précision dépendant de leur complexité (Chapitre IV :Partie III. 4. iv.).

Les dimensions et âges des différents arbres sont donnés au début des résultats (Chapitre V :Partie I.).

i. Mesures réalisées

Les informations suivantes ont été notées pour chaque PA décrite : année de mise en place, longueur de la PA, nombre d'axes pseudo-verticillaire (PV), inter-verticillaire (IV) et différé (Dif). L'année de mise en place de chaque Dif est notée. Lorsque que la PA décrite a moins d'un an (PA de l'année), le diamètre basal de la PA est mesuré. La présence éventuelle d'une mort d'apex ou d'un relais est précisée.

ii. Méthodes d'échantillonnage dans la structure

Le sapin est caractérisé par un développement itératif et synchrone du fait de la ramification différée d'un an. Les homologues au sein de la structure y sont nombreuses. Différents protocoles d'échantillonnage se basant sur l'expertise d'architectes (Yves Caraglio et Sylvie Sabatier) ont donc été mis en place selon la complexité du système ramifié en question.

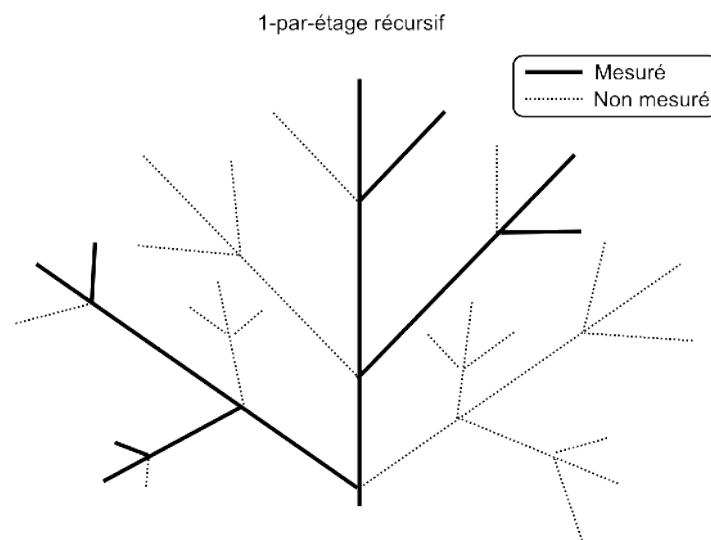


Figure IV-13 : **Protocole d'échantillonnage récursif dans le système ramifié.** Le choix de l'axe décrit au sein de la PA est fait de manière aléatoire sauf si certains axes sont visiblement très difficiles à relire.

- *1-par-étage récursif* : L'idée est de profiter de la similarité très forte qui existe entre les différents axes latéraux d'une même PA pour ne décrire qu'un axe latéral de chaque type : un PV, un IV et un Dif par étage. Pour chaque axe latéral, la même méthode d'échantillonnage est appliquée pour les structures portées (d'où le terme « récursif », Figure IV-13). Afin de conserver une information sur la dimension des axes non décrits, les

diamètres à la base de tous les axes portés ont été mesurés. Ont été évités les axes semblant très difficiles à dater (axe mort, traumatisme important ...)

- *1-tout-les-5-étages récursif*. Lorsque l'axe à décrire avait plus de cinq ans, un échantillonnage plus léger a été appliqué : seulement un axe tous les cinq étages était décrit. Si l'axe porté a plus de cinq ans, le même échantillonnage a été appliqué sinon c'est le *1-par-étage récursif* qui a été appliqué. Afin de conserver une information sur la dimension des axes non décrits, les diamètres à la base de tous les axes portés par les PA décrites ont été mesurés y compris pour les étages où aucun axe n'a été décrit. Le *1-tout-les-3-étages récursif* correspond à la même approche mais avec un axe tous les trois ans
- *Défilement rapide* : Avec cette méthode, seules les PA de l'axe considéré sont décrites, les axes latéraux n'étant que dénombrés. Aucun diamètre n'est mesuré dans cette méthode.
- *Défilement rapide d'ordre 2* : Même approche que pour le défilement rapide sauf que la première PA d'un PV est également décrite.

iii. Arbres de sous-bois, campagne 2009

Durant l'été 2009, une première campagne de mesures a été réalisée sur les sapins de sous-bois. Environ 40 arbres par altitude ont été échantillonnés :

- des plantules de moins de 15 cm (noté X) : 23 pour N2, 15 pour N3 et 14 pour N4
- des jeunes de moins de 50 cm (noté L) : 8 pour N2, 7 pour N3 et 8 pour N4
- des arbres de moins d'1 m (noté M) : 6 pour N2, 7 pour N3 et 6 pour N4
- des arbres de moins de 3 m (noté H) : 5 pour N2, 4 pour N3 et 7 pour N4

Ces arbres ont été échantillonnés dans des environnements lumineux aussi variables que possible. Il est toutefois rare d'observer de jeunes sapins en milieu très ouvert. C'est sur ces arbres que les mesures d'environnement lumineux ont été faites ainsi que le prélèvement d'une branche de deux ans (la plus haute) pour les mesures de biomasse (Annexe 18.).

Durant cette campagne de mesure, toutes les PA des troncs ont été décrites. Pour la partie haute de l'arbre (5 dernières années), un protocole d'échantillonnage *1-par-étage récursif* a été appliqué. Pour le reste de l'arbre, une branche par étage a été mesurée en *défilement rapide*. Lorsque le premier axe latéral de la branche était lisible, celui-ci était décrit suivant le protocole *1-par-étage récursif*.

iv. Arbres de sous-bois, campagne 2010

Durant l'été 2010, une seconde campagne de mesures a été faite sur d'autres jeunes afin de préciser l'expression de certains événements morphologiques. L'objectif était de se focaliser sur deux catégories d'arbres : ceux sur lesquels le premier PV d'ordre 3 était identifiable (15 arbres

d'environ 15 cm de haut par altitude) et ceux où les premiers IV d'ordre 3 étaient visibles (10 arbres de plus d'1,50 m par altitude). Durant cette campagne, seul le tronc a été mesuré suivant la méthode du *défilement rapide d'ordre 2* (inclus des mesures sur la première PA des branches).

v. Arbres de canopée, campagne 2009

À l'automne 2009, trois arbres reproducteurs (environ 12 m) par altitudes, soit neuf arbres, ont été abattus conjointement avec l'INRA et le CEMAGREF. Les arbres ont été choisis sur les critères suivants : l'arbre doit exprimer la sexualité mâle et femelle depuis plusieurs années tout en présentant une cime bien hiérarchisée.

Un *défilement rapide* du tronc a été fait sur place et de nombreuses branches ont été collectées et stockées en chambre froide pour être mesurées ultérieurement en labo : sur la partie haute de chaque arbre (5 dernières années), un protocole *1-par-étage récursif* a été appliqué, et un protocole *1-tous-les-5-étages récursif* a été appliqué sur le reste de l'arbre à l'exception du bas du tronc où toutes les branches étaient mortes et non mesurables et donc toute datation non-vérifiable.

Des sections transversales de tronc ont été réalisées à différents niveaux du tronc : à la souche, à 1,30 m et tout les cinq PA (en lien avec les branches mesurées) afin de mesurer les largeurs de cernes.

D'autres mesures réalisées dans le cadre de la thèse de Maxime Cailleret (Cailleret 2011) ont également été réalisées sur ces arbres (Annexe 18.).

vi. Arbres de canopée, campagne 2010

À l'automne 2010, afin de compléter l'échantillonnage des stades de développement, cinq arbres non reproducteurs de canopée ont été abattus à l'altitude intermédiaire (N3). Un *défilement rapide* des troncs a été réalisé sur place et un protocole *1-tout-les-3-étages récursif* a été suivi pour les mesures sur les branches, par manque de temps certaines branches n'ont pas été mesurées (1 arbre) ou alors uniquement en *défilement rapide* (2 arbres).

5. Jeux de données acquis : pépinière d'Aix-Les-Milles

i. Méthode d'échantillonnage

Chaque modalité était constituée de 12 répétitions de 35 arbres (6 rangées de deux caisses). Dans les deux modalités à l'ombre, une caisse au milieu du dispositif (troisième rangée) a été choisie pour les mesures. Dans les deux modalités peu ombragées, la mortalité des arbres après quatre ans dépasse 80%, ce qui a obligé un échantillonnage des 35 arbres sur l'ensemble des 12 caisses.

ii. Mesures réalisées durant la campagne 2008

Pour chaque arbre, la longueur et le diamètre des PA successives des axes ont été mesurés. Chaque axe a été positionné au demi-centimètre près sur l'axe qui le porte. La symétrie apparente de l'axe a également été renseignée : bilatérale ou radiale. Cette symétrie apparente correspond à la direction de croissance : respectivement plagiotrope ou orthotrope.

iii. Mesures complémentaires réalisées par la suite

Afin de modéliser la disposition des axes les uns par rapport aux autres, ainsi que le nombre et la dimension des aiguilles, des mesures complémentaires ont été réalisées en 2009 et 2010 :

- En 2009, des mesures destructives, sur des arbres mesurés en 2008, ont permis d'identifier les relations entre longueur de PA et nombre d'aiguilles. Ces mesures ont été réalisées sur huit individus à l'ombre et huit individus à la lumière, à la fois sur des PA à symétrie radiale et bilatérale.
- En 2010, les angles d'insertion des axes ont été mesurés sur l'ensemble des arbres de la caisse de la modalité à l'ombre et peu arrosée ; l'hypothèse étant faite que les arbres des autres modalités se comportent de manière comparable.

Partie IV. Utilisation des données

Lors des mesures d'architecture, un certain nombre d'informations topologiques doivent être notées afin de renseigner la position exacte de la PA dans la structure. La chaîne de traitement doit être capable de conserver ces informations.

1. Du terrain au MTG

Sur le terrain, les mesures sont soit notées sur un cahier puis reportées dans un tableur, ou alors directement notées sur un tableur embarqué dans un PDA endurci (de marque Itronix). La Figure IV-14, montre la structure de données telle qu'elle est sur le tableur (la notation cahier étant similaire).

indiv	n1	n2	n3	n4	n5	lg uc	diam	nb_pv	nb_iv	nb_bg	rem
m6											
	9					12	4.5			3	
	8					12		2			
	a2										
	9					14	3.6			3	
	a2						3.4			3	
	7					6.5		2			
	a2										
	8					14.5	4.2	2			
	a3										
	9					7.5	2.3			2	
	a3							2			
	9					10.5	3.2			2	
	a2						4.3				
	6					6.5		2			
	a2										
	7					13	6.5	2			
	a3										
	8					11	2.62	2			
	a4										
	9					5	1.7				
	a4						1.38				
	9					6	1.64				
	a3						2.4				
	8					17		2	2		
	a3										
	9					10	2.59			2	
	a3						2.49				

Figure IV-14: Structure de données terrain. Remarque : l'arbre est décrit depuis la cime vers la base.

```

^<E1
  +V3
  ^/P2008           3  2
  ^/E1
    +V4
    ^/P2009           2
  ^<E1
    +V4
    ^/P2009           4.5
  ^<P2009           5.5 3.4
^<P2007           12 11.9
^/E50
  +I3
  ^/P2008           5.5           2008
  ^<P2009           2.5 1.9
^<E1
  +V3
  ^/P2008           7.5
^<E1
  +V3
  ^/P2008           9           2008
    
```

Figure IV-15: Structure de données MTG. Remarque : l'arbre est décrit de la base vers la cime.

Ensuite des macro VisualBasic ont été développées afin de transformer ce format de saisie en format MTG (Multi-scale Tree Graph, Godin et Caraglio 1998). Le format MTG a été développé afin de faciliter la notation topologique de l'architecture et les mesures associées. L'intérêt du format MTG, c'est qu'il est adaptable à n'importe quelle plante, ce qui en fait un système de notation trop lourd pour le terrain, d'où l'utilisation d'un format simplifié. La Figure IV-15 montre un extrait d'un fichier MTG.

2. Extractions

La topologie étant une information essentielle pour toute extraction de données, des logiciels dédiés à la lecture et l'extraction de données architecturées ont été utilisés. AmIPy (Dufour-Kowalski et al.) permet l'extraction de données architecturées à travers l'utilisation de script python. Alors que Xplo (de Coligny et Griffon 2011), qui est un logiciel de deuxième génération, permet l'exploration et l'extraction des données de manière interactive ainsi que sous forme de scripts Groovy.

Dans les deux cas, les données étaient extraites sous forme de matrices de texte contenant le maximum d'informations possibles , y compris topologiques, et importées dans R pour l'exploration et l'analyse des données (R Development Core Team 2008).

3. Reconstruction 3D et simulation de l'interception lumineuse.

L'ensemble des mesures réalisées sur les jeunes sapins ayant poussé en pépinière a permis de les reconstruire en 3D et de pouvoir simuler la quantité de lumière interceptée par chaque arbre.

i. Modèles géométriques

A partir des mesures d'angles, il a été possible de mettre en place un modèle de disposition des axes autour de leur porteur (Figure IV-16). Pour les PV d'un même pseudo-verticille, les axes sont disposés de manière équidistante les uns des autres (angle = $360^\circ / \text{nombre de PV}$). Les autres axes (IV et basaux), sont disposés avec un angle phyllotaxique de 80° les uns par rapports aux autres. Tous les axes d'ordre 2 sont insérés à l'horizontal, à l'exception de ceux présentant une symétrie apparente radiale qui sont orthotropes. Tout les axes d'ordre 3, qui sont tous des PV, sont disposés de part et d'autre du porteur (Figure IV-16).

Les mesures de nombre d'aiguilles ont permis de mettre en place des allométries en fonction de la longueur de PA selon la symétrie de l'axe et la modalité d'ombrage.

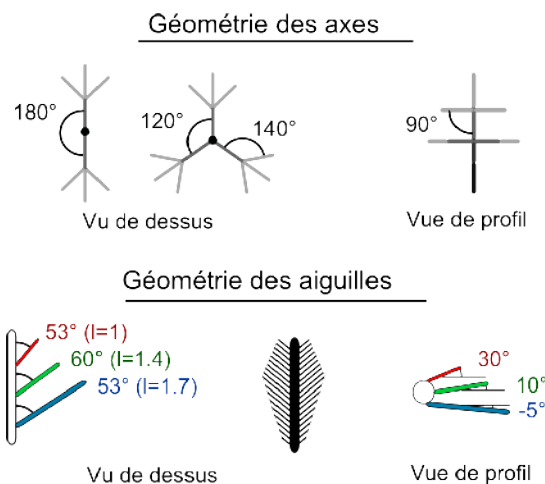


Figure IV-16: Reconstruction de la géométrie des axes et des aiguilles. Pour les axes, les codes couleurs indiquent les années des PA ; pour les aiguilles, le code couleur correspond aux différentes couches d'aiguilles modélisées.

L'observation des axes à symétrie apparente bilatérale, a permis de modéliser la disposition des aiguilles sur la PA en trois couches présentant des angles et des dimensions différentes ; les dimensions des aiguilles changeant avec la position de l'aiguille le long de la PA (Figure IV-16).

Ces modèles de disposition des aiguilles ont surtout un intérêt pour le côté esthétique plus que pour la qualité de la simulation de la lumière : l'ensemble des données étant agrégé au niveau de l'individu et uniquement considéré en relatif.

ii. Reconstruction 3D des arbres et du peuplement

Grâce à l'utilisation de scripts Groovy et d'Xplo, il a été possible de compléter les fichiers de mesures avec les allométries présentées plus haut afin de reconstruire les arbres mesurés sous forme de maquette. Ensuite les différents individus ont été positionnés dans une scène virtuelle dans Simeo (de Coligny et Griffon 2011), de manière à recréer la caisse où ils ont été mesurés. Pour les sapins à la lumière, le fait qu'ils n'aient pas poussé dans la même caisse fait que cette reconstruction est tout à fait théorique et permet surtout de comparer les différentes modalités à des densités équivalentes. En effet, en changeant la distance de plantation, il est possible de simuler des densités d'arbres variables : de l'individu isolé jusqu'à une densité double de la réalité (cf. Chapitre VI :Partie II.).

iii. Simulation de l'interception lumineuse

Des calculs de bilans radiatifs ont ensuite été réalisés sur ces scènes virtuelles à l'aide du logiciel ARCHIMED (Dauzat *et al.* 2008). Ces calculs se décomposent en deux étapes : dans un premier temps, la voûte céleste est divisée en 46 secteurs angulaires, un poids étant donné à chacun de ces secteurs en fonction de la course du soleil sur la période considérée et la latitude choisie. Dans un second temps, la scène est visualisée selon chacun de ces 46 angles de vue, l'hypothèse étant qu'un organe visible selon un point de vue, sera un organe recevant de la lumière lorsque le soleil est à cette position. La quantité de lumière reçue pour chaque organe sera donc la somme de la surface de l'organe interceptant la lumière (surface visible) selon le secteur, pondérée par le poids du secteur en question.

Afin d'éviter des problèmes de bords, la toricité est utilisée afin de simuler un peuplement constitué d'une répétition à l'infini de la scène : chaque élément sortant de la scène dans une direction retourne dans la scène dans la direction opposée.

Partie V. Quelques méthodes d'analyses utilisées

L'objectif de cette partie n'est pas de faire une liste exhaustive des méthodes statistiques utilisées dans cette thèse, ni d'en décrire les fondements théoriques, mais plutôt d'expliquer pourquoi elles ont été utilisées et avec quelles hypothèses.

À l'exception des semi-chaînes de Markov cachées faites sur Vplants (Dufour-Kowalski *et al.*), l'ensemble des analyses statistiques a été réalisée sur R (R Development Core Team 2008).

La diversité des méthodes utilisées vient du fait que l'un des objectifs de la thèse était d'explorer différentes méthodes statistiques pour caractériser leur pertinence pour l'analyse des données issues de mesures architecturales. C'est pour cette raison que plusieurs méthodes ont parfois été utilisées dans le même objectif.

Quantification de la plasticité :

Pour chaque méthode concernée est donnée, dans ce type d'encadré, comment l'effet de l'environnement est pris en compte dans l'analyse et donc de quel manière il est quantifié.

1. Modèles linéaires

Les modèles linéaires sont parmi les modèles statistiques les plus utilisés en biologie. Ces modèles cherchent à prédire au mieux les valeurs d'une variable réponse quantitative en fonction d'une, ou plusieurs, variables explicatives. Pour cela, les paramètres du modèle (Équation 1) sont estimés de manière à minimiser l'écart entre les valeurs prédites et les valeurs observées de la variable réponse.

$$Y_i = \beta_0 + \sum_{j=1}^p (\beta_j \cdot X_{ij}) + \varepsilon_i$$

Équation 1: Formule du modèle linéaire. Avec Y_i la $i^{\text{ème}}$ observation de la variable réponse ; β_0 l'ordonnée à l'origine ; X_{ij} la $i^{\text{ème}}$ observation de la $j^{\text{ème}}$ variable explicative ; p le nombre de variables explicatives X ; β_j le coefficient multiplicateur de la $j^{\text{ème}}$ variable explicative et ε_i l'erreur résiduelle de la $i^{\text{ème}}$ observation (la part de variabilité non expliquée par le modèle).

Les variables explicatives avec le meilleur pouvoir de prédiction étant celles dont le coefficient multiplicateur s'écarte significativement de 0. Sous réserve d'un choix pertinent des variables explicatives, ce type de modèle permet souvent d'identifier quelles variables sont à l'origine des variations de la variable réponse. Le fait d'intégrer conjointement plusieurs variables explicatives permet de faire la part des effets propres à chaque variable.

Ce type de modèle suppose des relations linéaires entre la variable réponse et les variables explicatives, il est toutefois possible d'inclure des facteurs d'interactions ou des transformations des variables explicatives quantitatives mais cela complexifie le modèle et doit être utilisé avec précaution.

Il est possible d'inclure des variables explicatives qualitatives, moyennant l'utilisation de fonctions indicatrices. En effet, on ne peut pas identifier l'effet d'un niveau d'une variable qualitative en tant que tel mais uniquement relativement à un autre niveau : avec trois niveaux, il est possible de tester deux effets binaires (0/0/1 et 0/1/0) par exemple.

Ont également été utilisés des modèles logistiques qui font partie de la famille des modèles linéaires généralisés (GLM) qui permettent d'étudier une variable réponse binaire (e.g. présence/absence) notamment grâce à une fonction lien (logit).

Bien que cela ne soit pas présenté, l'obtention d'un modèle pertinent nécessite une étape de sélection de modèles où différentes combinaisons de variables explicatives sont testées afin de mieux comprendre leur relations et éviter les erreurs d'interprétation : par exemple, si deux variables explicatives sont fortement corrélées, il est difficile de faire la part de chaque variable explicative sans en enlever une du modèle. De même, il est important d'étudier la forme des résidus (part de variabilité inexplicée, notée ε dans Équation 1) qui doit s'approcher d'une loi normale de moyenne nulle afin de rester dans le champ d'application du modèle linéaire.

Dans la thèse, l'effet altitude (à trois niveaux) a été traité comme une variable qualitative ordonnée. Deux fonctions indicatrices ont été utilisées : une fonction indicatrice linéaire (notée L) qui considère l'altitude intermédiaire comme présentant un effet intermédiaire aux deux autres, et une fonction indicatrice quadratique (notée Q) qui considère l'altitude intermédiaire comme différente des deux autres, qui sont elles identiques.

L'ouverture de canopée a été ajoutée comme un effet fixe (variable quantitative continue), cela fait donc l'hypothèse d'une courbe de réponse linéaire entre le trait analysé et l'environnement lumineux. Ce même type d'approche a été réalisé avec l'estimation de la quantité de lumière interceptée par les jeunes sapins qui ont été reconstruits.

2. Modèles à effet aléatoire (R-package lme4)

Les effets aléatoires sont souvent utilisés pour structurer une part de la variance non expliquée par les effets fixes (*i.e.* les variables explicatives dans le modèle linéaire). On fait l'hypothèse qu'une part de la variabilité peut être expliquée par un manque d'indépendance entre les mesures (pseudo-réplication). Par exemple, si des mesures ont été faites à différentes dates sur des mêmes individus, un effet aléatoire individu peut permettre de capter la part de variabilité due à la répétition de la mesure sur le même individu, et l'effet aléatoire « date » permettra de prendre en compte la part de variabilité due au fait que plusieurs mesures ont été faites au même moment. Dans les faits, une valeur d'écart à la moyenne sera ajustée pour chaque individu et chaque date, la distribution de ces écarts devant suivre une loi normale centrée.

L'estimation de l'effet aléatoire permet d'avoir une idée de la structuration de l'erreur : par exemple, les effets aléatoires dates vont capter la part de variabilité due au fait que les mesures sont faites la même année. Il est donc possible d'identifier quelles sont les années qui présentent des mesures sortant de la moyenne (Chaubert-Pereira 2008). Durant la thèse, cette approche a été utilisée afin d'étudier de manière implicite l'effet du climat sur la structure des PA, en faisant l'hypothèse que le climat est à l'origine des fluctuations inter-annuelles de structure. L'estimation de l'écart-type de l'effet aléatoire sera donc une estimation de l'amplitude de la plasticité du trait analysé en réponse aux fluctuations inter-annuelles du climat.

3. Régression PLS (R-package pls)

La régression PLS (Partial Least Square ou Projection to Latent Structure selon les auteurs) est une approche multivariée qui cherche à résumer un ensemble de variables explicatives en un nombre réduit de variables latentes de manière à ce qu'elles prédisent au mieux une ou plusieurs variables réponses, elles-mêmes structurées en variables latentes. Les variables latentes sont construites comme des combinaisons linéaires de variables explicatives prédisant au mieux les combinaisons linéaires des variables réponses. Cela permet de gérer un grand nombre de variables explicatives fortement corrélées entre-elles, l'une des limites du modèle linéaire.

Dans le cadre de cette thèse, la régression PLS a été utilisée pour étudier l'effet des variables climatiques sur les composantes de la croissance (Thabeet *et al.* 2009; Girard *et al.* 2011).

Habituellement, la régression PLS est utilisée lorsque le nombre d'individus est très faible au regard du nombre de variables explicatives. Ici, le nombre de mesures pour une même année étant très fort, il a été choisi d'avoir une démarche stricte pour limiter les erreurs d'interprétation : le choix du nombre de variables latentes a été fait par validation croisée en utilisant l'ensemble des mesures des années 1996, 2000, 2004 et 2008, comme données de validation. Ensuite, une approche de jackknife a été employée afin d'identifier uniquement les effets qui restent visibles bien que deux années de mesures soient enlevées du jeu de données (toutes les combinaisons sont testées). Cette démarche met ainsi en évidence les effets récurrents d'une année sur l'autre, plutôt que des effets exceptionnels.

Cette méthode va donc permettre d'identifier les variables climatiques qui occasionnent une réponse plastique du trait étudié (i.e. pente de la courbe de réponse différente de zéro).

4. Classification non supervisée des trajectoires (R-package kml)

La classification non supervisée des trajectoires est une méthode de classification des données longitudinales (Genolini et Falissard 2010). La classification est basée sur les algorithmes de K-means.

La comparaison se fait sur la base de la distance euclidienne entre chaque trajectoire : moyenne de la distance euclidienne entre chaque couple de valeurs à une même date. Ce mode de calcul de distance va donc regrouper ensemble les trajectoires présentant des valeurs proches, aux mêmes dates.

Le choix du regroupement optimal se fait sur la base du critère de Calinski-Harabatz. Ce critère est utilisé pour aider au choix du nombre de groupes, mais à valeurs comparables le biologiste peut choisir entre plusieurs choix de nombres de groupes.

A l'usage, la classification des trajectoires permet à la fois d'explorer des ensembles de

trajectoires de longueurs différentes (grâce à la représentation de la courbe moyenne par groupe) mais également de créer une typologie résumant ces trajectoires. Enfin, en contraignant les trajectoires traitées, il est possible d'utiliser cet outil pour faire une typologie de formes de trajectoires de croissance.

5. Semi-chaînes de Markov cachées (Hidden Semi-Markov Chains, HSMC)

Les chaînes de Markov sont utilisées pour modéliser les transitions d'un individu d'un état à l'autre. Les chaînes de Markov s'intéressent aux probabilités d'aller dans un état donné au pas de temps suivant sachant l'état actuel (il est également possible de rester dans le même état).

Afin de s'approcher de modèles pertinents pour étudier les trajectoire de croissance des méristèmes, ce sont des modèles basés sur des semi chaînes de Markov cachées (HSMC : Hidden Semi Markov Chain) qui ont été utilisés dans cette thèse. Ces modèles ont déjà fait leur preuves pour la modélisation des propriétés des PA successives misent en place par le méristème apical du tronc (Guédon *et al.* 2007b; Chaubert-Pereira *et al.* 2009; Taugourdeau *et al.* 2011).

Les modèles semi-Markov correspondent à des modèles où les probabilités de rester dans l'état sont remplacées par des temps de séjour explicites sauf pour l'état absorbant : le temps de séjour dans l'état est défini au moment où l'individu rentre dans l'état. Les probabilités de transition entre états restent comme pour les chaînes de Markov simples. Un modèle de chaîne de Markov simple correspond donc à un modèle semi-Markov avec des lois de temps de séjour suivant des lois géométriques : taux de décroissance constant à partir d'une valeur maximale de 1 (lois dites « sans mémoire »). L'avantage d'utiliser les temps de séjour, c'est de pouvoir modéliser des processus avec mémoire : le fait de rester dans l'état dépend du temps déjà passé dedans. Dans cette thèse, les lois de temps de séjour sont des binomiales négatives qui permettent de gérer des formes de distribution très variées avec trois paramètres.

L'ajout du côté caché au modèle semi-Markov signifie que l'état de l'individu n'est pas directement observable mais est estimé à partir de la ou les variables mesurées, les modèles pouvant être multivariés. La succession des états correspond alors à un processus latent, chaque état latent présentant ses propres lois d'observations (*i.e.* l'estimation des paramètres des lois d'observation est conditionnelle à l'état) ; voir Guédon *et al.* (2007b) et Heuret (2002) pour plus de détails.

i. Hypothèses de la modélisation HSMC

L'une des hypothèses fortes de la modélisation HSMC appliquée aux successions de PA, est que la croissance de l'arbre peut être modélisée comme une succession ordonnée d'états (Guédon *et al.* 2007b). De plus, l'utilisation de lois d'observation différentes pour chaque variable, suppose que sachant l'état, les données sont supposées indépendantes les unes des autres : pas

d'auto-corrélation ni de covariation. Bien que ces hypothèses soient fortes, la modélisation HSMC permet de segmenter le développement du méristème tout en rendant compte d'un grand nombre de variations et covariations identifiées par d'autres approches.

Enfin, comme toute démarche de modélisation, le nombre de paramètres peut facilement augmenter si le nombre d'états est trop élevé. Un bon modèle sera caractérisé par un nombre réduit d'états, des lois d'observations se recouvrant peu entre états adjacents, une certaine insensibilité au choix des valeurs d'initialisation et une matrice de transition proche d'une matrice dégénérée : chaque ligne de la matrice correspond à une loi de transition entre états distincts et cette ligne n'est constituée que de 0 et de 1, la transition d'état est donc déterministe sachant l'état courant.

ii. Sorties du modèle et interprétations biologiques

Paramètres estimés

Les paramètres des lois d'observations permettent de caractériser chaque état par les propriétés des variables mesurées (e.g. moyenne des longueur de PA, dispersion du nombre d'axes portés ...). Généralement, cela permet d'identifier des *phases de croissance* présentant des propriétés de PA bien définies.

Les probabilités initiales et la matrice de transition permettent d'étudier la fréquence des différentes successions d'états rencontrées dans la population. Généralement pour la modélisation appliquée aux successions de PA, ce sont des modèles quasi déterministes qui émergent (Guédon *et al.* 2007b; Chaubert-Pereira *et al.* 2009; Taugourdeau *et al.* 2011) : l'ensemble de la population présentant les mêmes successions d'états ou phases de croissance.

Les paramètres des lois de temps de séjour permettent d'identifier le temps passé, en années, dans chaque état avant d'en sortir.

Séquences restaurées

À l'aide du modèle estimé, il est possible de restaurer l'état le plus probable à chaque mesure avec un critère permettant d'estimer la qualité de cette restauration. Cela permet à la fois de discrétiser la succession de PA formant l'axe, mais également d'identifier les PA similaires entre axes. Ces états restaurés permettent donc d'accéder aux phases de croissance de chaque PA.

Sous l'hypothèse que le modèle estimé rend compte du développement des axes, il est donc possible de soustraire l'effet développement des observations.

6. Autres méthodes exploratoires

Afin de mieux comprendre la structuration des données, plusieurs approches ont souvent été utilisées sur les mêmes données :

- Les approches multivariées de type Analyses en Composantes Principales (ACP) ont permis une première exploration des corrélations existantes entre variables quantitatives (packages `ade4` et `FactoMineR`).
- Des modèles additifs généralisés (GAM) ont également été utilisés dans le cas où les relations entre variables étaient non linéaires (R-packages `gam` et `gamME` pour inclure des effets aléatoires). Les modèles GAM incluent une phase d'estimation de fonctions splines (courbes non paramétriques) pour gérer les relations non-linéaires. Ces modèles ont ensuite facilité le choix des transformations de variables explicatives pour les modèles linéaires.

Chapitre V : Le développement *in situ* du sapin

Cette partie traite du développement architectural du sapin au Mont Ventoux indépendamment de son environnement. Elle discute des tendances communes aux arbres mesurés.

Partie I. Résultats introductifs

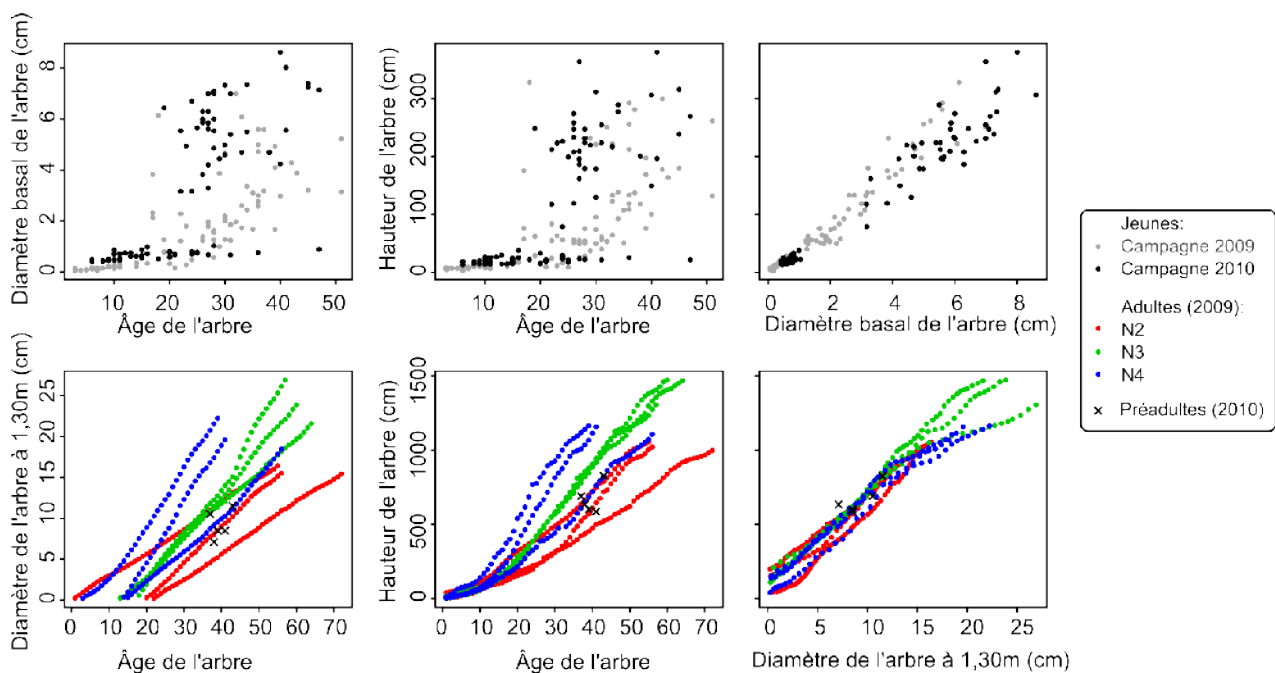


Figure V-1: **Croissance des sapins au Mont Ventoux, tendances générales.** Relation entre âge, diamètre et hauteur des arbres mesurés. Chaque trajectoire de points colorés (en bas) correspond à un arbre abattu durant la campagne 2009, la trajectoire étant déduite des mesures rétrospectives de croissance primaire et secondaire (à 1,30 m). *N.B.* Le diamètre est pris au collet pour les arbres de sous-bois et à un 1,3m pour les arbres de canopée.

Bien que présente chez les jeunes sapins, la corrélation entre l'âge et le diamètre basal ou la hauteur (P .value $< 0,01$ pour un test de Spearman de corrélation sur les rangs dans les deux cas) est plus faible qu'entre le diamètre basal et la hauteur (Figure V-1). Cela se retrouve sur les arbres adultes dont les trajectoires hauteur/diamètre sont très semblables (Figure V-1).

La variabilité associée à l'âge correspond à deux phénomènes, l'un méthodologique : il est difficile d'identifier les arrêts de croissance sur la base de tronc âgé (voir Chapitre IV :Partie III. 1. iii.) ; et l'autre biologique : la cinétique du développement peut varier entre individus, notamment pour des raisons environnementales. La hauteur de l'arbre apparaît donc comme un trait plus pertinent que l'âge pour caractériser *a posteriori* le développement d'un arbre au cours de sa vie, la lecture rétrospective du diamètre étant plus intrusive.

Comme le sapin présente un tronc orthotrope à croissance indéfinie (Edelin 1977), la hauteur de l'arbre correspond à la somme des longueurs des Pousses Annuelles (PA) successives mises en place par le méristème apical du tronc. L'échelle de la PA est donc une échelle d'observation adaptée pour analyser les étapes de la construction de l'arbre. De plus, la longueur des PA fait partie des traits rapides à mesurer *a posteriori*.

Les résultats sur les jeunes arbres seront présentés dans un premier temps pour caractériser la première phase de développement. Les données issues des arbres adultes et

préadultes, en effectif plus faible, viendront par la suite prolonger les interprétations faites sur les jeunes.

Partie II. Résultats : développement des jeunes arbres au Mont Ventoux

Les semis d'un an présentent entre six et huit cotylédons généralement suivis d'une rosette d'aiguilles (Figure IV-7c).

1. Expression des premiers axes latéraux

Le développement des jeunes sapins est caractérisé par l'expression successive de différents type d'axes latéraux : les premiers axes Pseudo-Verticillaires apparaissant sur le tronc, ordre de ramification 2 (PV2) lorsque l'arbre fait environ 6 cm de haut (Figure V-2) ; les premiers axes pseudo-verticillaires d'ordre de ramification 3 (PV3), lorsque l'arbre fait environ 12 cm de haut (Figure V-2) ; les premiers axes Inter-Verticillaires sur le tronc (IV2) sont peu structurés en fonction de la hauteur et les premiers axes inter-verticillaires sur les PV2 (IV3) (Figure V-3), lorsque l'arbre fait environ 40 cm de haut (Figure V-3).

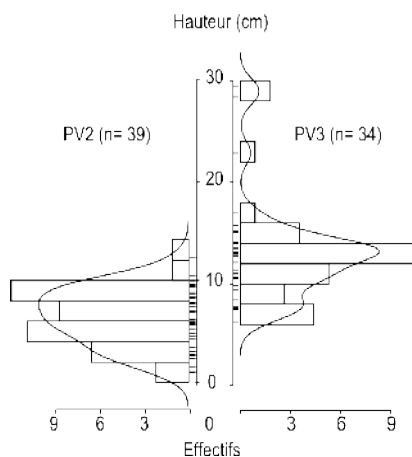


Figure V-2: Hauteur d'expression du premier pseudo-verticillaire d'ordre 2 et 3.

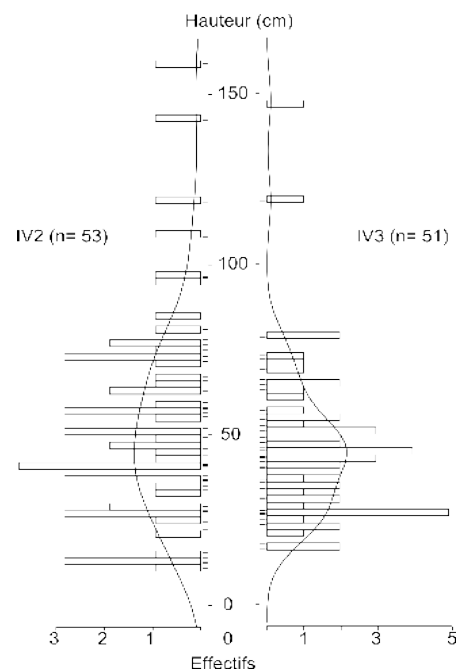


Figure V-3: Hauteur d'expression du premier inter-verticillaire d'ordre 2 et 3.

L'expression de ces différents événements morphologiques peut être utilisée pour découper le développement du jeune sapin en plusieurs périodes. Ces périodes peuvent être identifiées *a posteriori* par la lecture rétrospective, elles correspondent alors à des zones. Du fait de l'élagage, l'ensemble de ces périodes n'est jamais identifiable sur un même arbre. Les analyses ont été faites séparément pour les pseudo-verticillaires et les inter-verticillaires sur des individus où ces événements morphologiques sont clairs.

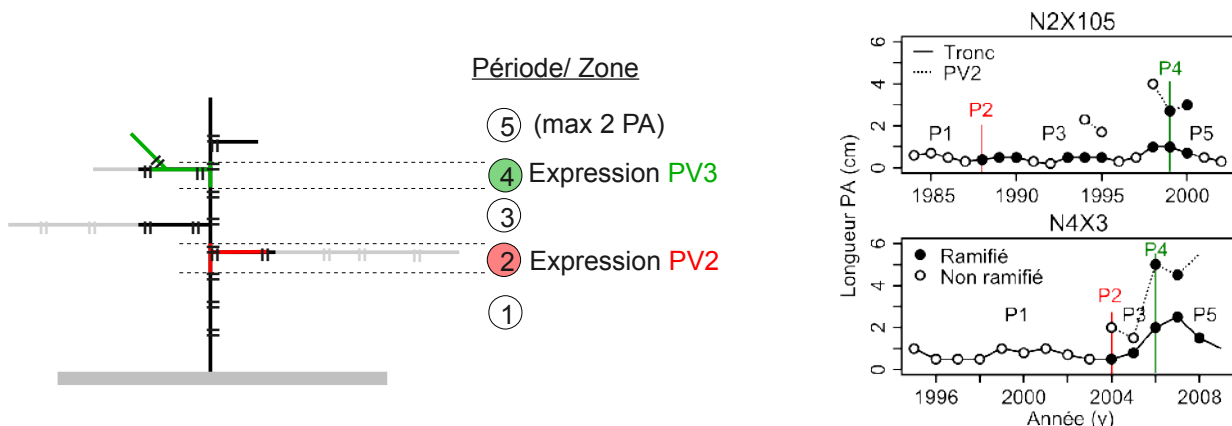


Figure V-4: **Découpage du développement de l'arbre en périodes, selon l'expression des PV2 et PV3.** Sont exclues les pousses ne pouvant être caractérisées. Les séquences de longueurs de PA du tronc et de longueur de première PA du PV2 sont présentées pour deux arbres caractéristiques .

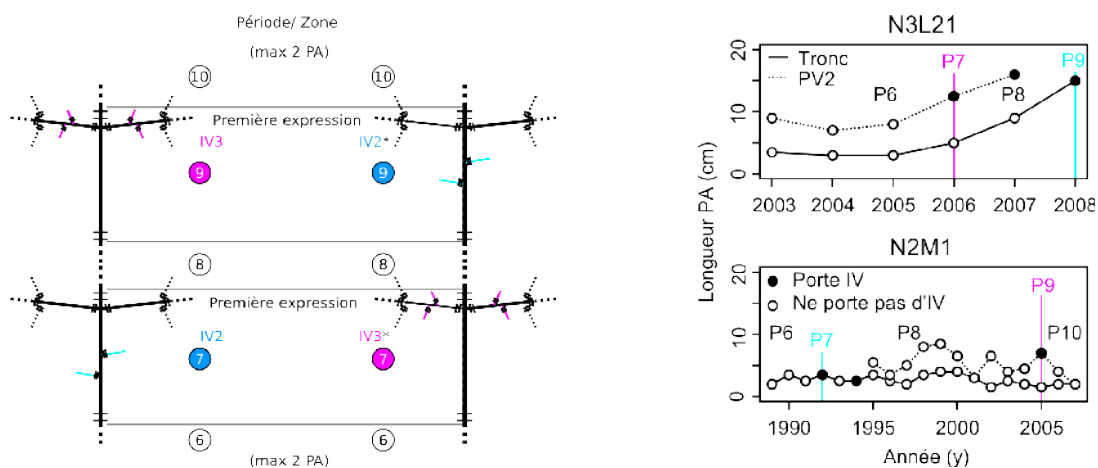


Figure V-5 : **Découpage du développement de l'arbre en périodes, selon l'ordre d'expression des IV,** deux groupes sont constitués: à gauche, le groupe 1 et à droite le groupe 2. Les séquences de longueurs de PA du tronc et de longueur de première PA du PV2 sont présentées pour un arbre par groupe.

Les périodes suivantes ont été identifiées (Figure V-4 ; Figure V-5) :

- En fonction de l'expression des PV2 et PV3:
 - Période 1 : les années suivant la germination
 - Période 2 : Première branche pseudo-verticillaire (PV2)
 - Période 3 : les années suivant la période 2
 - Période 4 : expression de la première branche ramifiée (PV3)
 - Période 5 : les deux années suivant la période 4
- En fonction de l'expression des IV2 et IV3:
 - Période 6 : les deux années précédant l'expression du premier rameau inter-verticillaire

- Période 7 : expression du premier inter-verticillaire sur le tronc (groupe 1) ou sur les branches (groupe 2)
- Période 8 : les années suivant la période 7
- Période 9 : expression des inter-verticillaires sur le tronc (groupe 2) ou sur les branches (groupe 1)
- Période 10 : Les deux suivant la période 9

les périodes 5 et 6 et 10 ont été limitées à deux ans afin qu'elles ne soit pas trop différentes des autres. Pour l'expression des inter-verticillaires, deux groupes d'individus ont été identifiés : ceux présentant en premier des IV sur le tronc puis sur les branches (groupe 1), et ceux faisant l'inverse ou les deux en même temps (groupe 2).

i. Évolution des propriétés morphologiques des PA successives formant les différents axes

En nombre de PA du tronc	P 2	P 3	P 4	P 5
0 PV2	0	30	0	4
1 PV2	39	113	19	46
2 PV2	0	7	6	19

En nombre de première PA de PV2	P 3	P 4	P 5
0 PV3		0	13
1 PV3		18	13
2 PV3		7	25

Tableau V-1 : Nombre de PA portant zéro, un ou deux PV selon la période de développement (notée P). Pour les périodes pouvant durer plusieurs années (P1, P3 et P5), plusieurs PA peuvent correspondre au même individu.

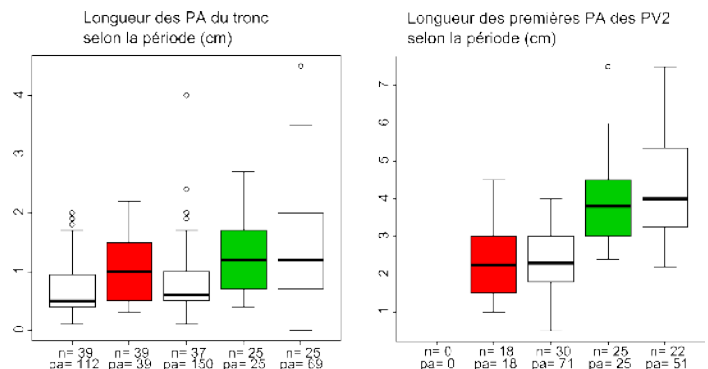


Figure V-6: Longueurs des PA du tronc et des premières PA des PV2 selon la période de développement. Le nombre d'individus (n) et le nombre de PA (pa) sont donnés pour chaque classe.

	Groupe 1				Groupe 2			
En nombre de PA du tronc	P 7	P 8	P 9	P 10	P 7	P 8	P 9	P 10
0 IV2	0	58	11	28	21	64	0	33
1 IV2	12	4	2	1	1*	0*	9	10
2+ IV2	2	4	1	9	2*	0*	12	22

En nombre de 1ère PA de PV2	P 8	P 9	P 10
0 IV3	0	19	18
1 IV3	6	7	13
2+ IV3	8	7	28

Tableau V-2 : Nombre de PA portant zéro, un ou au moins deux IV selon la période de développement (notée P). * correspond aux arbres exprimant les deux types d'IV en même temps. Pour les périodes pouvant durer plusieurs années (P8 et P10), plusieurs PA peuvent correspondre au même individu.

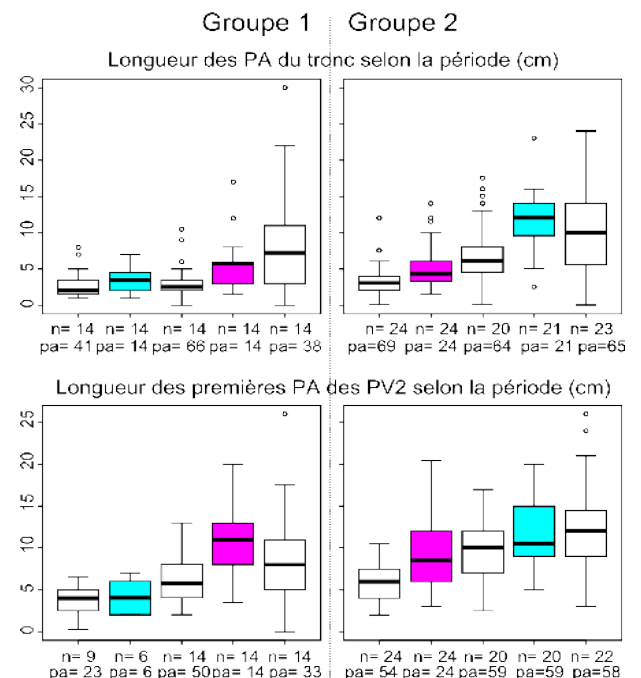


Figure V-7: Longueurs des PA du tronc et des premières PA des PV2 selon la période de développement. Le nombre d'individus (n) et le nombre de PA (pa) sont donnés pour chaque classe.

Apparition des axes pseudo-verticillaires d'ordre 2 et 3

Période 1 : les années suivant la germination, la plantule met en place de courtes PA non ramifiées faisant moins d'1 cm (Figure V-6) :

Période 2 : la première PA du premier PV2 fait environ 2,5 cm de long (Figure V-6). L'expression des PV2 est associée à une légère augmentation des longueurs des PA porteuses du tronc. Ces pousses sont plus longues d'en moyenne 0,4 cm (P.value <0,001 pour un test de comparaison de moyennes basé sur 20 000 permutations). L'expression des PV2 est donc associée à un seuil de longueur de PA porteuse.

Période 3 : les PA du tronc mises en place suite à la période 2, portent généralement un axe latéral (Tableau V-1). Lorsque que les PA de la période 3 portent des PV2, elles font, en moyenne, 0,17 cm de moins que les PA de la période 2 (P.value = 0,04 ; même test que plus haut) ; par contre, lorsque qu'elles ne sont pas ramifiées, elles présentent des PA plus courtes, d'en moyenne 0,6 cm, que celles de la période 2 (P.value <0,001 ; même test que plus haut). Les premières PA des PV2, qui sont mises en place durant la période 3, présentent des longueurs identiques à celle de la période 2 (P.value >0,05 ; même test que plus haut). La ramification est donc plutôt une conséquence de la longueur de la PA et non une cause. Cela est confirmé par le fait que la ramification dans la période 3 n'est pas systématique.

Période 4 : L'expression des PV3 est associée à une augmentation moyenne de 1,6 cm de la longueur des PA qui les portent (P.value <0,001 même test que plus haut), et dans une moindre mesure des PA ramifiées du tronc : +0,4 cm (P.value <0,001 même test que plus haut). L'expression des PV3 est associée à un seuil de longueur de la PA porteuse.

Période 5 : les PA du tronc et la première PA des PV2 qui font suite à l'expression des PV3 (Figure V-6) présentent des dimensions comparables à celles de la période 4 (P.value > 0,05 dans les deux cas). L'expression des PV3 suit donc le même schéma d'expression que les PV2. Cette cinquième période est marquée par la généralisation de la ramification pseudo-verticillaire sur le tronc (Tableau V-1). La première PA de ces PV2 va généralement porter 2 PV3 et plus rarement 0 ou 1.

Plus l'arbre est haut, et plus les pousses annuelles du tronc sont longues et ramifiées.

Apparition des axes inter-verticillaires d'ordre 2 et 3

Au niveau de l'expression des IV3, les points communs entre les deux groupes sont importants. L'expression des IV3 est associée à une même augmentation de longueurs des PA du tronc (Figure V-7), d'environ trois cm à environ 6 cm (groupe 1 : 2,9 → 6,0 cm ; groupe 2 : 3,2 → 5,5 cm ; dans les deux cas : P.value <0,001 pour des tests de comparaison de moyennes basés sur 20 000 permutations). Les premières PA des PV2 qui portent ces IV3 présentent une augmentation similaire entre les deux groupes (Figure V-7) : d'environ 6 cm à environ 10 cm (groupe 1 : 6,0 → 10,9 cm ; groupe 2 : 5,6 → 9,2 cm ; dans les deux cas : P.value <0,001 ; mêmes tests que plus haut). Cela indique que les deux groupes ne diffèrent pas quant à la mise en place des IV3 (Aucun effet groupe significatif que ce soit pour le tronc ou les PV2, P.value >0,05 ; mêmes tests que plus haut). Et comme pour les PV2 et PV3, l'expression des IV3 est associée à un seuil de longueur.

C'est l'expression des IV2 qui diffère entre les deux groupes : Pour le groupe 1 (Figure V-7), l'expression des IV2 n'est associé ni à une augmentation de longueurs des PA du tronc (*i.e.* PA porteuses), ni à une augmentation des premières PA des PV2 (P.value >0,05 dans les deux cas ; mêmes tests que plus haut). Alors que pour le groupe 2, l'expression des IV2 est associée à une

augmentation des longueurs à la fois sur le tronc (6,6 → 11,5 cm ; P.value <0,001 ; même test que plus haut) et sur la première PA des PV2 (10,0 → 11,8 cm ; P.value <0,001 ; même test que plus haut).

Il est possible d'en déduire que :

- Le seuil de longueur de PA associé à l'expression des premiers IV3 est stable parmi les arbres mesurés, bien que se manifestant à des hauteurs d'arbres variables (Figure V-3). Cela est confirmé par l'expression directe d'au moins deux IV3, dans 20 cas (8+12) sur 38 (20+6+12) et le maintien de cette potentialité sur les PV2 mis en place par la suite (Tableau V-2). Ce schéma étant cohérent avec celui de l'expression des PV2 et PV3.
- Par opposition, l'expression des premiers IV2 peut avoir lieu sur une large gamme de longueur de PA (Figure V-7). Toutefois lorsqu'ils apparaissent « tôt » (cf. groupe 1) cette potentialité est perdue par la suite dans 58 cas sur 66 (Tableau V-2). Alors qu'avec une expression plus « tardive » (cf. groupe 2) cette potentialité reste plus présente : 33 cas sur 65 (Tableau V-2). Seul le schéma d'expression des IV2 du groupe 2 est cohérent avec l'expression des autres types d'axes.

Probabilité de présence de chaque type de rameau en fonction de la hauteur

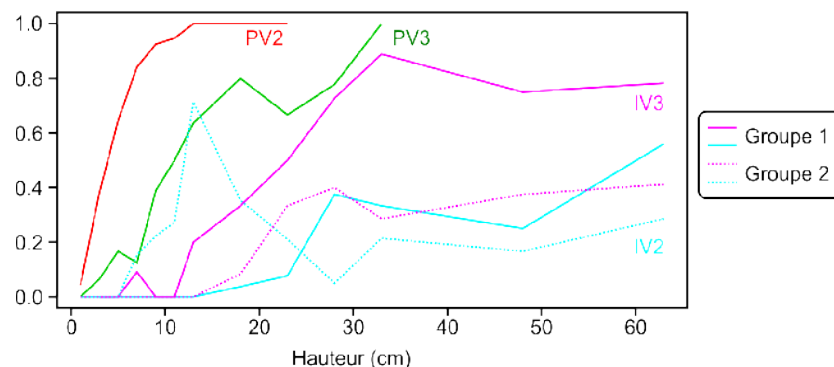


Figure V-8: **Probabilité d'une PA du tronc ou qu'une première PA de PV2 présente des PV et/ou IV selon sa hauteur.** Les probabilités ne sont calculées que sur les arbres fiables dans la zone en question. Ce qui explique que les probabilités pour les PV2 et PV3 ne soient pas calculées sur des arbres de grande taille.

L'expression précoce d'axes inter-verticillaires sur le tronc semble sporadique et éphémère (Figure V-8) et fait penser à une réaction traumatique. Cela est confirmé pour deux arbres qui présentent les traces d'une mort d'apex à l'extrémité de la PA portant l'IV2. Par ailleurs, il est intéressant de noter, que la majorité des arbres présentant ces IV2 précoces viennent de la station N2 (9 sur 14).

ii. Lien entre le nombre d'axes portés et la dimension de la pousse porteuse

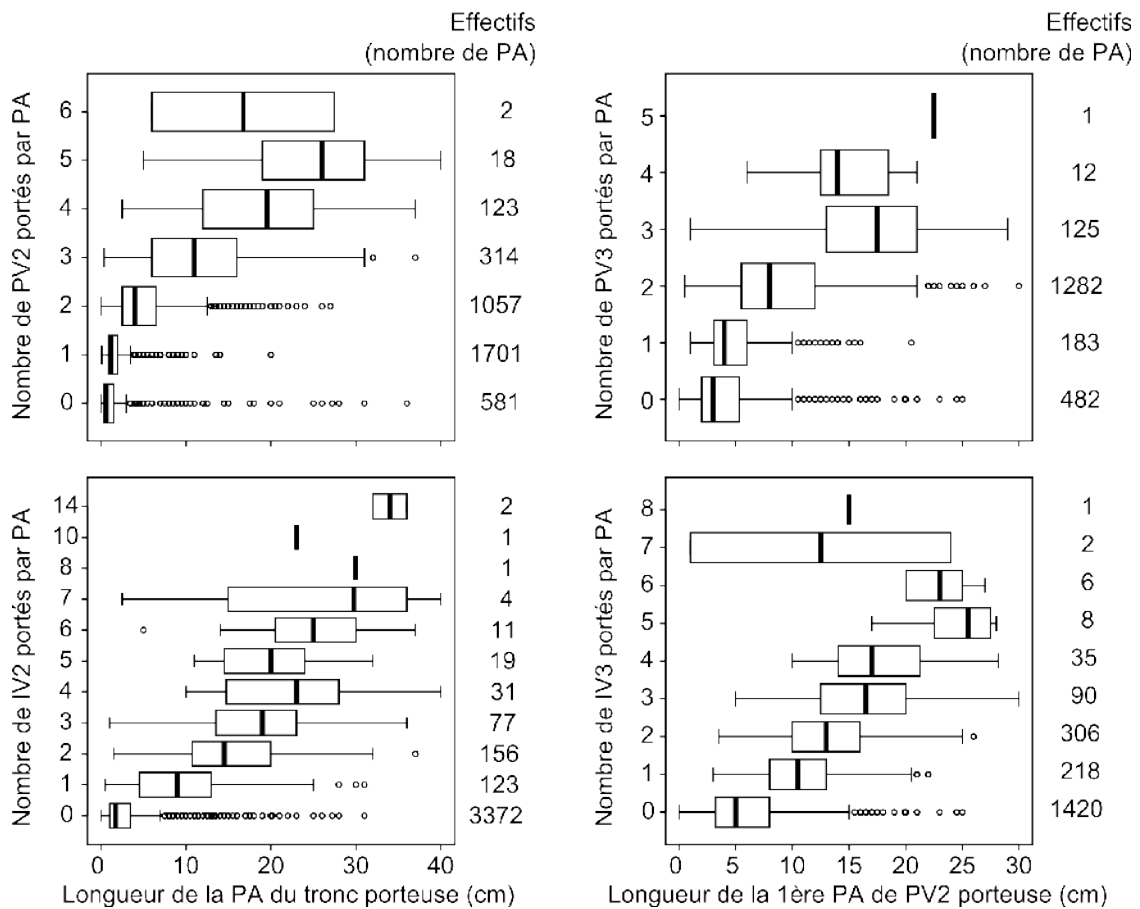


Figure V-9: **Lien entre la longueur de la PA porteuse et le nombre d'axes latéraux en fonction de leur type.** Les boîtes à moustaches ont été utilisées afin de mieux rendre compte de la densité de points pour une même longueur de PA.

Cette partie traite de l'ensemble des PV2 et IV2 apparaissant sur le tronc et PV3 et IV3 apparaissant sur la première PA des PV2.

Pour les quatre types d'axes (Figure V-9), il existe une bonne corrélation entre la longueur de la PA porteuse et le nombre d'axes portés (dans chaque cas : P.value <0,001 pour un test de Spearman de corrélation des rangs). La relation longueur et nombre d'axes pseudo-verticillaires présente une forme « logarithmique » tandis que la relation longueur et nombre d'axes inter-verticillaires présente une forme linéaire voir « exponentielle ».

Les effectifs par classe de pousses annuelles mettent en évidence un phénomène identifié durant les mesures : les PA des PV2 présentent généralement deux PV3 lorsqu'elles sont ramifiées (Figure V-9).

iii. **Synthèse**

Le développement des jeunes sapins est caractérisé par un accroissement progressif de la longueur de pousses annuelles mises en place par les méristèmes primaires du tronc, apical et axillaires. Ces accroissements de longueur de PA sont associés à l'apparition puis l'augmentation du nombre d'axes latéraux, IV et PV, portés par le tronc et la première année des branches. À l'exception notable de l'expression précoce d'IV2 sur le tronc de certains arbres.

Le développement non séquentiel d'axes sur le tronc, fréquemment rencontré chez les arbres en réponse à un contexte stressant (Nicolini *et al.* 2001, 2003), implique généralement de la ramification différée ou « épïcormique » (*i.e.* apparaissant de nombreuses années après la mise en place de la PA porteuse). Toutefois, chez le sapin, cela semble pouvoir être associé à de la ramification à développement différé d'un an. On ne peut toutefois pas exclure, de par les limites de la lecture rétrospective de la croissance (difficulté à dater une structure ne poussant plus), que cela ne soit pas de la ramification différée.

L'expression des PV2, PV3 et IV3 sont donc autant de seuils de différenciation architecturale qui peuvent être identifiés et traduisent des augmentations de longueurs de PA porteuse. Par opposition, l'expression des premiers IV2 peut se manifester à différents moments du développement de l'arbre et est donc moins pratique d'usage. Bien que cela n'ait pas été étudié, l'expression des PV4, vers 50 cm de haut, et des PV5, beaucoup plus tard, fait également partie de la séquence de développement architectural des arbres étudiés.

L'augmentation des longueurs de PA durant la phase d'établissement est quelque chose de fréquent, chez les arbres, quelque soient les contraintes du milieu (Heuret *et al.* 2006; Chaubert-Pereira *et al.* 2009; Taugourdeau *et al.* 2011). Toutefois, ces tendances présentent des fluctuations, notamment associées au climat (Chaubert-Pereira *et al.* 2009; Taugourdeau *et al.* 2011), qui peuvent rendre ponctuellement réversibles certaines expressions : par exemple, les PA mise en place après l'expression de la première branche ne sont pas ramifiées dans près d'une PA sur cinq (Tableau V-1) ; cela pouvant être expliqué par des PA plus courtes. C'est pour cette raison que les PA non-ramifiées de la période 3 ont été exclues des comparaisons de moyennes. Il est néanmoins important de garder à l'esprit que ces PA font autour d'un centimètre et que, par conséquent, la mesure peut être légèrement biaisée par la déformation des marqueurs de croissance causée par la présence de ces axes latéraux.

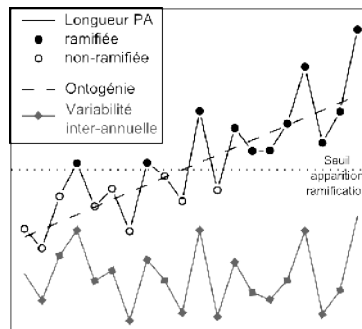


Figure V-10 : **Expression de la ramification (points noirs) selon la longueur de la pousse porteuse** (ligne épaisse + points) : le seuil d'expression est en trait pointillé (horizontal). Les deux traits pleins et fins correspondent aux deux composantes de la longueur de la PA : une composante croissante pour le développement et une stochastique pour la variabilité inter-annuelle. (données simulées)

On peut supposer que l'environnement, par exemple le climat, est à l'origine d'une partie de ces fluctuations inter-annuelles de croissance qui se superposent aux tendances ontogéniques. Dans ce contexte, l'expression de la première branche correspondrait à une « bonne » année tandis que les PA du tronc postérieure à cette expression qui sont non-ramifiées correspondraient à de « mauvaises » années que le développement ne compense pas (Figure V-10). L'expression séquentielle des IV2 sur le tronc (*i.e.* groupe 2) semble présenter le même comportement. Cette interprétation présente le développement des jeunes sapins comme étant quelque chose de progressif à large échelle mais plutôt opportuniste à une échelle fine.

L'augmentation du nombre d'axes portés suit un comportement différent selon leur qualité, logarithmique pour les PV et linéaire ou exponentiel pour les IV. Cela est probablement lié au positionnement de ces axes latéraux le long de la PA. Les PV sont tous positionnés juste en dessous de l'extrémité de la PA alors que les IV sont présents tout le long de la PA. La place disponible pour les IV augmente donc avec la longueur de la pousse porteuse alors que ce n'est pas le cas pour les PV. Seule l'augmentation du diamètre primaire de la PA permet d'augmenter à la fois le nombre de PV et d'IV (Annexe 2.). Biologiquement, cela se traduit par un investissement fort dans le nombre de PV lorsque l'arbre est peu développé, suivi par un investissement croissant dans le nombre d'IV lorsque l'arbre est plus développé ; le nombre de PV restant pratiquement constant.

2. Développement des axes latéraux

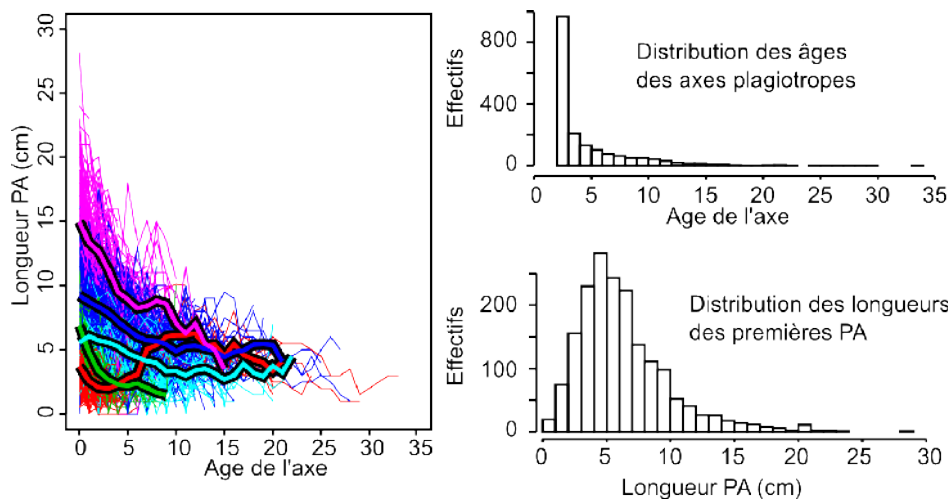


Figure V-11: **Décroissance des longueurs de PA en fonction de l'âge de l'axe.** Une classification Kml a été utilisée pour faire ressortir les tendances. La distribution des âges d'axes et celle des longueurs de premières PA sont également présentées. *N.B.* Les axes d'un an ont été exclu de l'analyse. Le jeu de données, environ 1800 axes plagiotropes, est constitué en majorité d'axes jeunes. Cela s'explique par le protocole échantillonnage qui s'est surtout focalisé sur le haut de la cime, et donc sur les axes jeunes.

Conformément au modèle architectural de Massart, l'ensemble des axes latéraux des jeunes sapins présentent une direction de croissance horizontale, ou plagiotropie.

Durant leur première année, les axes plagiotropes présentent une grande variabilité de longueur de PA (Figure V-11), le mode étant à 5 cm. Au fur et à mesure du développement des axes, la longueur des PA diminue, d'autant plus que la première PA de l'axe était longue, et se stabilise autour de 5 cm. Suite à ce constat, l'analyse de la croissance des branches s'est faite en deux étapes : (i) caractérisation de la longueur de la première PA en fonction de sa position architecturale puis (ii) analyse des séquences de longueur des PA formant les axes et identification des facteurs qui les influencent.

i. Première année de croissance des axes latéraux

Afin de quantifier la position architecturale de l'axe, les trois variables suivantes ont été prises en considération : la hauteur de l'axe dans l'arbre comme un indicateur du niveau de développement de l'arbre au moment de l'expression du système ramifié contenant l'axe, l'ordre de ramification (2 à 4) et le type d'axe (PV ou IV). La longueur de la PA qui porte l'axe est également utilisée, les parties précédentes ayant insisté sur l'importance de la longueur de la PA porteuse quant à l'expression des processus de ramification.

Une moyenne a été faite entre les deux premières PA de l'axe latéral afin de limiter l'effet de fluctuations inter-annuelles. Les axes d'un an ont donc été exclus de l'analyse.

	Estimation	P-value
(Intercept)	-0.114516	0.93307 ns
Ordre de ramification (2→4)	1.212696	0.00587 **
Type d'axe (PV→IV)	6.989177	2.12e-08 ***
Longueur PA porteuse	0.375633	1.42e-09 ***
Hauteur PA dans l'arbre	0.049294	< 2e-16 ***
Ordre de ramif. x Type d'axe	-2.597935	6.16e-12 ***
Ordre de ramif. x Longueur PA porteuse	-0.156706	9.81e-14 ***
Ordre de ramif. x Hauteur PA dans l'arbre	-0.011123	5.26e-13 ***
Type d'axe x Longueur PA porteuse	0.328620	< 2e-16 ***

Tableau V-3: **Déterminisme de la longueur des deux premières PA des axes en fonction de leur position architecturale.** Modèle linéaire avec uniquement les interactions pertinentes biologiquement et statistiquement.

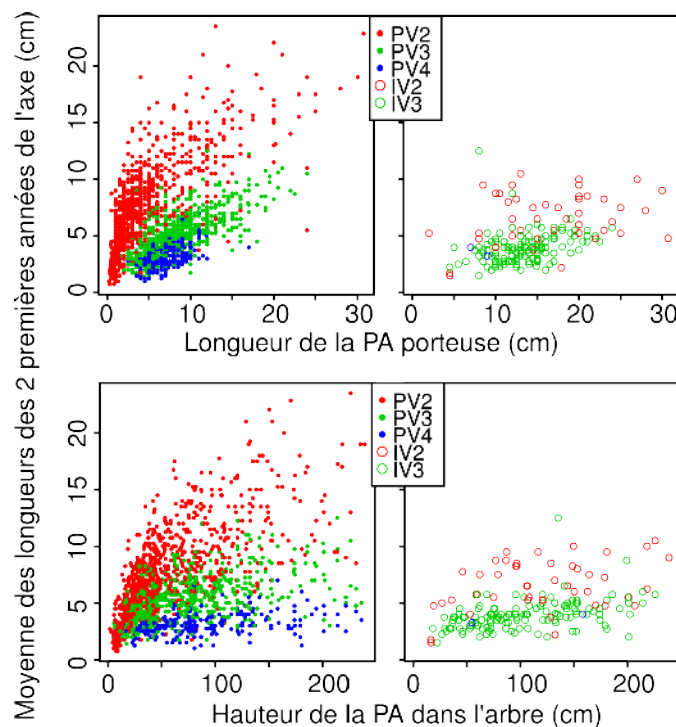


Figure V-12: **Lien entre la moyenne des longueurs des deux premières PA des axes latéraux, la longueur de la pousse porteuse et la position dans l'arbre pour chaque type d'axe.**

L'ensemble des indicateurs de la position architecturale a un effet net sur la longueur des premières PA (Tableau V-3 ;Figure V-12) : plus l'arbre est grand (*i.e.* plus la PA est haute), plus les premières PA sont longues ; plus l'ordre de ramification est élevé plus la longueur des premières PA sera faible et plus la PA qui porte l'axe est longue, plus la PA portée le sera également. Enfin, les IV auront des premières PA plus courtes que les PV.

L'ensemble des variables n'agissent pas de manière indépendante (Tableau V-3 ;Figure V-12). L'augmentation de longueur des premières PA en fonction de leur hauteur est plus forte pour les PV2 que pour les PV3 et elle est quasi nulle pour les PV4. Les inter-verticillaires se comportent

comme les pseudo-verticillaires d'ordre de ramification +1 : les IV2 ressemblent aux PV3, de même entre IV3 et PV4.

L'augmentation de longueur des premières PA en fonction de la longueur de la PA porteuse est peu visible sur les IV mais très nette chez les PV (Tableau V-3 ;Figure V-12) : les PV2, portés par des PA à croissance orthotrope, présentent une augmentation forte au début, suivie d'une augmentation plus faible, par opposition aux PV3 et PV4 qui présentent une augmentation linéaire avec des pentes parallèles l'une à l'autre. Pour une même longueur de PA porteuse, les PV4 seront plus courts d'environ 2 cm. Même entre des axes plagiotropes, le ratio de longueur porteur/porté change selon l'ordre de ramification.

ii. Décroissance de la longueur des PA le long des axes plagiotropes

La segmentation du jeu de données en quatre classes de longueurs initiales, met en évidence une typologie de séquences différente de celle vue précédemment (Figure V-11;Figure V-13). Le regroupement des séquences ne se fait plus sur les deux premières années mais sur les suivantes. Les regroupements mettent en évidence deux formes de trajectoires distinctes, communes à la classe 0-5 cm et 5-10 cm : les trajectoires présentant une décroissance rapide dans les premières années qui s'opposent à des trajectoires qui restent stables quelques années avant de diminuer faiblement. La stationnarité de ces trajectoires est autour de 5 cm pour les trajectoires à décroissance lente, et trois cm pour les trajectoires à décroissance rapide (Figure V-13).

Pour la classe 10-15 cm, un groupe de trajectoires présente une décroissance rapide puis lente tandis que le second groupe reste plutôt stable. Le parallèle avec les trajectoires des classes précédentes reste toutefois limité ce qui justifie le fait de ne pas rapprocher ces formes de trajectoires de celles de la partie précédente. La classe 15-25 cm présente deux groupes plutôt similaires : ils ont été regroupés pour la suite des analyses. Pour ces deux classes, les séquences sont plutôt courtes. Cela pouvant s'expliquer par le fait que ces axes n'apparaissent qu'une fois l'arbre suffisamment développé, événement récent par rapport au moment de la mesure sur des arbres de trois mètres.

La répartition des axes dans les différentes classes de longueurs de premières PA, suit, par construction, les tendances observées dans la partie précédente. C'est donc la répartition entre chaque forme de trajectoire qui est intéressante ici. Les classes 10-15 cm et 15-25 cm étant quasi exclusivement constituées de PV2 (158 axes sur 164), seules les deux autres classes, 0-5 cm et 5-10 cm, sont discriminantes.

Pour ces classes, la majorité des axes inter-verticillaires sont regroupés avec les axes présentant une décroissance rapide (Tableau V-4) : 69 axes sur 85 (P-value <0,001 pour un test du χ^2 de comparaison d'effectifs). Pour les pseudo-verticillaires, le lien avec la forme de la

trajectoire dépend de l'ordre de ramification (Tableau V-4) : la majorité des PV2 sont regroupés avec les axes présentant une décroissance lente : 359 axes sur 509 (P-value <0,001 même test que plus haut). Par opposition aux PV3 et PV4 qui sont majoritairement regroupés avec les axes présentant une décroissance rapide : 422 axes sur 453 (P-value <0,001 même test que plus haut).

Bien qu'ayant des longueurs initiales équivalentes, deux axes peuvent donc avoir des trajectoires différentes selon leur type et leur ordre de ramification.

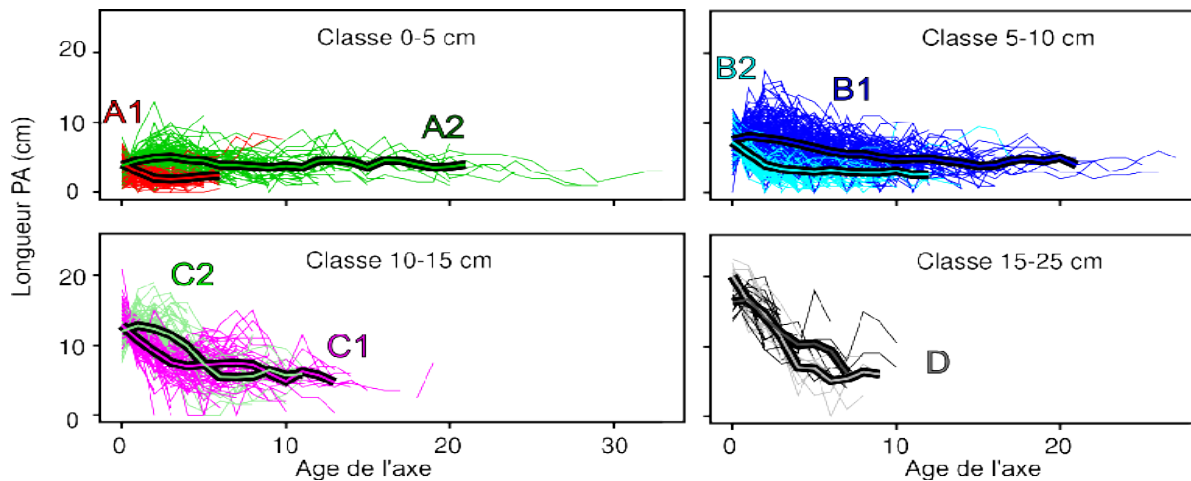


Figure V-13 **Typologie des trajectoires en fonction de la classe de longueurs des premières PA de l'axe.** Un seul codage lettre est donné pour la dernière classe car il a été choisi de ne faire qu'un groupe (voir texte)

Effectifs (axes)	Pseudo-verticillaires			Inter-verticillaires		
	PV2	PV3	PV4	IV2	IV3	IV4
(+)	150	170	52	20	48	1
(-)	359	29	2	13	3	
<u>Détails</u>						
A1 (+)	70	185	50	5	43	1
A2 (-)	96	14	2	3	2	
B1 (-)	263	15		10	1	
B2 (+)	80	185	2	15	5	
C1	74	4		1		
C2	57				1	
D	27					

Tableau V-4 **Nombre d'axes de chaque type de trajectoire en fonction de son ordre de ramification et de son type d'axe.** Est donné entre parenthèses la typologie des trajectoires en fonction de la décroissance rapide (+) ou lente (-).

iii. Arrêts de croissance définitifs et temporaires (pauses) des axes plagiotropes

L'identification des morts d'apex se fait sur la base de la datation des PA : un arrêt de croissance définitif étant identifié par l'âge de la dernière PA de l'axe, si celle-ci a au moins deux ans au moment des mesures, on considère que l'axe a arrêté définitivement de croître (440 PA répondent à ce critère).

Comme cela a été signalé dans le Chapitre IV :Partie III. 1. iii. , le sapin est capable de maintenir vivant un bourgeon qui n'a pas débourré au printemps. Cela entraîne une discontinuité dans la datation des PA des axes. 100 PA ont été caractérisées comme ayant porté un bourgeon apical qui a débourré avec au moins un an de retard.

	Arrêts définitifs		Arrêts temporaires	
	Estimation	P-value	Estimation	P-value
(Intercept)	-2.068193	5.56e-08 ***	-0.888885	0.4174 ns
Longueur PA porteuse	-0.781753	< 2e-16 ***	-0.179277	2.49e-05 ***
Ordre de ramification	0.658715	6.87e-09 ***	-1.545682	2.12e-05 ***
Hauteur PA dans l'arbre	0.006396	1.91e-06 ***	0.005820	0.0139 *
Type de Traj. ((+)→ autres → (-))	-0.316971	0.000585 ***	-0.083452	0.5136 ns
Âge de l'axe	0.068526	1.13e-05 ***	-0.054047	0.0661 .
Type d'axe (PV→IV)	-0.040849	0.840548 ns	1.207506	0.1004 ns

Tableau V-5 : Origines des arrêts de croissance définitifs ou temporaires en fonction de leur position architecturale. Plus l'estimation est élevée plus la probabilité d'arrêt est forte (régression logistique).

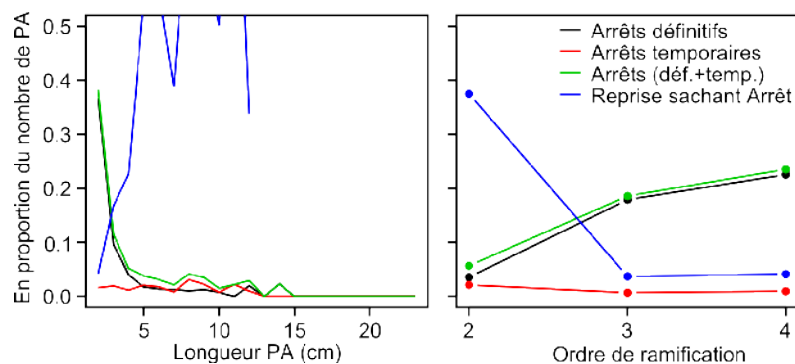


Figure V-14: Proportions de PA présentant un arrêt de croissance définitif ou temporaire. La proportion d'arrêts et de reprise sont également présentées.

Les variables d'architecture ont un effet sur les arrêts définitifs de croissance des axes. Il ressort notamment que plus la PA est courte, plus elle risque d'être la dernière de l'axe (Tableau V-5), cela étant surtout vrai pour les PA très courtes, moins de 5 cm (Figure V-14). Les axes d'ordre de ramification 3 et 4 présentent des fréquences d'arrêts de croissance définitifs assez élevés (20%), alors que les axes d'ordre de ramification 2 présentent plutôt des fréquences faibles (moins de 5%). Il est intéressant de noter qu'aucun effet spécifique n'est associé au type d'axe (PV / IV),

cela est certainement dû au lien entre le type d'axe et la forme de la trajectoire, cette dernière ayant un effet très net sur la probabilité d'arrêt définitif de croissance.

La longueur de la PA porteuse et l'ordre de ramification ont un effet clair sur l'apparition d'un arrêt temporaire de croissance (Tableau V-5). Ces « pauses » semblent se manifester sur des PA courtes, moins de 10 cm de long, portées par des axes d'ordre de ramification 2. Par contre, aucun effet du groupe de trajectoire ou du type d'axe n'est mis en évidence .

Les arrêts définitifs et temporaires de croissance n'apparaissent donc pas dans les mêmes circonstances : les arrêts définitifs ont plutôt lieu sur des PA très courtes (inf. à 5 cm), sur des ordres de ramification élevés ; alors que les pauses ont plutôt lieu sur des PA moyennement courtes (inf. à 15 cm), sur des ramifications d'ordre 2.

L'arrêt, quelque soit son type, est négativement associé à la longueur de la PA porteuse et positivement à l'ordre de ramification. Alors que les relations sont inversées pour la capacité du bourgeon à redémarrer par la suite. Cela laisse supposer que les deux types d'arrêts auraient une même origine. Cette interprétation ne doit pas faire oublier l'existence d'autres effets pouvant influencer ces phénomènes : traumatisme, vigueur de l'arbre, ...

iv. Synthèse

Variable (échelle d'observation)	Effet sur longueur de la PA	
	Négatif	Positif
Hauteur PA (arbre)	Basse (arbre peu développé)	Haute (arbre développé)
Longueur PA porteuse (Axe)	Courte	Longue
Insertion sur PA porteuse (Axe)	Inter-verticillaire	Pseudo-verticillaire
Ordre de ramification (Axe)	Axe périphérique	Axe porté par le tronc
Age du méristème édificateur (PA)	Agé	Jeune

Tableau V-6: Synthèse des effets sur la longueur d'une PA.

L'étude des axes plagiotropes montre que la taille des PA suit plusieurs gradients simultanés (Tableau V-6), présentés ici de l'échelle d'observation la plus large à la plus fine :

1. Développement de l'arbre : Plus la branche contenant la PA est située haut, plus cette dernière sera longue. La hauteur du système ramifié est un bon indicateur, en particulier pour les axes d'ordre de ramification 2, du développement de l'arbre au moment de l'initiation du système ramifié.
2. Position de l'axe dans le système ramifié : Plus l'ordre de ramification de la PA sera élevé, moins la PA sera longue.
3. Vigueur de la PA portant l'axe : Plus la longueur de la PA portant l'axe sera importante, plus la longueur des PA de l'axe le sera également.

4. Position de l'axe latéral sur la PA porteuse : Les axes pseudo-verticillaires, en position sub-apicale, présentent toujours des axes plus vigoureux que les ramifications inter-verticillaires, en position médiane.
5. Âge du méristème édificateur : les longueurs des premières PA d'un axe sont, en général, les plus longues. Dans la littérature (Barthélémy *et al.* 1997), cette notion est associée à la dérive : au fur et à mesure qu'un axe se développe, il va présenter des PA de plus en plus différenciées et courtes. Il est intéressant de noter qu'au fur et à mesure que les axes vieillissent, les PA mises en place ont tendance à se ressembler quelle que soit la vigueur initiale des axes (Figure V-15). Cela correspond à la phase de croissance plus ou moins stationnaire identifiée sur les PV2 âgés. Cette longueur de PA (environ 4 à 5 cm) se retrouve donc dans une large gamme de position architecturale mais sur des portions d'axes plus ou moins âgées selon leur trajectoire. Les axes qui présentent une trajectoire à décroissance forte l'atteignant plus rapidement que les autres.

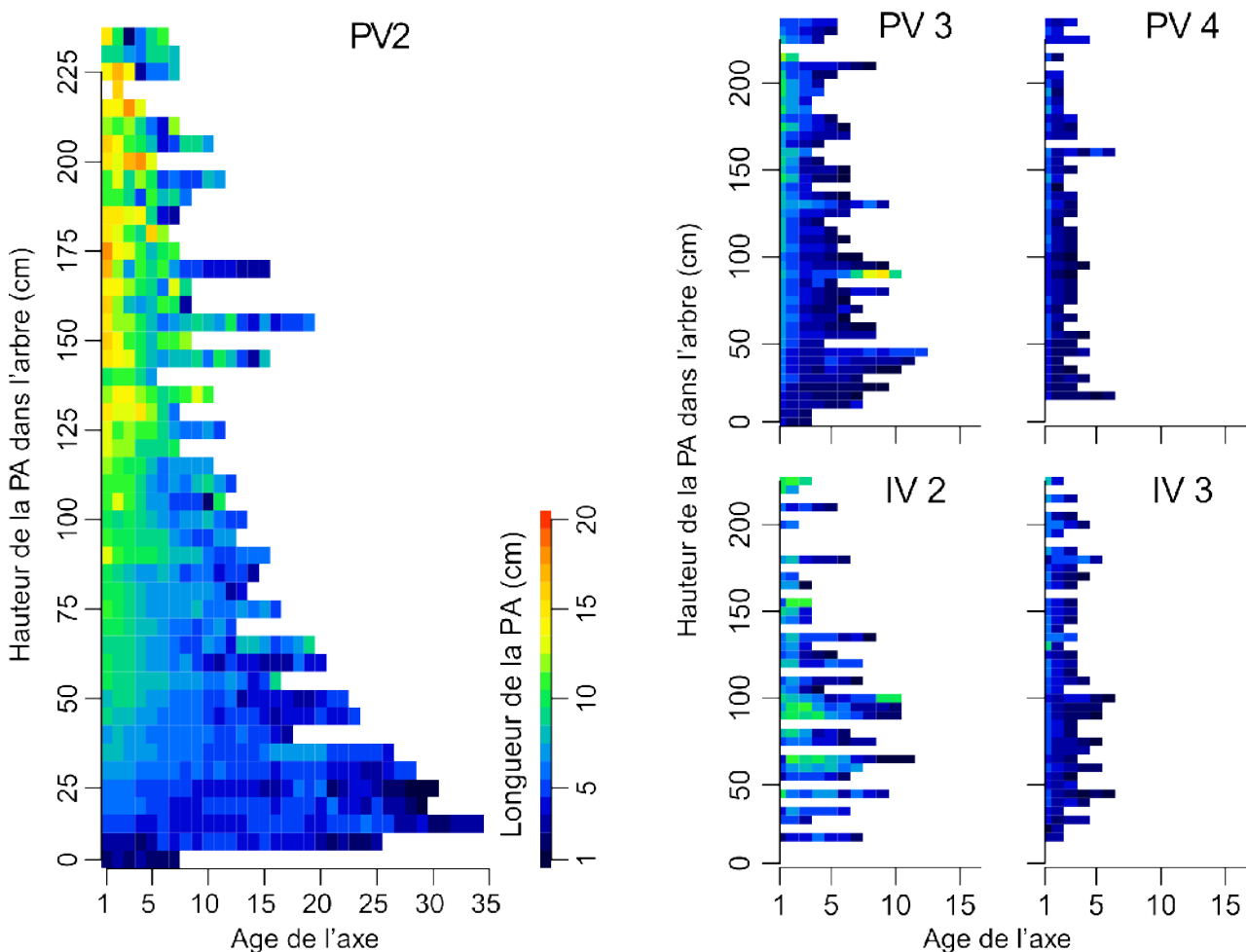


Figure V-15: **Cartographie des longueurs moyennes de PA en fonction de l'âge de l'axe, de sa hauteur dans l'arbre par ordre de ramification et type d'axe.** Le même gradient de longueur de Pa à été conservé pour l'ensemble des graphiques.

Les formes de trajectoire mettent donc en évidence que la longueur initiale ne suffit pas à caractériser l'évolution des longueurs de PA d'un axe, notamment sur les axes peu vigoureux (inf. à 10 cm à l'initiation). La quasi totalité des trajectoires à décroissance lente correspond à des PV2. Au-delà des longueurs initiales, la position architecturale a donc un effet sur la cinétique de la croissance de l'axe.

Partie III. Résultats : de l'arbre jeune à l'arbre adulte

1. Développement du tronc

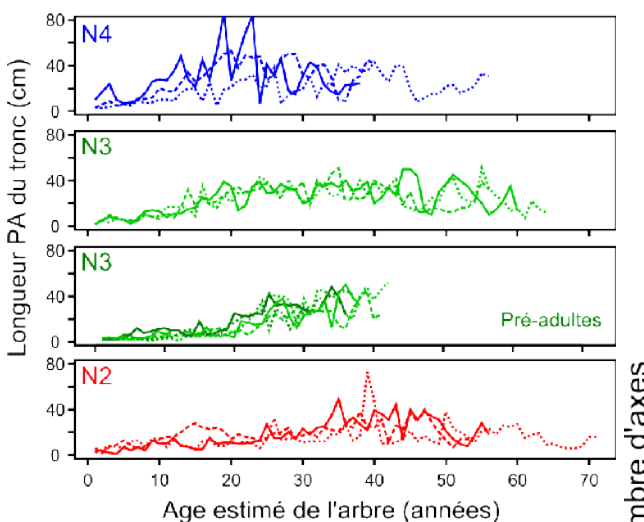


Figure V-16: Longueurs des pousses successives du tronc des arbres de canopée. Trois adultes par altitudes (N2, N3 et N4) et cinq pré-adultes à l'attitude N3.

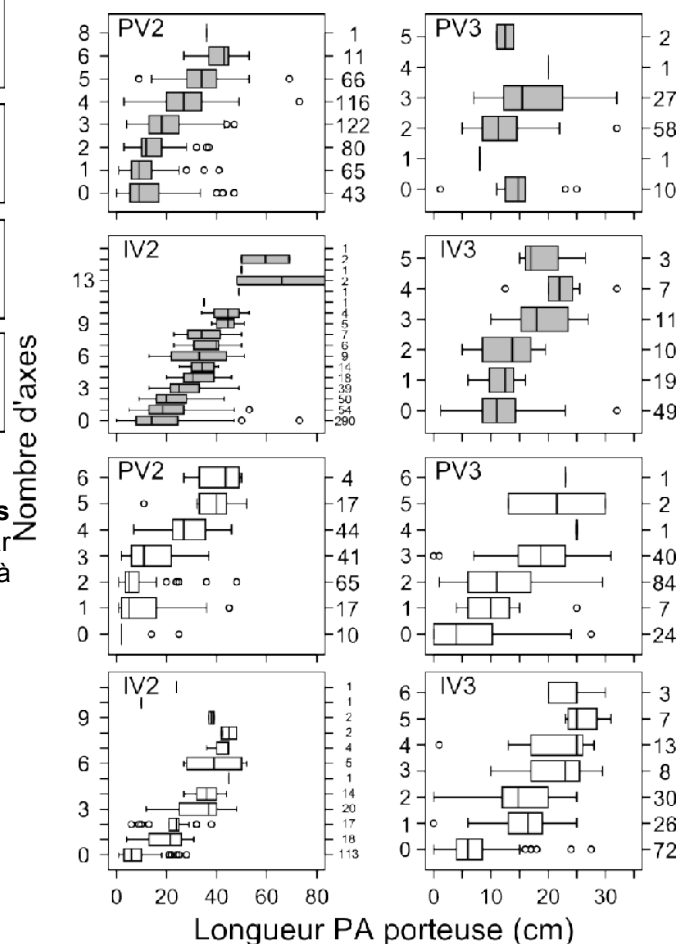


Figure V-17 : Lien entre la longueur des PA et le nombre d'axes portés : tronc et première PA des PV2. grisé adultes, vide : pré-adultes. Les effectifs pour chaque classe sont donnés à droite.

À la différence des arbres de sous-bois, le développement des arbres de canopée n'a pas été découpé en période, les événements morphologiques (*i.e.* expression d'un nouveau type d'axe) ne permettant pas de faire une discrétisation simplement comme pour les jeunes (Figure V-16).

Les longueurs des pousses successives des arbres adultes montrent les limites de la lecture

rétrospective : Les 15 premières années des arbres adultes présentent des PA trop longues par rapport à ce qui a été identifié sur les jeunes. Par contre, les premières années de vie des pré-adultes sont relativement cohérentes avec ce qui a été observé sur les jeunes.

Les arbres pré-adultes présentent au moins deux régimes de croissance distincts : un régime avec des PA de moins de 20 cm de long (~les 20 premières années) suivi d'un régime avec des PA de plus de 20 cm de long. La première partie correspond à la fois à la partie mal identifiée sur les arbres adultes mais celle qui a été étudiée sur les arbres jeunes.

L'étude des séquences de longueurs de tronc met donc en évidence une nouvelle phase de croissance associée à des pousses assez longues : entre 20 et 40 cm en général. Les pousses des arbres de N2 étant plus petites que celles des autres arbres (voir Chapitre VII :Partie II. 1.).

La relation entre le nombre d'axes portés et la longueur de la PA du tronc porteuse montre des tendances proches de celles observées sur les jeunes arbres, y compris le contraste de forme entre PV et IV (Figure V-17). Par contre sur les branches, les relations sont beaucoup plus ténues, et ne présentent pas les formes caractérisées auparavant (Figure V-17).

Dans tous les cas, les pousses du tronc de plus de 20 cm, associées au régime de croissance plus fort, présentent quasi systématiquement des PV2 et des IV2.

2. Développement des axes plagiotropes

i. Croissance des axes plagiotropes

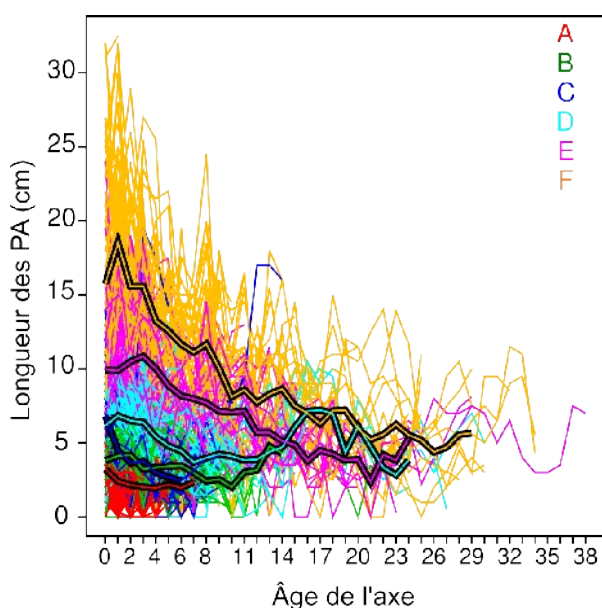


Figure V-18: **Classification des décroissances des longueurs de PA en fonction de l'âge de l'axe plagiotrope.**

	PV					IV				
	2	3	4	5	6	2	3	4	5	6
(+)	1	118	338	112	10	6	47	12	1	
(-)	6	143	133	30	1	18	28	14	1	
Détails										
A (+)		33	267	106	10	2	9	9		
B (-)		54	118	29	1	3	21	13	1	
C (+)	1	85	71	6		4	38	3	1	
D (-)	6	89	15	1		15	7	1		
E	37	30	3			9				
F	75					1				

Tableau V-7 : **Nombre d'axes de chaque type de trajectoire par ordre de ramification et par type d'axe.** Est donnée entre parenthèses la typologie des trajectoires en fonction de la décroissance rapide (+) ou lente (-).

Les longueurs de PA des axes plagiotropes présentent des trajectoires décroissantes, se

stabilisent autour de 5 cm (Figure V-26). Les différentes trajectoires de longueur de PA successives sont structurées en fonction de la longueur de la première PA de l'axe, et réparties entre ordre de ramification selon les mêmes principes que chez les jeunes : les axes de plus grande dimension sont les PV2 et plus l'ordre de ramification est élevé moins l'axe est vigoureux, de même entre les PV et IV (Tableau V-7). Il est toutefois intéressant de noter que quelques IV sont présents dans les groupes E et F : les plus vigoureux.

Une distinction entre des trajectoires à décroissance plus ou moins rapide est visible sans même travailler par classes de longueurs initiales. Comme pour les juvéniles, les trajectoires à décroissance rapides sont plutôt associées aux axes d'ordre de ramification élevé et en position inter-verticillaire.

Les arrêts définitifs de croissances sont fortement liés à la longueur de la PA qui les précède (Tableau V-8; Figure V-19) : plus la PA est courte plus la probabilité d'arrêt définitif est forte. Cela est cohérent avec ce qui a été mis en évidence sur les jeunes arbres, de même pour l'ordre de ramification et l'âge de l'axe. Le type d'axe devient significatif alors que la hauteur dans l'arbre ne l'est plus. Pour les types de trajectoire, il ressort que les trajectoires creuses ont plus de probabilités de présenter un arrêt de croissance définitif, notamment entre A et B. Les trajectoires E et F présentent une probabilité d'arrêt définitif beaucoup plus faible que les autres.

Les arrêts temporaires de croissances sont principalement liés aux types de trajectoires (Tableau V-8), la probabilité étant d'autant plus faible que l'axe présente une croissance forte, notamment pour les groupes D, E et F, cela se retrouvant à travers les variations entre ordre de ramification (Figure V-19). Il ressort que parmi les axes peu vigoureux (A et B), les axes avec une trajectoire creuse (A) présentent des probabilités plus élevées de pause (Tableau V-8).

Comme pour les jeunes arbres, les arrêts de croissance définitifs sont associés à des PA très courtes à la différence des arrêts temporaires qui surviennent jusque sur des PA de 20 cm (Figure V-19). Le phénomène d'arrêt est donc associé à une longueur plutôt faible et le phénomène de reprise est inhibé par une PA très courte (inf. 5 cm).

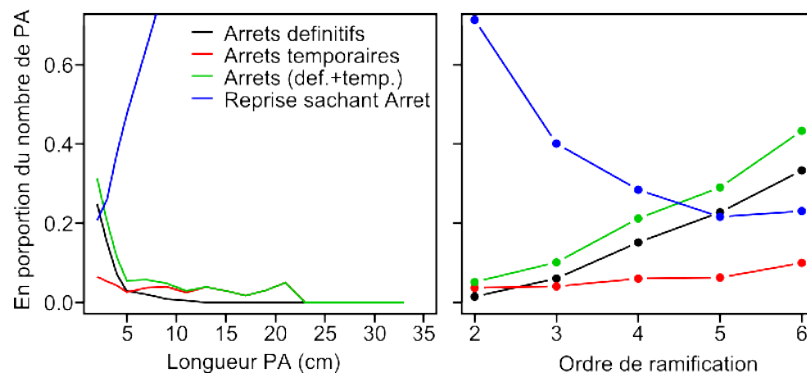


Figure V-19: **Proportions de PA présentant un arrêt de croissance définitif ou temporaire.** Les proportions d'arrêts et de reprises de croissance sachant l'arrêt sont également présentées.

	Arrêts définitifs		Arrêts temporaires	
	Estimation	P-value	Estimation	P-value
(Intercept)	-3,39	3,46e-09 ***	-1,37	0,082771 ,
Longueur PA porteuse	-0,37	<2e-16 ***	-0,05	0,182828 ns
Ordre de ramification	0,6	5,94e-08 ***	-0,3	0,071422 ,
Hauteur PA dans l'arbre	0	0,469223 ns	0	0,051770 ,
Age de l'axe	0,09	4,74e-06 ***	0,05	0,029549 *
Type d'axe (PV→IV)	0,89	0,000232 ***	-1,24	0,043016 *
Type d'axe (PV→Diff)	-0,78	0,010685 *	-0,44	0,192560 ns
Type de Traj, (A→ B)	-0,4	0,023191 *	-1,26	5,8e-06 ***
Type de Traj, (A→ C)	-0,08	0,708319 ns	-1,02	0,001443 **
Type de Traj, (A→ D)	-0,24	0,391731 ns	-1,23	0,000248 ***
Type de Traj, (A→ E)	-1,53	0,003812 **	-1,61	0,001116 **
Type de Traj, (A→ F)	-1,48	0,005186 **	-1,82	0,000955 ***

Tableau V-8 : **Origines des arrêts de croissance définitifs ou temporaires en fonction de leur position architecturale.** Plus l'estimation est élevée plus le risque d'arrêt est fort (régression logistique).

ii. Position architecturale de la sexualité mâle et femelle

	Mâle		Femelle	
	Estimation	P-value	Estimation	P-value
(Intercept)	-1,92	0,00854 **	6,9	0,00150 **
Longueur PA porteuse	0,08	0,71524 ns	-0,36	0,12192 ns
Longueur PA porteuse²	-0,08	3,17e-08 ***	-0,01	4,83e-09 ***
Ordre de ramification	-0,52	0,00313 **	-4,44	0,01123 *
Type d'axe (PV→IV)	-0,46	0,05733 ,	-0,45	0,22939 ns
Type d'axe (PV→Diff)	-0,17	0,30405 ns	-15,71	0,97953 ns
Age de l'axe	0,16	6,37e-06 ***	-0,43	7,80e-05 ***
Age de l'axe²	-0,01	1,84e-05 ***	0,01	0,48053 ns
Longueur PA:Ordre de ramif	0,17	7,02e-05 ***	0,32	3,78e-05 ***

Tableau V-9: **Lien entre les variables d'architecture et la présence de sexualité mâle (à gauche) ou femelle (à droite).** Le choix de relations polynomiales est justifié par les données illustrées Figure V-20. Les premières traces de sexualité apparaissant dans les années 1990, toutes les PA antérieures à 1980 ont été exclues afin de ne pas trop sur-représenter les PA stériles. Aucune sexualité mâle ayant été rencontrée sur des PA de plus de 10 cm, ces derniers n'ont pas été intégrés dans les analyses (Tableau V-9 ; Figure V-20).

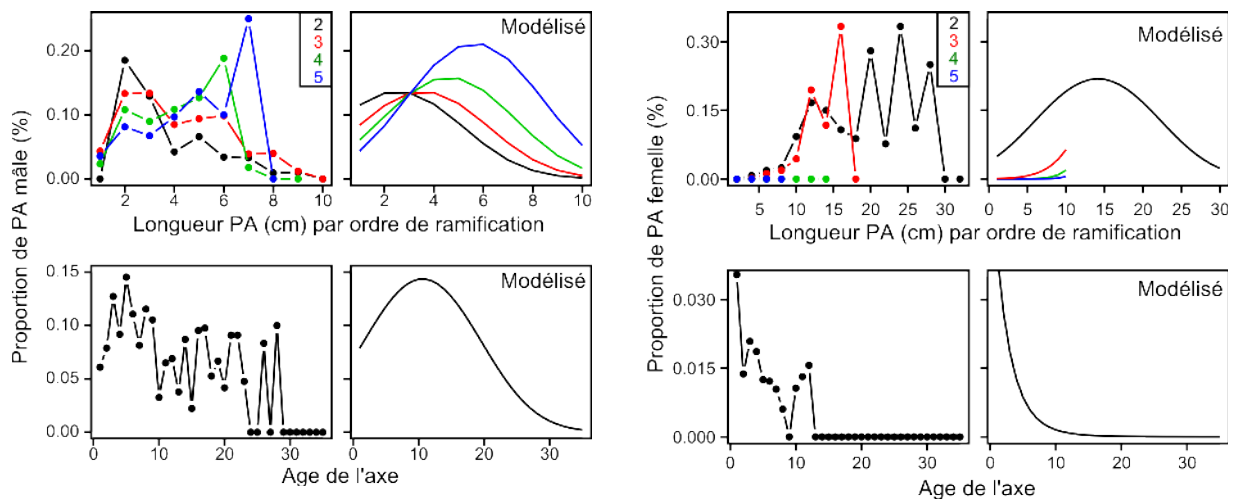


Figure V-20: **Proportion des PA présentant de la sexualité mâle (à gauche) et femelle (à droite)** en fonction de leur longueur, ordre de ramification et l'âge de l'axe. Sont présentés en vis-à-vis les manières dont sont modélisées ces proportions dans les régressions logistiques (Tableau V-9).

Parmi les pousses courtes, la présence de la sexualité mâle est fortement structurée par trois variables : l'ordre de ramification, la longueur de PA ainsi que l'âge de l'axe (Tableau V-9). En effet, la sexualité mâle se rencontre du PV2 au PV5, mais principalement sur les PV3 et PV4. Il est intéressant de noter que la gamme de longueur de PA où s'exprime la sexualité mâle change selon l'ordre de ramification : d'environ 2 cm sur les PV2 à environ 7 cm sur les PV5 (Figure V-20). A la différence des relations identifiées jusqu'à maintenant, il apparaît que la sexualité mâle est régie par deux seuils et non un seul. Par ailleurs, la sexualité mâle apparaît principalement sur des axes jeunes, mais cela peut s'expliquer par la durée de vie limitée des axes périphériques comme les

PV3 ou PV4.

Comme pour la sexualité mâle, la sexualité femelle est fortement structurée par l'ordre de ramification, la longueur de PA ainsi que l'âge de l'axe (Tableau V-9). Mais pas dans la même gamme de longueur de PA. La sexualité femelle apparaît principalement sur les PV2 et PV3 sur des PA de plus de 10 cm. Comme observée précédemment (Figure V-21), elle apparaît principalement sur des axes très jeunes (Figure V-20), alors que les PV2 peuvent avoir une durée de vie conséquente.

Ces analyses montrent donc que les sexualités mâle et femelle apparaissent sur des PA morphologiquement distinctes et donc dans des positions différentes au sein de la cime.

iii. Synthèse sur le développement des axes plagiotropes

Sur les premiers mètres, les branches des arbres de canopée (Figure V-21) présentent un gradient de longueur de PA comparable à celui observé précédemment sur les jeunes sapins (Figure V-14): une augmentation des longueurs de PA avec la hauteur dans l'arbre, ainsi qu'une décroissance le long de la branche de moins en moins rapide. Toutefois au delà de 3 m de haut cette augmentation s'arrête : entre 3 et 10 m de haut les branches présentent des premières PA de même longueur (15-20 cm) et une décroissance des longueurs homogène. Le même type de conclusion s'applique au PV3 qui ne présentent pas de gradient marqué de longueur à la différence des deux premiers mètres (Figure V-14).

Ces résultats viennent renforcer ceux observés dans les deux parties précédentes et mettent en évidence de nombreuses similitudes entre les jeux de données, bien que les arbres abattus soient plus grand et tous en pleine lumière.

Les premières dizaines de centimètres sont associés à l'expression successive de plusieurs ordres de ramification et types d'axe (PV/IV), eux mêmes associés à des seuils de longueur de PA porteuse. Cette première phase est suivie d'une phase où la vigueur des PV2 augmente. Puis de 3,5 m à 9 m l'arbre reste dans une phase de croissance homogène. C'est vers 9 m de haut que l'arbre commence à exprimer la sexualité : sexualité femelle près du tronc dans les cinq premières années des axes sur les PV2, et uniquement dans les toutes premières années sur les IV2. Par opposition à la sexualité mâle qui n'est que rarement présente sur les PV2, mais fréquente sur les PV3, PV4, PV5 et IV3 à partir de 5 m de haut.

L'expression des deux types de sexualité se fait de manière à peu près synchrone mais dans des positions différentes : la sexualité femelle apparaît à proximité du tronc et donc dans le haut de la cime alors que la sexualité mâle apparaît en périphérie et donc plus bas dans la cime.

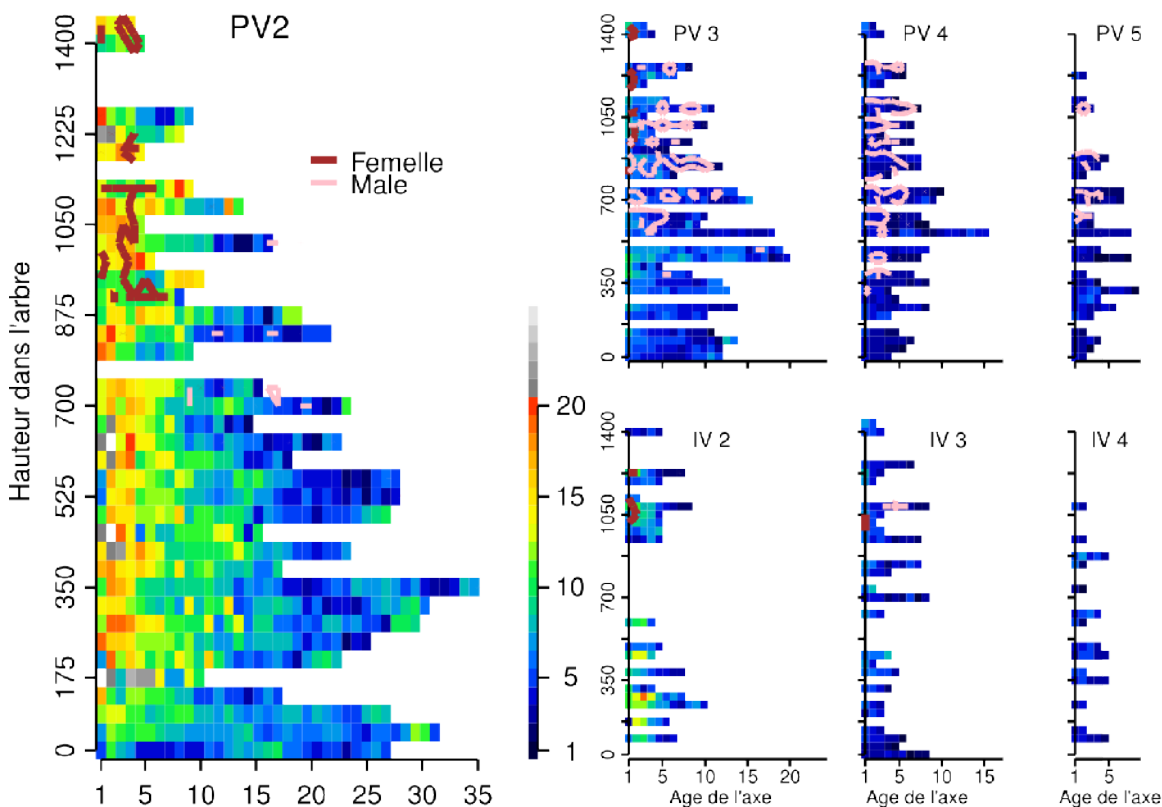


Figure V-21: **Cartographie des longueurs moyennes de PA en fonction de l'âge de l'axe, de sa hauteur, de son ordre de ramification et du type d'axe.** Le même gradient de couleur a été utilisé pour l'ensemble des graphiques de cette figure et de la Figure V-14. IV2 : échantillonnage très faible. Les courbes de niveaux délimitent les zones où au moins une PA sexuée a été mesurée.

3. Mise en place des axes différés

Les axes différés sont caractérisés par un décalage de plus d'un an après la mise en place de la PA qui les porte, jusqu'à 35 ans de décalage ont été observés (Figure V-22). Des décalages plus importants sont possible sur les troncs mais non analysés car la récolte de ces données a été fragmentaire. Notons également qu'un axe différé ne peut être daté que s'il pousse toujours au moment de la mesure, ce qui laisse penser que le nombre d'axes différés âgés est sous-représenté à la Figure V-22. Toutefois, il semblerait que relativement peu d'axes différés soient apparus entre 2000 et 2004 alors que leur nombre a explosé à partir de 2006.

Les différés sont majoritairement portés par les PV2 (1189 axes sur 1574 au total sur les axes plagiotropes) et plus rarement par les PV3 et PV4 (respectivement 167 et 11 axes). Aucun IV ne porte d'axes différés, par contre 207 axes différés sont eux-mêmes portés par des axes différés.

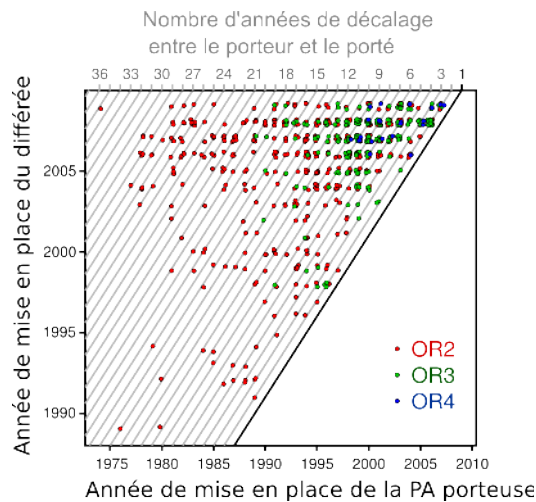


Figure V-22 : **Année d'expression de l'axe différé en fonction de l'année de mise en place de la PA porteuse et de son ordre de ramification.** Les lignes grisées correspondent au décalage entre les deux. Un léger bruit uniforme a été ajouté à chaque point afin de faire ressortir la densité de point pour chaque combinaison de dates.

	Estimation	P-value
Longueur PA porteuse	-0.1778641	0.000294 ***
Type d'axe (PV→Diff)	-1.4865023	0.070284 .
Ordre de ramification	-1.5338317	< 2e-16 ***
Hauteur PA dans l'arbre	-0.0002514	0.148683 ns
Age de l'axe	0.0175812	0.056299 .
Longueur PA:Ordre de ramif	0.1083890	1.14e-06 ***
Type d'axe:Ordre de ramif	0.9319284	0.000470 ***

Tableau V-10: **Lien entre traits architecturaux de la PA porteuse et la présence d'axes différés.** Un modèle de Cox a été utilisé pour gérer la censure à droite.

probabilité d'apparition d'un différé

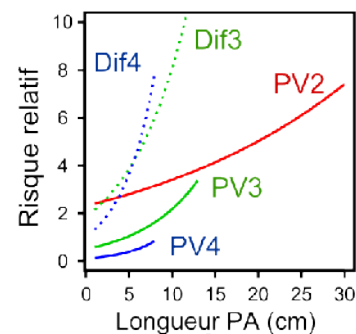


Figure V-23 : **Évolution de la probabilité d'expression selon l'ordre de ramification, le type d'axe et la longueur de la PA porteuse.** Les droites correspondent à la manière dont sont modélisées ces variables dans le modèle de Cox (Tableau V-10), les gammes de longueurs ont été choisies en cohérence avec les données utilisées dans le modèle.

L'expression d'un axe différé pouvant potentiellement se faire n'importe quand après la mise en place du porteur, son analyse nécessite la prise en compte d'une censure à droite : l'ensemble des axes différés pouvant être mis en place par une PA pouvant augmenter tant qu'elle est vivante. Un modèle de Cox, fréquemment utilisé en épidémiologie, permet de gérer ce type de données. Toutefois ce modèle modélise l'expression d'un axe différé comme une probabilité d'expression par an qui dépend de covariables : la probabilité d'apparition d'un axe différé avec trois ans de retard

est donc la même qu'avec 30 ans de retard si les valeurs des covariables ne changent pas. Afin de minimiser les conséquences de cette hypothèse, le modèle a été ajusté sur un sous jeu de données de PA porteuses : uniquement des PV et Différés d'ordre de ramification entre 2 et 4 qui se sont mis en place entre 1995 et 2007, 1995 car il manque certainement de vieux différés non datés et 2007 car il y a très peu de différés sur des PA aussi jeunes (Figure V-22), pour un total de 850 PA portant des différés et 2601 n'en portant pas.

La probabilité d'expression d'un axe différencié est positivement lié à la longueur de la pousse porteuse et au fait que le porteur soit lui-même un axe différencié (Tableau V-10 ; Figure V-23). Pour les PV, la probabilité d'expression diminue avec l'ordre de ramification mais cela dépend fortement de la longueur de la PA (Figure V-23). L'apparition des axes différenciés n'est pas lié à l'âge de l'axe ou la hauteur de la PA dans l'arbre (Tableau V-10).

	Ordre Ramif.				
	2	3	4	5	6
A(+)	11	7	1		
B(-)	26	19	1		
C(+)	2	3			
D(-)	28	2			
E	11	1			
F					

Tableau V-11 : **Effectifs d'axes différenciés par classe de formes de trajectoires et ordre de ramification** (cf. Figure V-18).

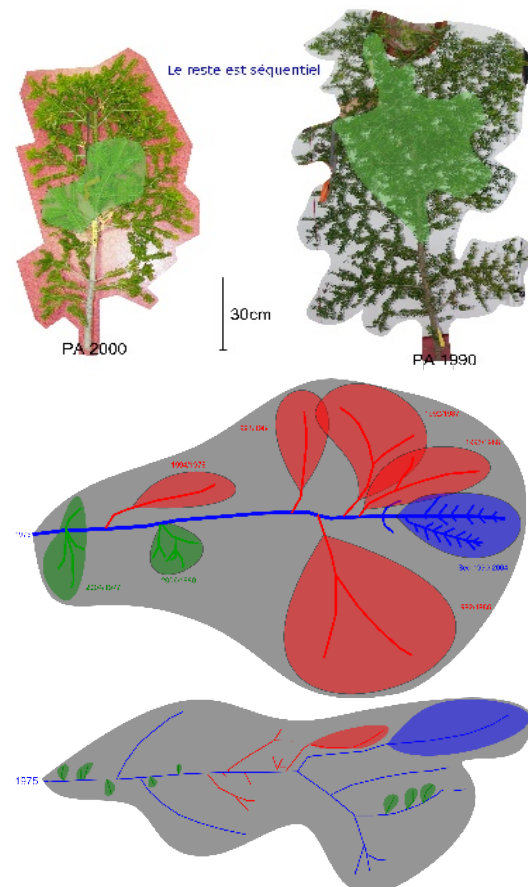


Figure V-24: **Importance des structures différenciées selon leur âge.** Les deux photos de gauche (même échelle) correspondent à des branches, d'arbres différents, de respectivement neuf et dix-neuf ans, tandis que les schémas de droite (échelle non renseignée mais proche de celle des photos) correspondent à deux branches de 34 ans d'arbres différents (une vigoureuse, l'autre sénescente). Code couleur schémas : Les formes colorées correspondent à des zones feuillées : bleus : issues de structures séquentielles, rouges : issues de différés des années 90 et vertes : issues de différés des années 2005 (également pour les photos de gauches).

Les trajectoires de croissance des axes différés mesurés sont variées avec, dans certains cas, des PA pouvant être relativement longues (trajectoire E, Tableau V-11). Il ressort que les différés présentent plutôt des trajectoires qui décroissent lentement plutôt que rapidement (76 de type – contre 26 de type + ; P-value <0.001 pour un test du chi2).

Durant les mesures, il a été constaté que les axes différés des années 90 correspondaient à des systèmes ramifiés conséquents qui regarnissent en aiguilles, de manière plus ou moins durable, les parties âgées des branches basses (Figure V-24). Les différés des années 2005, pouvant correspondre à la fois à un premier regarnissage, avec des différés plutôt vigoureux, sur des branches plutôt jeunes ou à une seconde vague de regarnissage, avec des différés plutôt chétifs, sur les branches âgées (Figure V-24).

4. Croissance secondaire du tronc

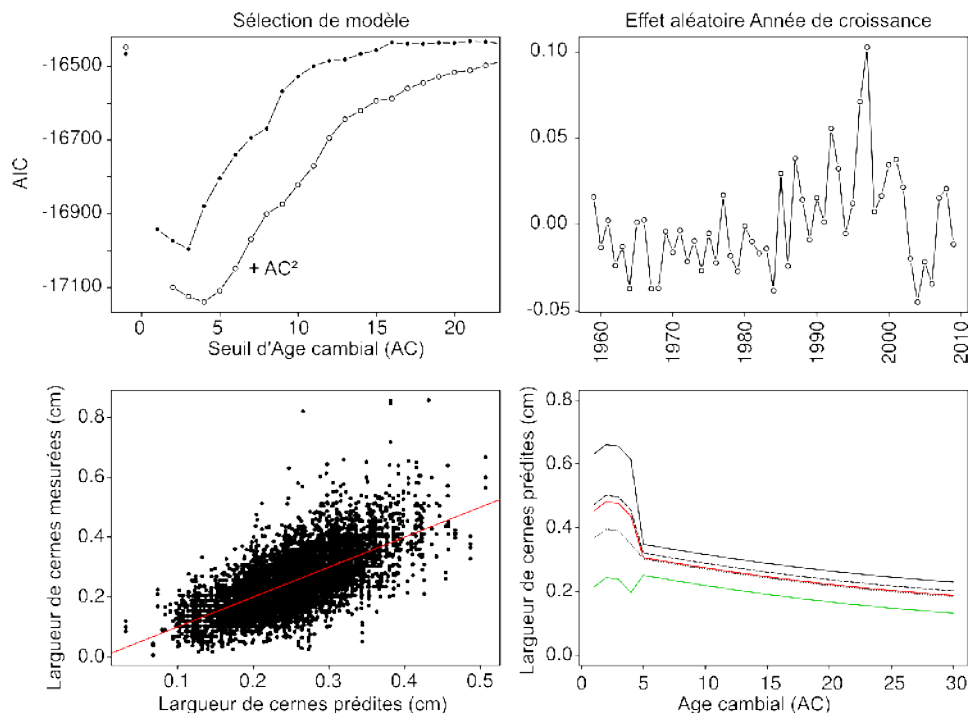


Figure V-25: **Modélisation de la croissance secondaire.** **Haut gauche** : Choix d'un modèle intégrant un effet d'ordre 2 et un effet seuil (Tableau V-12) basé sur l'AIC. Les deux points isolés en haut à gauche correspondent aux modèles sans effet seuil. **Haut droit** : estimation de l'effet aléatoire « date ». **Bas gauche** : Estimation de la capacité du modèle à prédire les données utilisées pour le calibrer. **Bas droit** : Prédiction de la largeur du cerne selon l'âge cambial, la hauteur de l'arbre (noir : 12 m, rouge 9 m et vert 5 m) et la hauteur de la rondelle dans l'arbre (noir trait plein : 5 m ; noir à tiret : 8 m et noir pointillé : 10 m).

Les largeurs de cernes dépendent de plusieurs sources de variations pas toujours simples à caractériser conjointement. Ici, une régression multiple mixte a été utilisée, l'effet aléatoire permettant de gérer les répétitions dues à des cernes s'étant développés la même année (Figure V-25) ; effet climat bien connu en dendroclimatologie. La prise en compte de l'effet de l'âge

cambial (ou distance du cerne à la moelle en nombre de cernes) a été complexe à modéliser, après une analyses exploratoire avec des GAM mixtes. Il a été nécessaire de prendre en compte à la fois un effet linéaire, un effet quadratique et un effet seuil (Figure V-25) : un seuil à quatre ans étant ressorti comme le plus pertinent (Figure V-25) et devant être en interaction avec les autres covariables (Tableau V-12).

	Estimation	IC- (95%)	IC+ (95%)
(Intercept)	0,12000	0,08325	0,14348
Hauteur rondelle(HR)	-0,00053	-0,00062	-0,00046
Hauteur de l'arbre (Hind)	0,00060	0,00052	0,00068
âge cambial du cerne (AC)	0,08329	0,07294	0,09306
AC^2	-0,01776	-0,02004	-0,01535
AC >4	0,14844	0,13387	0,16253
AC >4 : HR	0,00044	0,00037	0,00052
AC >4 : Hind	-0,00046	-0,00053	-0,00038
AC >4 : AC	-0,09096	-0,10098	-0,08079
AC >4 : AC^2	0,01784	0,01552	0,02021

Tableau V-12: **Lien entre la largeur du cerne, l'âge cambial** (ou âge de la PA du cerne), **la hauteur de la rondelle et la hauteur de l'arbre au moment de la mise en place du cerne.** Ce modèle inclut un effet aléatoire année de croissance (cf. Figure V-25)

De ces analyses, il ressort que la largeur du cerne diminue avec la hauteur de la PA dans l'arbre et l'âge cambial du cerne ; mais augmente avec la hauteur de l'arbre (indicateur de son développement). La complexité de la prise en compte de l'âge cambial réside dans le fait qu'avec des âges importants les variables de hauteur d'arbre et de rondelle semblent avoir peu d'effet alors qu'ils seraient très forts sur les premiers cernes d'une PA (Figure V-25).

Bien que peu étudié (Bannan 1967; Fujiwara et Yang 2000), plusieurs causes peuvent expliquer l'originalité des premiers cernes :

1. Géométrique : une même largeur de cerne n'ayant pas la même signification en terme de surface selon le diamètre de la PA, cette différence ayant tendance à se réduire avec un diamètre supérieur.
2. Anatomique : le premier cerne est forcément différent des autres car il est mis en place sur une pousse venant tout juste de s'allonger et ne présente donc pas le même temps de développement que les autres cernes, il est possible que le cambium, qui est un méristème pouvant fonctionner pendant de très nombreuses années, modifie ses productions en vieillissant .

3. Hydraulique : durant les premières années, le cerne est alimenté et alimente une structure assimilatrice relativement réduite qui se complexifie de manière cumulée au fil des années, on peut supposer qu'au fil des années cette structure associée aura tendance à s'homogénéiser et devenir indépendante de propriétés locales.

Bien que cela demande des études complémentaires (Martin *et al.* en préparation), on peut supposer que les premiers cernes sont plus dépendants des propriétés de la PA porteuse que les suivants, ce qui expliquerait l'originalité des premiers cernes identifiée par le modèle.

Partie IV. Résultat : discrétisation des gradients et synthèse

i. Discrétisation des gradients observés : le tronc

Comme cela a été mis en évidence dans les parties précédentes, la plupart des variables étudiées sont liées les unes aux autres, que cela soit au cours du développement (*i.e.* temps) ou au sein de la structure (*i.e.* espace). Afin de synthétiser l'ensemble de ces relations, une approche de modélisation multivariée (longueurs des PA et nombre de PV2 et d'IV2 portés par PA) basée sur des semi-chaînes de Markov cachées (Hidden Semi Markov Chain : HSMC) a été utilisée (Guédon *et al.* 2007b).

Les modèles HSMC permettent d'associer à chaque mesure l'état latent le plus probable (restauration) et donc d'identifier la phase de croissance du méristème apical de l'axe au moment de la mise en place de la PA correspondante.

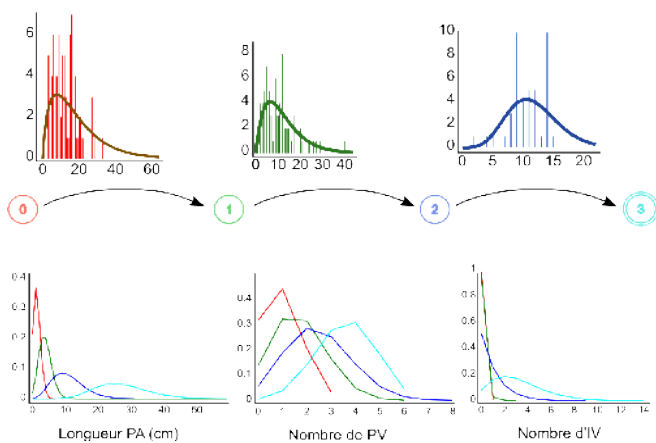


Figure V-26 : **Modèle HSMC à trois variables observées**: Longueur des PA, nombre de PV2 et nombre d'IV2 par PA. Les arbres de canopée mesurés en 2009 sont exclus car les données sur les IV2 sont incomplètes. La flèche noire correspond au parcours le plus fréquent (sup. 99%). Les temps de séjour dans chacune des phases de croissance, restaurés (histogrammes) et modélisés (courbes) sont présentés au dessus de la phase de croissance en question ; la phase 4 étant absorbante. Les lois d'observation des variables réponses sont présentées pour chacune des phases de croissance (code couleur correspondant).

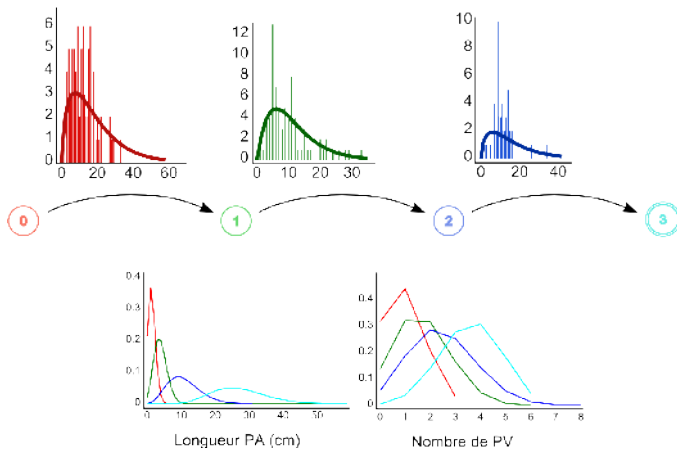


Figure V-28 : **Modèle HSMC à deux variables observées**: Longueur des PA et nombre de PV2 par PA. Les arbres adultes sont inclus dans cette analyse.

	0	1	2	3	Ad.
0	1961	7			1
1	38	916	19		42
2		35	605	27	184
3			5	172	259

Tableau V-13: **Correspondance entre les phases de croissance restaurées (effectifs) pour chaque PA entre le modèle trivarié (rouge) et le modèle bivarié (vert)**. Les effectifs par phase de croissance pour les arbres adultes (modèle vert) sont indiqués dans la cinquième colonne (Ad.).

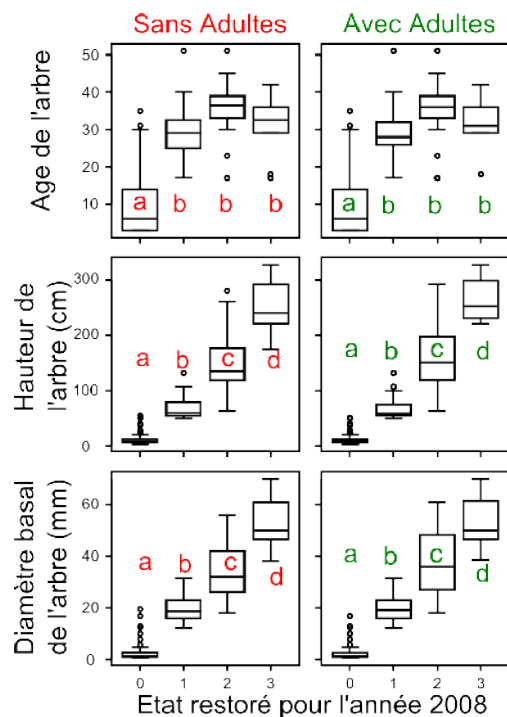


Figure V-27 : **Lien entre la phase de croissance restaurée pour 2008 (phase finale) et le développement de l'arbre** (âge, hauteur et diamètre basal en 2009). Les codages lettres indiquent les groupes différents (test de TukeyHSD à 5%) pour chaque modèle et variable considérée.

Pour les PA des troncs, deux modèles complémentaires ont été identifiés comme pertinents d'un point de vue statistique. L'un intègre les arbres adultes abattus mais ne prend pas en compte le nombre d'IV2, l'autre modèle faisant l'inverse. Cela est dû à la mauvaise qualité des données sur les IV2 des troncs des arbres abattus (la notation n'a pas été systématique). Toutefois, les deux modèles sont cohérents entre eux, que ce soit pour les lois d'observation (longueur des PA et

nombre de PV2), la succession linéaire des phases de croissance et, dans une moindre mesure, les temps de séjour (Figure V-26). Les séquences d'états restaurés sont très proches entre les deux modèles (Tableau V-13).

Comme cela était attendu, le développement des PA du tronc est modélisé par une succession de phases de croissance présentant des PA de plus en plus longues portant de plus en plus de PV2 et d'IV2. L'absence complète d'IV2 dans les deux premières phases de croissance ressort également. De même, le lien entre la phase de croissance restaurée pour les PA les plus récentes (2008) et le développement de l'arbre ressortent clairement (Figure V-27), à la différence de l'âge estimé de l'arbre.

Les temps de séjour présentent une gamme de variations importante : entre 3 et 30 ans dans la plupart des cas, avec une sur-représentation de durées courtes. Dans la littérature, les lois de temps de séjour qui sont des lois géométriques sont associées à un comportement opportuniste (Taugourdeau *et al.* 2011), alors que celles de mode éloigné de zéro et plutôt symétriques (« courbes en forme de cloche ») sont associées à des comportements très endogènes (Chaubert-Pereira *et al.* 2009). Les modèles présentés ici montrent un comportement intermédiaire entre ces deux extrêmes.

ii. Discrétisation des gradients observés : les axes plagiotropes

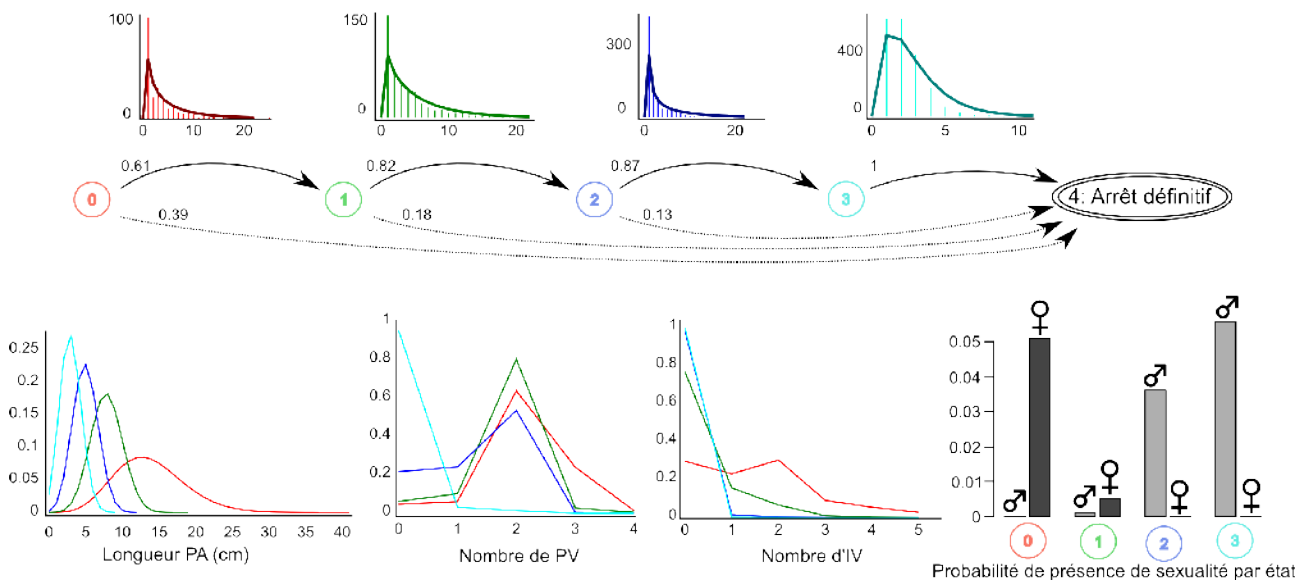


Figure V-29: **Modèle HSMC pour les axes plagiotropes à cinq variables réponses** : Longueur des PA, nombre de PV et d'IV par PA, ainsi que présence/absence de sexualité femelle ou mâle. Les différentes transitions possibles sont représentées par des flèches avec la probabilité associée. Les temps de séjour dans chacune des phases de croissance (restaurés et modélisés) sont présentés au dessus de la phase de croissance en question ; L'état arrêté définitif du méristème est l'état absorbant. Les lois d'observations des variables réponses sont présentées pour chacune des phases de croissance (code couleur correspondant).

Phase initiale de l'axe	PV (par OR)					IV (par OR)				Différés (par OR)		
	2	3	4	5	6	2	3	4	5	3	4	5
0	359	30				25	2			2		
1	359	281	20	1		62	26	1		23	2	
2	211	366	143	17		43	58	8		40	19	1
3	103	287	743	178	20	19	150	26	3	14	17	3

Tableau V-14: **Nombres d'axes ayant commencé dans chaque phase de croissance selon leur type et leur ordre de ramification.** La phase de croissance restaurée la plus probable de la première PA des axes a été utilisée. (OR : Ordre de ramification)

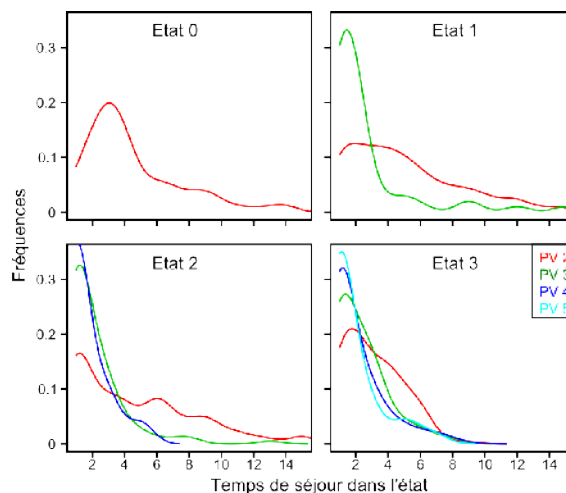


Figure V-30: **Temps de séjour dans chacune des phases de croissance selon l'ordre de ramification pour les PV.** Seuls les axes étant sortis de la phase de croissance sont comptabilisés (i.e. non censuré à droite), les situations présentant moins de 10 observations sont exclues.

De même que pour le tronc, un modèle HSMC multivarié a été estimé pour les axes plagiotropes, cinq variables ont été utilisées : la longueur de la PA, le nombre de PV et d'IV portés par cette PA, ainsi que la présence ou non de sexualité mâle et femelle.

Un modèle à quatre phases de croissance a été identifié comme pertinent, le cinquième état étant associé à l'arrêt définitif du fonctionnement du méristème apical de l'axe. L'ajout de ce cinquième état permet de séparer les axes morts des axes en croissance. Cela permet de réduire la censure à droite présente dans le jeu de données et d'améliorer l'estimation des paramètres, toutefois cela fait l'hypothèse que cet arrêt définitif fait partie de la trajectoire de l'axe, plutôt que dû à un événement pouvant toucher n'importe quel axe (cf. partie correspondante du chapitre I). Cet état est bien entendu l'état absorbant du modèle.

Comme pour le modèle pour le tronc, le modèle des axes plagiotropes laisse émerger une succession très déterministe de phases de croissance, à l'exception des sauts vers l'arrêt définitif (Figure V-29). À l'inverse du tronc, cette succession déterministe est associée avec des PA de plus en plus courtes et peu ramifiées que ce soit en IV ou PV. Ce qui est cohérent avec ce qui a été montré dans les parties précédentes à propos de la décroissance en longueur des axes plagiotropes. Dans ce modèle, le nombre de PV et d'IV suit une loi non-paramétrique car la sur-représentation de 0 et 2 axes latéraux, fait que les lois discrètes unimodales sont peu appropriées.

L'expression de sexualité mâle et femelle se positionne de manière cohérente avec ce qui a été montré plus haut (Figure V-29). Toutefois, on peut noter que la sexualité reste rare dans les phases de croissance concernées, alors que nous avons été capables d'identifier assez clairement les zones à sexualité sur les arbres (cf. Chapitre V :Partie III. 2. ii.). Cela est dû aux faibles effectifs de pousses sexuées dans les données utilisées pour estimer le modèle : l'ensemble des axes plagiotropes mesurés sur l'ensemble des arbres. Ces deux variables n'influencent donc pas fortement la structuration du modèle.

La probabilité de transition vers l'état mort (i.e. arrêt définitif) diminue avec la diminution de la vigueur des phases de croissance. Cela semble aller à contre-sens des observations : les PA qui meurent sont plutôt très courtes. Toutefois, il faut voir que cette proportion est relative au nombre d'axes sortant de chaque phase de croissance : 226 pour la phase 0 dont 94 morts, 441 pour la phase 1 dont 98 morts, 695 pour la phase 2 dont 76 morts et 1298 pour la phase 3. La succession de la phase 0 à la phase 4 est donc pas si disproportionnée, sachant que l'échantillonnage est loin d'être équilibré.

Les temps de séjour montrent une forme de décroissance plus que géométrique avec une forte majorité d'axes ne restant qu'un an dans chaque phase de croissance. À l'exception de la dernière phase de croissance qui présente une proportion non négligeable de temps de séjour à 2 et 3 PA.

Si on décompose ces temps de séjour par type d'axe et par ordre de ramification (Figure V-

30), on constate que les temps de séjours dépendent fortement de l'ordre de ramification : plus l'axe est périphérique, moins il restera longtemps dans les différentes phases de croissance. Cela corrobore les observations faites sur la typologie de formes de trajectoires (à décroissance rapide ou lente; Chapitre V :Partie II. 2. ii.), cela étant surtout valable pour les PV2.

De même, la structuration des *phases de croissance* initiales selon le type d'axe et l'ordre de ramification (Tableau V-14) montre les mêmes gradients qu'identifiés précédemment Chapitre V :Partie II. 2. iv. .

iii. Discrétisation des gradients observés : relation porteur/porté

Les phases de croissance restaurées ont pu être utilisées pour revisiter les relations porteurs-portés vu précédemment.

Comme cela avait été identifié précédemment les dimensions des PV2 augmentent avec le développement de l'arbre, et donc avec la phase de croissance du tronc (Tableau V-16). Cela est particulièrement visible pour les phases 0 et 3 : la phase 0 ne porte pratiquement jamais de PV2 et si c'est le cas, elles sont très petites ; la phase 3 du tronc est systématiquement associée avec des PV2 commençant dans la phase 0.

Pour les phases 1 et 2, la répartition des phases portées des PV2 est moins nette mais suit une tendance croissante.

Lorsque que l'arbre est suffisamment développé pour porter des IV2, ceux-ci peuvent avoir des longueurs initiales assez variables, mais généralement plus courtes que les PV2.

Entre les axes plagiotropes, la relation entre la dimension du porteur et du porté ressort de manière très nette, à la fois pour les PV et les IV, avec un décalage d'une phase de croissance entre les deux (Tableau V-16).

Comme pour le tronc, ces associations ne sont pas exclusives : une PA peut ramifier de manière pseudo-verticillaire en une PA de la même phase de croissance qu'elle-même. Il est toutefois pratiquement impossible que cette PA portée soit plus grande.

La ramification différée présente un comportement nettement différent : les axes différés commencent en majorité dans la phase 2 quelle que soit la phase du porteur, à l'exception de la phase 3 (cf. remarque précédente). La dimension du porteur n'a donc que peu d'influence sur la dimension de la première PA d'un axe différé.

Type d'axes	PV				IV			
Phase PV2	0	1	2	3	0	1	2	3
Phase Tronc								
0				2				
1			5	10	6			
2	37	18	12	1		1	3	1
3	144	4		7	24	40	21	10

Tableau V-15: **Relation entre phase de croissance du tronc et phase de croissance initiale des PV2 et IV2 portés par le tronc.** Les effectifs en gras correspondent au porté le plus probable sachant le porteur et le type d'axe (utilisé pour la Figure V-31)

Type d'axes	PV				IV				Différés				
Phase porté	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	
Phase porteur													
0	21	89	51	11	1	17	30	27	1	11	16	4	
1		34	103	94		2	7	19		1	10	29	13
2			2	88	439			4				10	5
3				1	49			2			1	1	10

Tableau V-16: **Relation entre phase de croissance du porteur et phase de croissance initiale du porté entre axes plagiotropes selon le type d'axes** (tout ordre de ramification confondus). Les effectifs en gras correspondent au porté le plus probable sachant le porteur et le type d'axe (utilisé pour la Figure V-31)

iv. Discrétisation des gradients observés : synthèse

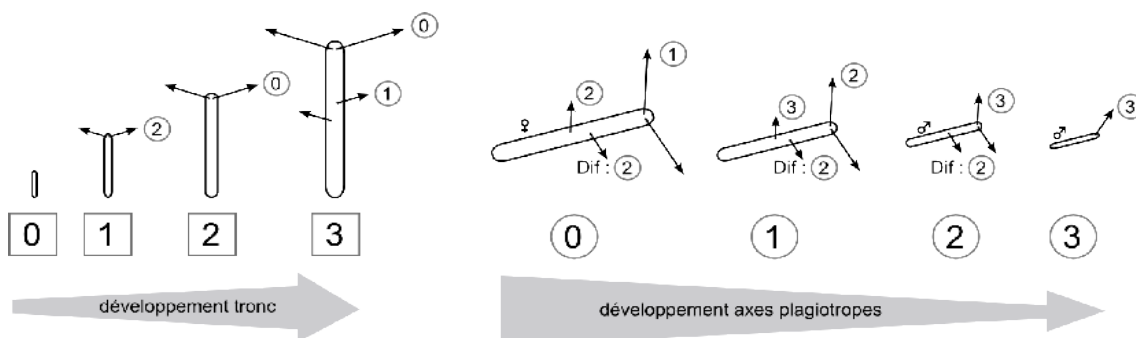


Figure V-31 : **Schématisation des relations porteur/porté les plus fréquentes** : les chiffres encadrés correspondent aux phases de croissance du tronc tandis que les chiffres entourés correspondent aux phases de croissance des axes plagiotropes. Les flèches grises correspondent au parcours des PA successives le long d'un axe. Le positionnement de la sexualité est également donné même s'il reste rare (~5%).

La trajectoire de développement des troncs est donc modélisée comme une succession de phases de croissance de plus en plus vigoureuses. Les trajectoires de développement des axes

plagiotropes sont associés à une succession de phases de croissance de moins en moins vigoureuses. L'ensemble des traits morphologiques intégrés dans les modèles HSMC sont plutôt bien structurés en lien avec la vigueur de la PA.

Plus les PA du tronc sont dans une phase vigoureuse, plus les PV2 portées commenceront leur développement dans une phase vigoureuse. De même entre les axes plagiotropes, la ramification PV induit un saut vers la phase de croissance suivante, donc moins vigoureuse.

De son côté, les IV2 ont, en général, une phase de croissance d'écart avec les PV2. De même pour la ramification IV des axes plagiotropes, celle-ci induisant un saut de deux phases de croissance : l'équivalent de deux ramifications PV successives.

Les axes différés se distinguent par le fait qu'ils commencent toujours plus ou moins dans la même phase de croissance quelle que soit la phase du porteur.

Cette approche de modélisation montre qu'il est possible d'ordonner l'ensemble des PA des axes plagiotropes et d'identifier un certain nombre d'homologies entre des PA positionnées à différents endroits dans l'architecture (Figure V-31). En effet, il existe plusieurs possibilités pour qu'un axe plagiotrope exprime une PA dans l'avant-dernière phase de croissance : PV2 porté par un jeune arbre, PV3 porté par un arbre plus développé voir un PV2 âgé porté par un arbre développé.

Partie V. Discussion : développement du sapin, approche multi-échelle et âge physiologique des méristèmes

Les parties qui suivent insistent sur différentes implications des résultats découlant de l'analyse quantitative du développement architectural du sapin jusqu'à l'expression de la sexualité.

1. Développement architectural du sapin : de la plantule à l'expression de la sexualité

Bien que cela n'ait pas été étudié, la dernière sous-partie présentera quelques hypothèses sur ce qui se passe après l'expression de la sexualité au regard d'études architecturales faites sur le vieillissement d'autres espèces et étayées par quelques observations.

i. Complexification : innovations et réutilisations

Comme toutes les plantes, le développement du sapin commence par un unique méristème et un petit nombre de cotylédons. Sauf traumatisme, ce premier méristème met en place l'ensemble du tronc : développement monopodial (Edelin 1977).

Durant les premières années, il met en place des pousses annuelles (PA) frêles, courtes et non ramifiées portant quelques aiguilles qui se chargent de l'assimilation carbonée de la plantule (Figure IV-7c). De par sa petite taille, le stade plantule est très sensible aux conditions locales et aux événements extrêmes, et présente des mortalités élevées (De Steven 1991).

L'expression de la première branche, quelques années plus tard, est l'occasion pour l'arbre de doubler le nombre d'axes, et donc, ses méristèmes apicaux. Comme chez de nombreuses espèces (Taugourdeau *et al.* 2011) et comme pour les autres ordres de ramification, la première ramification est directement liée à la taille de la PA du tronc. Contrairement à ce qu'on pourrait penser, ce n'est pas la présence d'axes latéraux, et l'augmentation de la surface assimilatrice associée, qui est à l'origine de l'augmentation de longueur des PA mais l'inverse. C'est lorsque les PA sont suffisamment vigoureuses qu'elles sont capables de mettre en place des bourgeons axillaires. Cela est confirmé par le côté réversible de cet événement : dans les jeunes stades, une PA du tronc ramifiée n'implique pas que les suivantes le soient également (Tableau V-1), celles-ci pouvant être plus courtes.

Les premières branches sont frêles et présentent une durée de vie de 4-5 ans. Ces axes sont très similaires à ceux qui seront mis en place par les axes d'ordre 2 (PV2) lorsqu'ils auront des dimensions suffisantes : les premiers PV3 portés par les PV2 sont similaires en terme de vigueur, taille et durée de vie, aux premiers PV2 portés par le tronc. Cela permet de caractériser l'expression des PV3 comme n'étant pas une innovation de l'arbre : c'est le porteur qui est une innovation, le porté appartenant à la même catégorie d'axe que les premiers PV2. Cela correspond au phénomène d'intercalation (Edelin 1977) : les innovations développementales n'apparaissent

pas en périphérie de la structure mais près du tronc. Ces innovations étant associées à l'évolution des propriétés des PA mises en place par le méristème apical du tronc (cf. partie sur les gradients morphogénétiques). La Figure IV-7b montre ce qu'est un système ramifié d'une plante à ce stade, la duplication pouvant arriver sur cette catégorie d'axe.

Le même phénomène se répète lors de l'expression des PV4 : c'est le PV2 portant le PV3 ramifié qui est l'innovation développementale ; et lors de l'expression des PV5 : c'est la branche portant le système ramifié incluant le PV5 qui est l'innovation. Une fois cette catégorie d'axe exprimée, l'arbre possède exprimé l'ensemble de ses cinq catégories d'axes.

L'expression des axes inter-verticillaires (IV) participe à ce phénomène de réutilisation (i.e. répétition, Barthélémy 1991) : à position architecturale comparable, les propriétés morphologiques des IV d'ordre n sont très proches de celles des PV d'ordre $n+1$. La mise en place d'IV correspond donc à la réutilisation d'une catégorie d'axe préexistante (i.e. plus différenciée). Ce qui est cohérent avec les gradients de vigueur intra-PA vus sous l'angle des catégories d'axes (Barthélémy et Caraglio 2007).

La complexification de la structure de l'arbre au cours de son développement résulte donc du phénomène d'innovation, l'expression de nouvelles catégories d'axes, et de réutilisation mais également de la pérennisation des structures mises en places. Les nouvelles catégories d'axes ayant des durées de vie croissantes, les méristèmes apicaux des axes vivent de plus en plus longtemps : de quatre ans à plus de 30 ans selon la catégorie d'axe (Figure V-32). Les axes ont donc la possibilité de mettre en place de plus en plus d'axes latéraux.

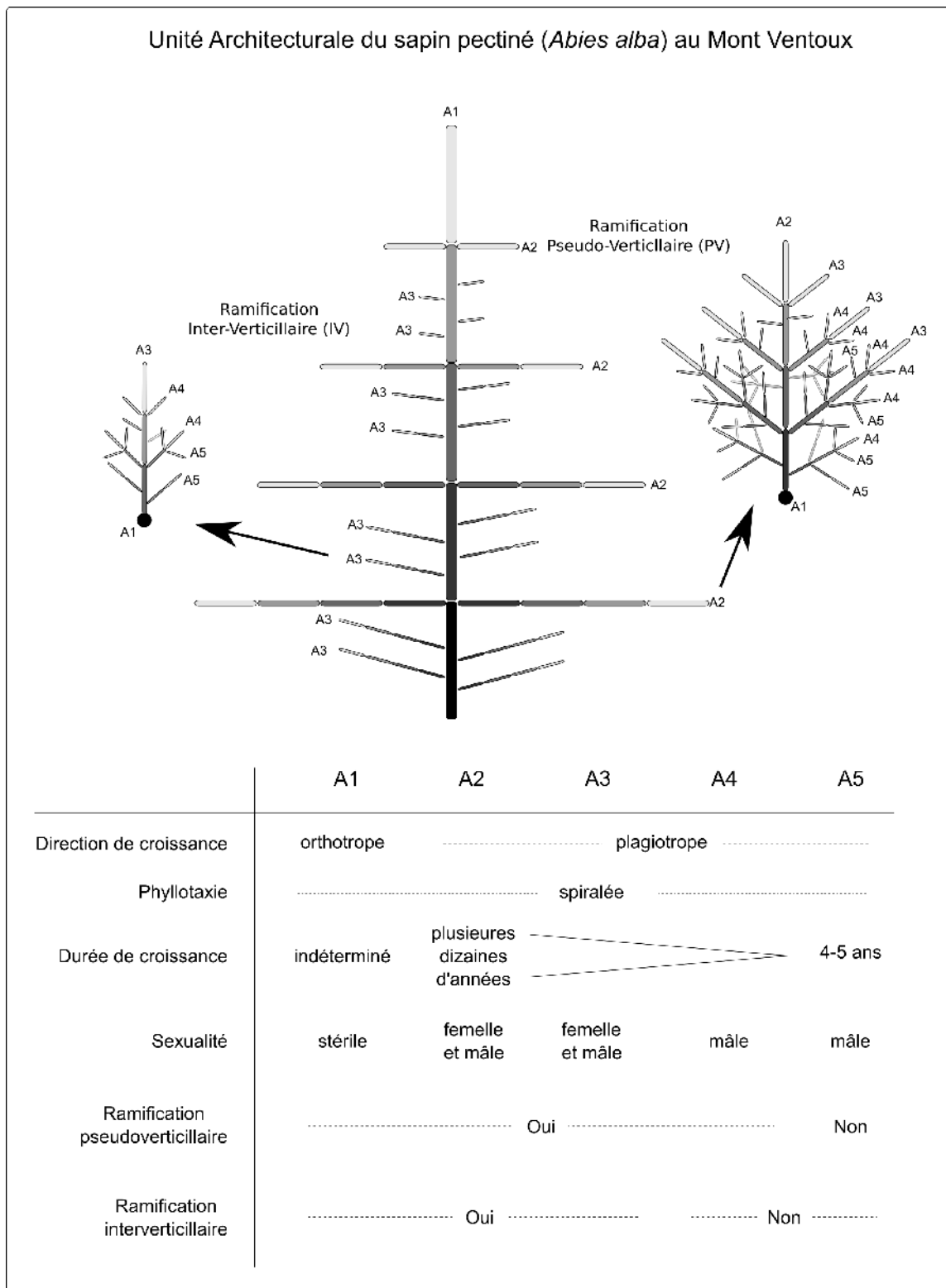


Figure V-32: Unité architecturale et caractéristiques des catégories d'axe du sapin pectiné. Les unités architecturales de *A. nordmanniana* (Édelin, 1977) et *A. balsamea* (Demers, 1994) sont données à titre indicatifs en Annexe 3.

Le lien entre catégorie d'axe et leur durée de vie est quelque chose qui ressort fréquemment des analyses architecturales réalisées à l'échelle de la catégorie d'axe (Barthélémy et Caraglio

2007), l'exemple extrême étant le rameau court (*i.e.* brachyblaste) des pins dont le méristème ne fonctionne qu'un an. Chez le sapin, la catégorie d'axe ultime est ce qui se rapproche le plus d'un rameau court. Toutefois, l'ensemble des traits morphologiques y compris foliaires laissent plutôt penser à une transition progressive du rameau long vers le rameau court entre les catégories d'axes, plutôt qu'une transition brusque comme chez les pins.

ii. Ramification différée de plus d'un an

La ramification différée est à part par son développement tardif et par les propriétés morphologiques des axes mis en place : ces axes présentent des trajectoires à décroissance lente. Toutefois, la majorité des axes différés arrêtent de se développer après quelques années, cela est confirmé par la rareté des axes différés âgés toujours vivants. La similarité entre les axes différés et leur porteur (Figure V-31) montre que cela peut correspondre, dans certains cas, à de la réitération partielle, et dans d'autres, à de la ramification.

Comme chez les axes épécormiques (*i.e.* axes différés) du chêne (Fontaine *et al.* 2004) ou du hêtre (Nicolini *et al.* 2001), le développement de ces axes différés se fait à partir de bourgeons dormants qui restent au niveau de l'écorce au cours de la croissance secondaire de l'axe porteur. Leur développement semble se faire à la fois sous contrôle développemental, les différés n'apparaissant que sur les catégories d'axes les plus vigoureuses, et climatique, peu d'axes différés se sont développés au début des années 2000.

Le sapin semble donc faire partie des espèces chez qui la ramification différée fait partie de la séquence de développement mais reste un trait sensible à l'environnement.

On peut supposer que l'installation de l'axe différencié (*i.e.* sa pérennisation) dans la cime soit associé à la disponibilité locale en lumière. Les axes différés sont un moyen pour le sapin de ré-exploiter l'espace dans une partie ancienne de l'arbre (cf. draperie, Edelin 1977). Du fait de la durée de vie limitée des axes les plus périphériques et la croissance horizontale importante des branches, la partie proximale de la branche serait complètement dégarnie sans axes différés. Sur les branches les plus âgées, les axes différés vigoureux correspondent à la majorité de la surface assimilatrice de la branche (Figure V-24). Ce processus semble être associé à la sénescence des branches basses, nous verrons plus loin que cela est également vrai à l'échelle de l'arbre.

Le filtrage environnemental (Diaz *et al.* 1998) qui limite la pérennisation de l'axe différencié peut être rapproché du filtrage s'appliquant sur les plantules : leur pérennisation dépend de leur capacité à survivre aux conditions locales. Un parallèle peut être fait avec le phénomène de regarnissage fréquemment observé chez les racines de certaines espèces qui permet de ré-exploiter une zone abandonnée par les racines fines (Atger 1992; Atger et Edelin 1994a).

iii. Positionnement de la sexualité

L'expression de la sexualité mâle et femelle est la dernière innovation développementale étudiée dans cette thèse. La sexualité femelle précède de quelques années la sexualité mâle mais cela est loin d'être systématique (5 arbres sur 9).

La sexualité femelle se rencontre à proximité du tronc (mais jamais sur le tronc) sur des PV2, PV3 et IV2 vigoureux. Ce qui correspond aux PA dont les capacités de conduction sont les plus

fortes, cela étant très certainement un pré-requis à la mise en place de sexualité femelle. Cela est confirmé par la forte asymétrie en terme de croissance secondaire de la PA portant le cône femelle en cours de développement : le diamètre pouvant passer du simple au double entre l'amont et l'aval du cône (non illustré).

La sexualité mâle apparaît en périphérie de la cime, sur des PA de petites tailles (env. 5 cm) et dans les catégories d'axes les plus périphériques, qui sont, pour rappel, celles avec la durée de vie la plus faible. Les besoins en terme de conduction sont moins visibles que pour les cônes, toutefois les PA 2006 portant de la sexualité mâle (exprimé en 2007) étaient fréquemment suivies de PA 2007 réduites : EN courts et microphyllie des aiguilles. Cela pourrait être lié à une compétition locale pour la ressource (hydrique et/ou carbonée) entre la sexualité mâle et la croissance primaire au moment de l'allongement de la PA.

Chez *Abies balsamea*, Demers (1994) a positionné la sexualité femelle dans la partie haute de l'arbre et la sexualité mâle plutôt en périphérie. Chez les pins (espèce monoïque), les cônes femelles se rencontrent sur les catégories d'axes les plus vigoureuses dont le tronc, et la sexualité mâle plus en périphérie (Caraglio *et al.* 2007), alors que chez le cèdre (monoïque et faisant partie de la même sous-famille *Abietoideae* que le sapin) ou le ginkgo (dioïque, gymnosperme basal), la sexualité est portée par les rameaux courts (Del Tredici 1991). Le positionnement de la sexualité parmi les catégories d'axes des différentes espèces de conifères semble mériter d'être étudié de près ; une des hypothèses pouvant être que les *Abies* ont perdu le « vrai » rameau court en faisant porter la sexualité directement sur les axes vigoureux, et ce, pour des raisons encore inconnues.

Comme pour l'ensemble du règne végétal, le gamète femelle est beaucoup plus grand et est produit en moins grand nombre que le gamète mâle, chez le sapin cela se retrouve au niveau du nombre de bourgeons sexualisés par PA (max. sept cônes femelle et min. 15 chatons mâles par PA) et sur le nombre de PA portant de la sexualité mâle ou femelle à un moment donné, les PA périphériques étant beaucoup plus nombreuses et plus petites.

La présence de la sexualité femelle dans la partie apicale de la cime, peut être vue comme un avantage adaptatif pour la dispersion des graines, la distance de dispersion augmentant avec la hauteur, mais également pour l'attraction des oiseaux qui vont favoriser la dispersion en détruisant le cône pour se nourrir de graines. Tandis que la position périphérique de la sexualité mâle peut avantager la dispersion du pollen par le vent, l'extrémité des longues branches oscillant plus que les courtes (Sellier et Fourcaud 2005).

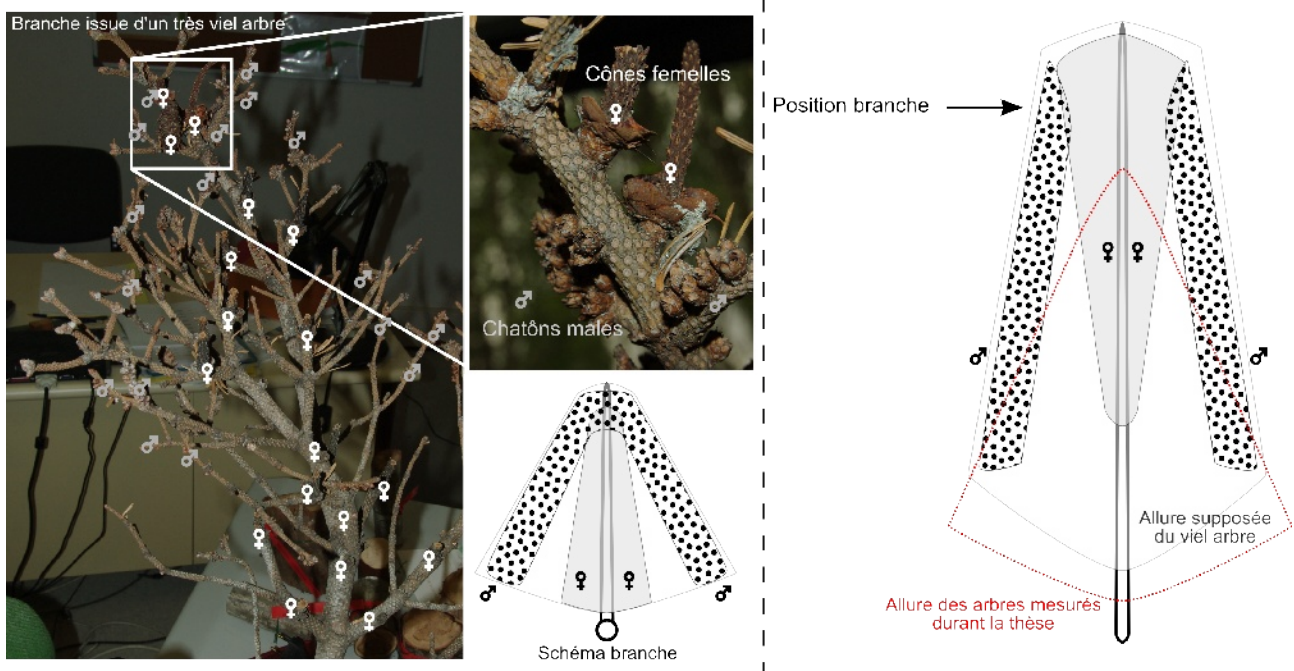


Figure V-33: Positionnement de la sexualité sur une branche d'un vieil arbre et schémas interprétatifs.

Chez l'adulte jeune, les deux types de sexualité apparaissent dans des zones distinctes de la cime (Figure V-33, zone en pointillés rouges). Il est toutefois intéressant de constater que sur une branche issue d'un arbre plus âgé, les deux sexualités peuvent se rencontrer sur la même PA (Figure V-33). La partie centrale portant la sexualité femelle semble s'élargir au point de rejoindre la partie mâle, qui elle se rapprocherait du tronc. Toutefois, des études se basant sur plus d'une branche permettront certainement de préciser la zonation exacte de la sexualité dans l'arbre âgé.

iv. De l'expression de la sexualité à la sénescence

Cette phase de croissance n'ayant pas été étudiée précisément durant la thèse, les éléments donnés ici correspondent à quelques observations qui vont dans le sens, ou non, d'informations bibliographiques sur d'autres espèces.

L'accroissement en hauteur, qui s'était stabilisé autour de 20-40 cm avant l'expression de la sexualité, va progressivement se réduire au fur et à mesure du vieillissement de la structure (Heuret *et al.* 2006; Guédon *et al.* 2007a, 2007b). Les PA étant de plus en plus courtes, elles vont de moins en moins ramifier et se ressembler de plus en plus, cela correspond à la simplification ou homogénéisation de la cime avec le vieillissement. Chez le sapin cela se traduit par une perte de hiérarchisation de la cime (*i.e.* cime de moins en moins triangulaire), voir un arrêt de la croissance en hauteur par l'absence de relais si l'apex du tronc meurt (Figure V-34).

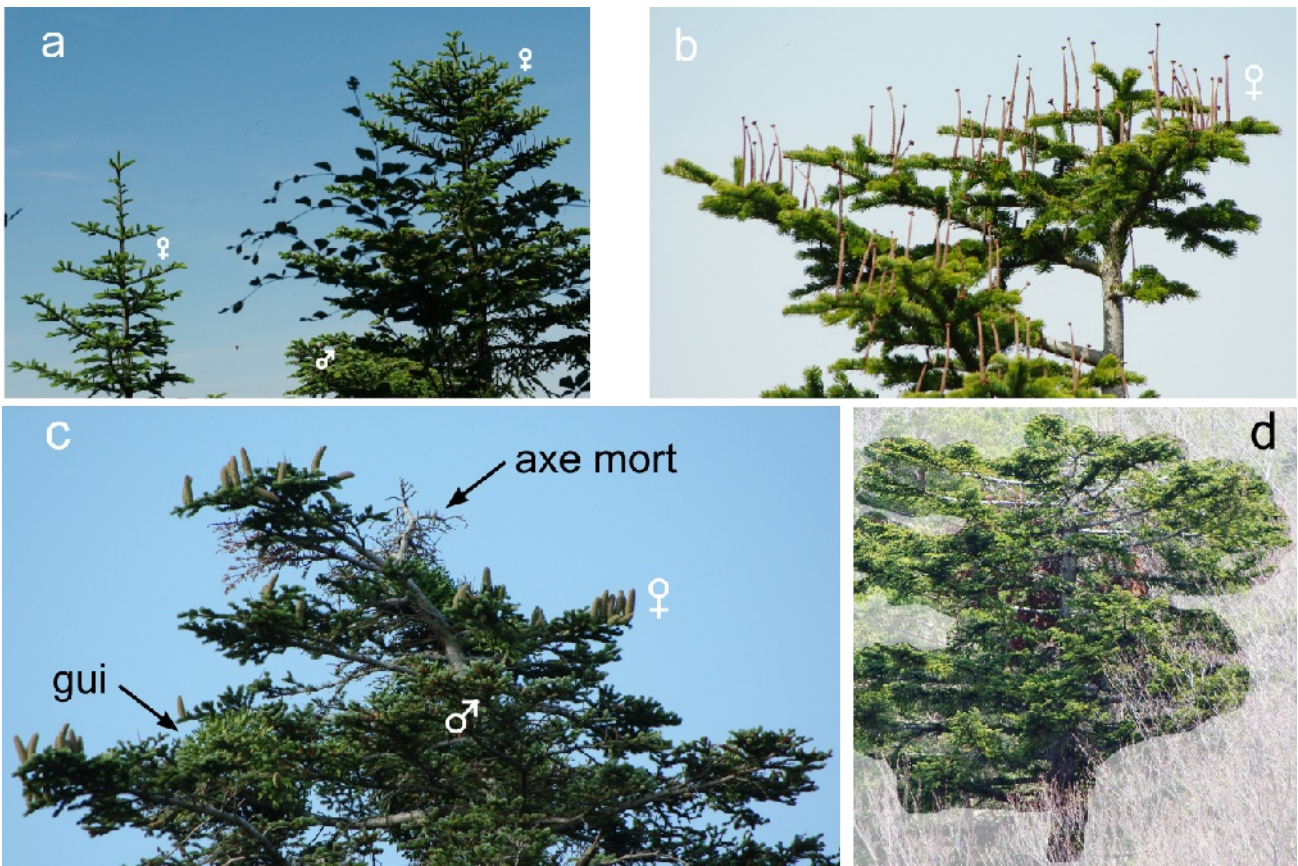


Figure V-34: Photos de cimes de sapins de plus en plus âgées. **a.** à droite cime jeune, à gauche cime plus âgées ; **b.** cime dont le tronc pousse moins que les branches ; **c.** cime dont le tronc n'est plus visible, cette cime présente des signes de dépérissement visibles (axes morts, gui) ; **d.** cime d'un vieil arbre vu de loin, l'absence de structures différenciées sur les branches hautes est visible.

Comme discuté au dessus, l'homogénéisation des PA est associée à la présence simultanée de la sexualité mâle et femelle sur les mêmes PA (Figure V-33). L'arbre vieillissant présente donc un investissement fort dans la reproduction comme cela a été observé sur le Pin maritime (Coudurier *et al.* 1995; Heuret *et al.* 2006), le Noyer (Sabatier 1999) et des herbacées (Bonser et Aarssen 2003).

Bien que Demers (1994) observe la mise en place de réitérations totales en forme de lyre chez *A. balsamea*, cela n'a jamais été constaté au Mont Ventoux. Les différentes vieilles cimes observées semblent plutôt dépourvues dans leur partie haute (Figure V-34d).

Cela laisse penser que la majorité de la croissance primaire se trouve plus bas, un peu comme les descentes de cimes observées chez les feuillus (Nicolini 1997). En effet, les *Abies* sont connus pour fréquemment mettre en place des axes différenciés sur leurs branches séquentielles lorsqu'ils vieillissent afin de renouveler leur surface assimilatrice (Ishii *et al.* 2007). Kennedy *et al.* (2010) ont notamment montré que la stratégie d'*Abies grandis* pouvait être opposée à celle de *Pseudotsuga Menziesii*: le premier faisant de nouveaux différenciés à partir des structures séquentielles alors que le second empile les axes différenciés les uns sur les autres à la base du

différé précédent. Le comportement des sapins du Ventoux correspond à la stratégie d'*A. grandis*, il semble toutefois intéressant de noter que les résultats semblent indiquer que la probabilité qu'un différé porte un autre différé est assez forte (Figure V-23).

Nos résultats montrent que la mort des apex (*i.e.* arrêts de croissance définitif) est associée à des PA très réduites. On peut donc imaginer que les parties séquentielles des axes vont progressivement atteindre cet état qui va mener à la mort des portions d'axes ne portant pas de différends. Sur des branches du *Pinus nigra* subsp. *Laricio*, Mérédiéu et Caraglio (2002) ont montré que lorsque que la croissance primaire s'arrête la croissance secondaire peut continuer durant un ou deux ans mais de manière très locale : seules les PA feuillées présentent de l'activité cambiale. Cela a été observé sur le sapin (Annexe 4.) et peut certainement être lié à la production de carbone et d'auxine de ces aiguilles (Savidge et Wareing 1984; Savidge 1994). Une question ouverte est de savoir si ces observations peuvent être généralisées à l'arbre mourant : l'arbre arrête-t-il son activité cambiale sur le tronc plusieurs années avant de mourir réellement ?

2. Changement d'échelle d'observation : de la pousse annuelle à l'arbre entier

i. Spécialisation fonctionnelle des modules

Dans les études sur le mouvement morphogénétique (Lauri 1988), les processus d'axilisation et de foliarisation ont été associés à des transitions de fonction au cours de la vie de l'axe. Les feuilles du jeune tronc participent de manière très significative à l'assimilation de l'arbre, alors qu'ensuite le tronc a surtout pour fonction d'atteindre la canopée au plus vite et de porter l'ensemble de la cime, cela est associé à l'axialisation des métamères successifs : transition progressive d'une allocation relative majoritairement dans la feuille vers une allocation relative majoritairement dans l'entre-nœud.

À l'échelle des catégories d'axes, le lien est souvent fait entre propriétés morphologiques et fonctions : les propriétés morphologiques du tronc sont très différentes de celles des rameaux courts (Barthélémy et Caraglio 2007). Ces différenciations sont liées aux fonctions qu'ont ces deux catégories d'axes pour l'arbre : exploration verticale vs. exploitation locale et reproduction.

À la fois à l'échelle du métamère et de l'axe, le lien entre forme et fonction ressort donc nettement, sans chercher à identifier lequel est à l'origine de l'autre (Woodward 2008). Les paragraphes suivants cherchent à identifier les échelles où ces spécialisations morphologiques et fonctionnelles se retrouvent dans la structure et l'ontogénie du sapin.

L'allocation relative entre le caulinaire et le foliaire n'a pas été étudiée directement à l'échelle du métamère mais sur l'entre-nœud moyen de la PA. Toutefois, les mesures faites à l'échelle de la PA vont dans le même sens que la littérature sur l'échelle métamère : le développement du jeune arbre est associé à un investissement croissant de ses PV2 dans la tige au dépend des feuilles

(Figure V-35), ceci étant moins net pour les autres types d'axes mesurés (PV3 et IV3).

L'axialisation des PA des PV2 peut être liée au transfert de fonction progressif qui s'opère entre les PV2 et les autres axes plagiotropes, au cours du développement : chez la plantule tout juste ramifiée, les PV2 assurent la majeure partie de son assimilation carbonée, les PA des PV2 étant deux fois plus grandes que la PA du tronc correspondante (Figure V-6). Alors qu'après l'expression des PV3, puis des PV4 et PV5, les PV2 auront de plus en plus une fonction d'exploration horizontale et de soutien qui requiert un investissement préférentiel dans le bois, les fonctions d'assimilations étant reportées sur les PV3-4-5.

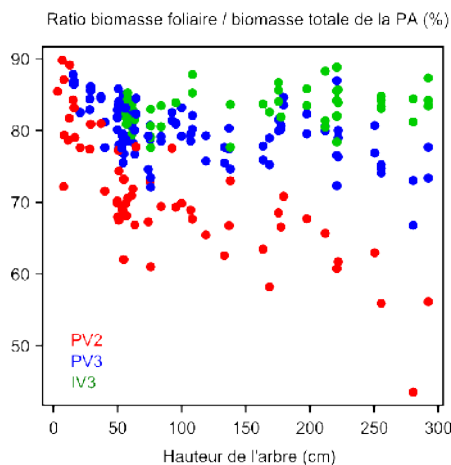


Figure V-35: **Allocation relative dans les feuilles et la tige selon la position architecturale de la PA.** Les mesures de biomasse sont faites après déshydratation à 80° pendant au moins trois jours.

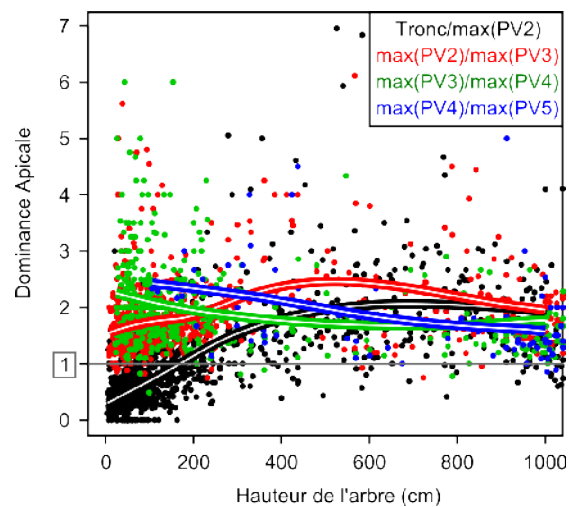


Figure V-36: **Évolution de la dominance apicale des différents ordres de ramification au cours du développement du sapin.** Pour chaque individu et chaque année, a été calculé le ratio entre la plus longue PA de l'année d'ordre de ramification n et la plus longue PA de l'année d'ordre de ramification $n+1$. Une dominance apicale à 1 (trait gris) correspond donc à une longueur équivalente entre le porteur et le porté. Les relations vues dans les parties précédentes permettent de supposer que les PA les plus longues sont proches. La hauteur de chaque arbre pour chaque année est déduite de la lecture rétrospective du tronc. Les courbes correspondent à des ajustements non-paramétriques (« local polynomial regression ») pour mettre les tendances générales en avant.

Ces résultats confortent donc le changement de catégories d'axes des PV2 successifs au cours du développement de l'arbre (*i.e.* intercalation), le changement de leurs propriétés morphologiques pouvant être lié à la spécialisation fonctionnelle des axes. Les relations forme-fonction identifiées au niveau de l'entre-nœud moyen et des catégories d'axes semblent donc cohérentes avec les résultats sur l'allocation de biomasses des PA du sapin.

Si on transpose le concept d'axialisation/ foliarisation à l'échelle de la PA, il faut se demander si l'axe latéral est, pour la PA porteuse, le pendant de la feuille pour le métamère. L'augmentation de la dominance apicale avec le développement de l'arbre (Figure V-36) va dans le sens de l'axialisation des PA du tronc et dans une moindre mesure des PA des PV2. Toutefois, ce n'est pas une branche mais l'ensemble des branches portées par la PA qui sont le pendant de la feuille pour le métamère. L'augmentation du nombre d'axes latéraux avec le développement de l'arbre irait donc à contre-courant de l'attendu pour l'axialisation. Bien que cela ne puisse pas être correctement étudié avec les données actuelles (protocole d'échantillonnage inadapté), il serait intéressant de confirmer la pertinence du concept d'axialisation à l'échelle de la PA en calculant la dominance apicale en fonction de la somme des longueurs des axes latéraux.

ii. Propriétés émergentes à l'échelle de la couronne

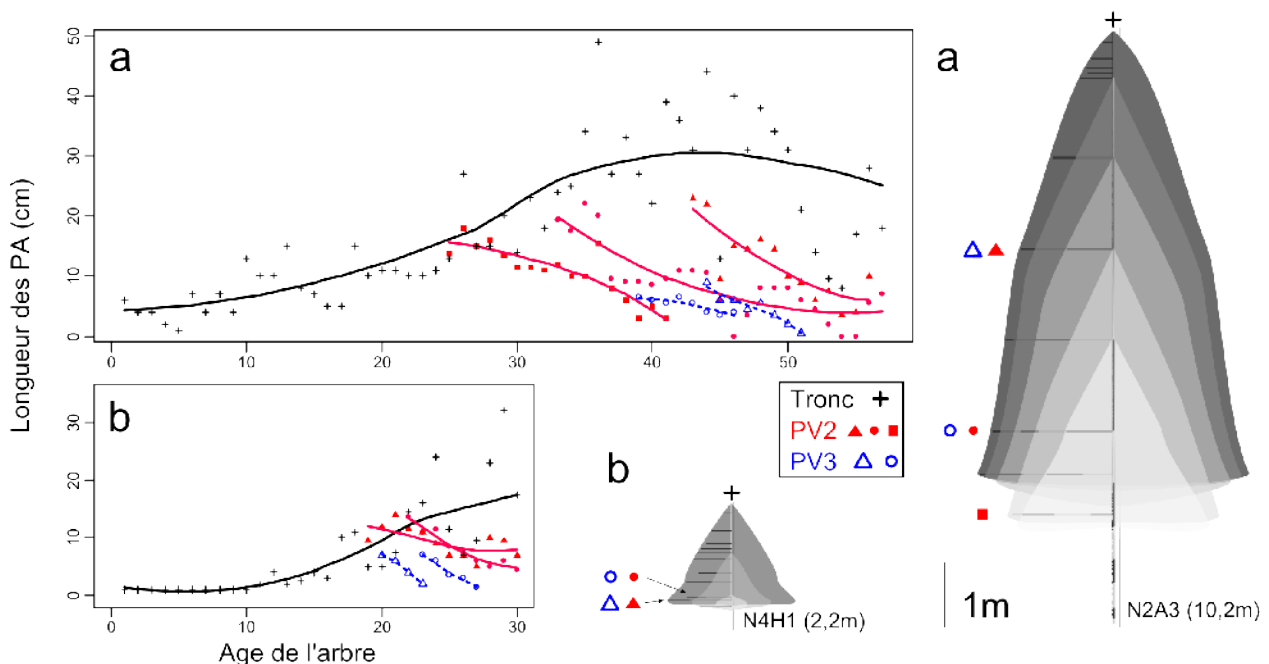


Figure V-37: **Conséquences à l'échelle de la cime de la décroissance des longueurs.** Sont représentées les longueurs successives des PA du tronc de deux PV2 et d'un PV3 par PV2 pour un adulte (a.) et un jeune arbre (b.). Les courbes sont lissées avec des « local polynomial regression » pour faire ressortir les tendances. La reconstruction des cimes se base sur l'ensemble des mesures faites sur le tronc et les PV2. Chaque enveloppe correspond à l'allure de la cime avec un pas de cinq ans.

La datation des différentes PA des arbres permet facilement de reconstruire l'allure de la cime dans le passé. Comme cela a été montré par Claveau *et al.* (2002) sur des sapins canadiens, la cime du jeune sapin s'affine avec sa croissance en hauteur et donc sa progression dans la canopée. Une fois la canopée atteinte la cime perd sa forme triangulaire et s'élargit (Figure V-34d).

La dynamique de la cime est directement liée aux trajectoires de croissance de ses branches : la croissance en largeur et en hauteur de la cime se fait surtout dans sa partie haute, les branches âgées de plus de 10 ans ayant une extension annuelle faible (env. 5 cm).

iii. Quels indicateurs architecturaux du développement ?

A l'échelle du peuplement, il est souvent difficile d'avoir des critères de développement des arbres qui soient à la fois pertinents et rapides à observer, Nicolini et Chanson (1999) citent notamment la marcescence ou la forme des feuilles comme étant des traits pouvant marquer le développement de certaines espèces. Chez le sapin, seule l'expression de la sexualité est un critère facilement observable du développement de l'arbre. Les connaissances sur le développement architectural du sapin peuvent être simplifiées pour caractériser son développement à partir de la complexité de sa cime.

Comme cela a été montré dans les parties précédentes, le développement du jeune sapin est caractérisé par l'accroissement progressif de la longueur de ses PA. L'accroissement des longueurs est associé à la présence d'axes pseudo-verticillaires voir inter-verticillaires. La présence ou non d'axes PV et IV à certains endroits de la structure est donc un bon indicateur de la longueur de la PA correspondante et par conséquent du stade de développement de l'arbre.

Le développement de l'arbre peut être résumé à travers la séquence d'événements morphologiques suivante (les points d'interrogations correspondent à des phénomènes insuffisamment étudiés pour être affirmatif) :

1. tronc seul,
2. présence de PV2,
3. présence de PV3,
4. (?) présence PV4,
5. présence IV3,
6. (?) présence IV2,
7. présence PV5.

Ces critères doivent être observés dans la partie la plus vigoureuse de la cime : son sommet. Ces critères sont donc surtout pertinents pour les arbres de sous-bois dont le sommet reste visible pour l'observateur. La Figure V-38 montre comment ces critères sont liés à des mesures plus quantitatives du développement de l'arbre. La typologie des arbres a été faite sur la présence ou non de PV3 et d'IV3 sur la branche ramifiée la plus haute de l'arbre (*i.e.* branche de deux ans).

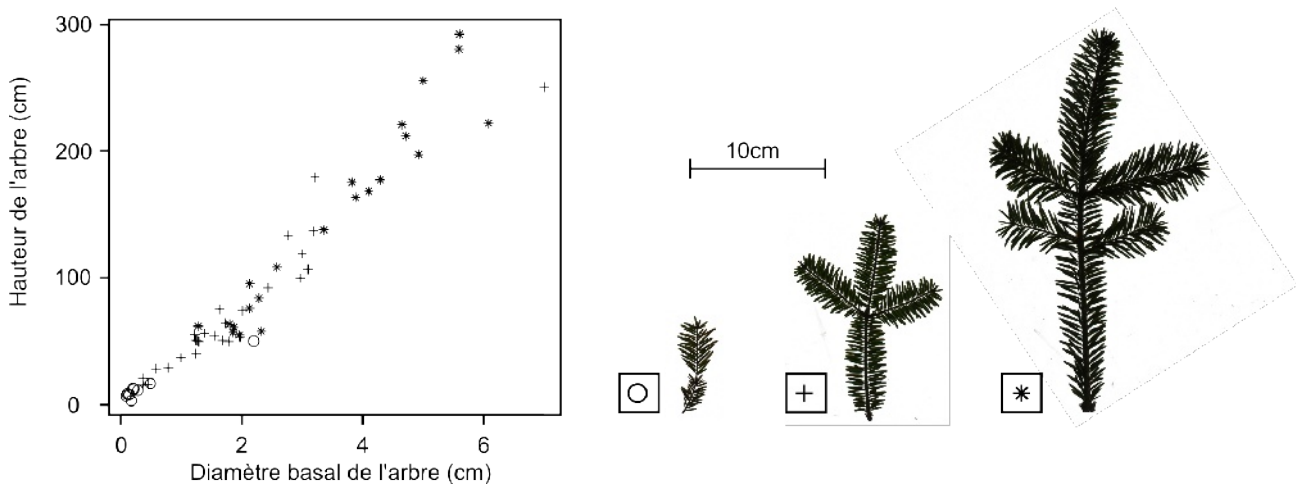


Figure V-38: **Typologie du deuxième étage de branche en lien avec le développement de l'arbre.** Trois classes ont été faites : la branche non ramifiée (cercle), la branche ramifiée en PV3 (croix) et la branche ramifiée en PV3+IV3 (étoile). Les trois branches d'illustration sont à la même échelle.

Ce type d'approche peut donc être utile pour estimer de manière rapide le stade de développement des jeunes sapins de sous-bois, cela ayant un intérêt pour l'estimation de la régénération naturelle en sous-bois ou pour sous-échantillonner la population dans le cadre d'une étude scientifique à l'échelle inter-individuelle (Annexe 18.).

3. Retour sur le concept d'âge physiologique des méristèmes

i. Des gradients morphogénétiques conformes à l'attendu ...

Relations de successions

Effet de base : Les différentes approches considérées : longueurs de PA par période de croissance (Figure V-6 ; Figure V-7), modélisations HSMC (Figure V-28 ; Figure V-27 ; Figure V-31) ou simples représentations graphiques (Figure V-1 ; Figure V-16 ; Figure V-37), montrent l'accroissement progressif de la longueur des PA au cours du développement de l'arbre jeune. Cela est cohérent avec les observations faites sur le pin maritime (Heuret *et al.* 2006) ou d'autres espèces (Chaubert-Pereira *et al.* 2009; Taugourdeau *et al.* 2011). Les PA du tronc passent progressivement de 1 cm à plus de 20 cm, le maximum observé étant 80 cm. Cet accroissement est associé à l'expression puis l'augmentation du nombre de PV2 et d'IV2. Une fois que les PA émises par le tronc mesurent de 20 à 40 cm, leurs longueurs se stabilisent (dernière phase de croissance du modèle HSMC : Figure V-28 ; Figure V-27), cela correspond certainement au moment où la dominance apicale du tronc se stabilise (Figure V-36), c'est-à-dire autour de 4-5 m de haut.

Dérive : Bien que cela n'ait pas été directement étudié sur le tronc, les interprétations liées à la Figure V-34 semblent aller dans le sens d'une réduction des dimensions des PA du tronc chez

les vieux arbres, phénomène également observé sur le pin maritime (Heuret *et al.* 2006). Pour les axes plagiotropes, le phénomène de dérive des longueurs successives des PA des axes est très clairement visible sur les représentations graphiques (Figure V-15 ; Figure V-18 ; Figure V-37), clusterisation (Figure V-11 ; Figure V-21) et modélisation HSMC (Figure V-29 ; Figure V-26 ; Figure V-31). Cette décroissance de longueur est associée à la diminution du nombre puis l'absence des PV et IV portés par ces PA (si l'axe étant capable d'en porter initialement).

Expressions associées aux gradients

Ramification : L'expression du premier PV2 de la plantule est associée à un seuil de longueur de la PA qui le porte (Figure V-6), de même pour l'expression du premier PV3 (env. 4 cm, Figure V-6), IV3 (Figure V-7) IV2 non traumatique (Figure V-7) et les Dif (Figure V-23). De même, l'augmentation du nombre de PV et d'IV avec la longueur de la PA a été montrée de différentes manières (Figure V-9, Figure V-26). Le lien entre ramification et longueur de la PA porteuse a déjà été mis en évidence chez le chêne (Heuret *et al.* 2003). La ramification, qui est le moyen privilégié par la plante pour complexifier sa structure, est donc liée aux gradients morphogénétiques.

Sexualité : L'expression de la sexualité est fortement structurée au sein de l'arbre de manière différente pour la sexualité mâle et femelle. Leurs expressions sont liées aux gradients morphogénétiques notamment à travers la longueur de la PA porteuse (Tableau V-9 ; Figure V-20).

Relations de ramification

Porteur vs. porté : La longueur de la PA portée est très corrélée à la longueur de la PA porteuse (Figure V-12 ; Figure V-31). Cela va dans le sens du concept de catégorie d'axe (*i.e.* ramification et différenciation morphologique) et reste cohérent avec la manière dont l'âge physiologique est présenté dans Barthélémy et Caraglio (2007). Comme cela avait été proposé par Lauri (1988), l'étude de l'axialisation des PA de sapin renforce l'idée de spécialisation fonctionnelle des axes, mais également le côté progressif de ces spécialisations entre exploration et exploitation chez le sapin, par opposition aux brachyblastes très différenciés des pins (Caraglio *et al.* 2007).

Intercalation et simplification : Comme indiqué dans les parties précédentes, le phénomène d'intercalation est clairement visible chez les arbres mesurés, celui-ci est une conséquence directe de l'effet de base combiné aux relations porteur/porté : l'allongement des PA du tronc entraîne l'allongement des PA des branches et ainsi de suite jusqu'à ce que les PA de l'ordre de ramification ultime dépasse le seuil de longueur où la ramification s'exprime. Lorsque ce phénomène a lieu, on parle d'intercalation car l'innovation se situe au niveau du PV2 qui a atteint des dimensions qui le font changer de catégorie d'axe. La même cascade de relations porteur/porté induite par la dérive du tronc entraîne la simplification de la cime chez l'arbre vieillissant, mais également être le facteur déterminant de l'ordre de ramification maximal du sapin et donc son nombre de catégories d'axes.

Acrotonie : L'acrotonie est associée à un gradient de longueur des axes portés par une PA.

Ce gradient se retrouve entre les PV et les IV, les IV ressemblant à un PV d'ordre de ramification +1, et donc à une catégorie d'axe plus différenciée que le PV. La particularité du sapin est avoir ce gradient discrétisé en deux classes de plusieurs axes semblables, alors que généralement cela se traduit plutôt par un gradient plus ou moins continu le long de la PA porteuse (Sabatier et Barthélémy 2001).

ii. ... mais plus complexes qu'attendu

Le concept d'âge physiologique est notamment basé sur les homologues entre PA au sein de la structure et au cours du développement de la plante (Barthélémy et Caraglio 2007). Ces homologues sont basées sur les propriétés morphologiques des PA, l'ensemble des PA étant ordonnées les unes par rapports aux autres et indexées en fonction de ces propriétés. Par ailleurs, le concept formalise la manière dont ces propriétés changent entre et le long des axes, par des sauts plus ou moins grand le long de cet index. Les phénomènes à l'échelle locale seraient donc à l'origine de l'émergence des gradients morphogénétiques, des catégories d'axes et de l'unité architecturale. Comme cela a été montré dans la partie précédente, les résultats sur le sapin vont largement dans le sens de ce concept. Il est important de montrer quels sont les résultats qui s'en écartent et d'en chercher la raison.

Relations de successions

Lors de l'étude des trajectoires de croissance des axes plagiotropes, un des résultats est l'identification des variations de formes de trajectoire bien que les longueurs de la première PA soient comparables (décroissance rapide vs. lente), résultat confirmé par les temps de séjour du modèle HSMC qui varient selon l'ordre de ramification (Figure V-30). Cela signifie que pour une même longueur, les sauts d'âge physiologique sont plus ou moins grands selon la position architecturale de la PA. La dérive de l'axe est dépendante à la fois de sa longueur initiale (*i.e.* première PA) et de sa position architecturale.

Expressions associées aux gradients

Comme cela a été présenté plus haut (Figure V-33), le positionnement de la sexualité mâle et femelle est très structuré chez les jeunes adultes, les deux types de sexualité sont séparés par des PA végétatives, voir des ordres de ramification. La simplification de la cime associée à la dérive du tronc permet le rapprochement des deux formes de sexualité, initialement portées par des PA très contrastées.

Dans le cadre du concept de l'âge physiologique, la seule hypothèse simple est la suivante: le lien entre âge physiologique et sexualité change avec l'ontogénie, la sexualité ne serait alors pas une propriété pertinente pour indexer les PA et l'âge physiologique serait incapable d'expliquer le positionnement de la sexualité sur l'ensemble de la vie de l'arbre.

De même, les PA de la longueur de celles portant de la sexualité mâle se rencontrent dans

l'arbre bien avant l'expression de la première sexualité.

Relations de ramification

L'étude de la relation porteur-porté entre PV (Tableau V-3 ; Figure V-12) a montré que la longueur du porteur jouait beaucoup, mais que d'autres variables étaient impliquées. Pour une même longueur de PA porteuse, la longueur du PV porté dépend notamment de l'ordre de ramification : env. 2 cm d'écart selon si c'est entre un PV2 et un PV3 ou un PV3 et un PV4 (Figure V-12). Le « transfert » de longueur entre le porteur et le porté est donc quelque chose de réel mais qui dépend toujours de l'architecture (l'échelle individu), et donc pas uniquement de l'âge physiologique (l'échelle PA).

Une même cause: le diamètre des pousses annuelles ?

Le fait de ne regarder, comme ici, que des axes en phase de dérive, suppose que l'ensemble des propriétés morphologiques des PA peut être résumé par la longueur de la PA, celle-ci ne faisant que décroître dans cette gamme d'âges physiologiques.

Les éléments présentés ci-dessus montrent qu'une propriété locale comme la longueur de la PA, qui est censée résumer l'ensemble des phénomènes liés à l'architecture, n'en résume en réalité qu'une partie, l'ajout de variables plus globales changeant les relations.

L'idée que l'échelle « locale » de la PA est à l'origine de l'émergence des catégories d'axes ou des gradients morphogénétiques restant séduisante, il semble pertinent de vérifier si d'autres traits des PA varient en fonction de l'architecture de manière différente que la longueur, ce qui pourrait être à l'origine des situations « inattendues » observées. Ce qui revient à relâcher l'hypothèse de covariation parfaite entre traits morphologiques.

Le diamètre de la PA, qui inclut à la fois le diamètre de la moelle et le premier cerne de croissance, pourrait être une variable allant dans ce sens. Nicolini (1997) a montré, chez le hêtre, que des PA de même longueur pouvaient avoir des diamètres différents et que cela avait un impact sur l'expression de la sexualité. Cochard *et al.* (2005), ont montré, toujours chez le hêtre, que les capacités de conceptions de la PA de l'année sont liées à son diamètre et influencent le contenu du bourgeon de l'année suivante (*i.e.* augmentation du nombre d'entre-nœud). Ce lien entre diamètre et contenu du bourgeon peut donc potentiellement expliquer l'effet sur la dérive : une décroissance plus forte serait due à un diamètre plus faible, de même pour la relation porteur-porté.

L' Aparté 1 montre quelques résultats sur la forte corrélation entre la longueur et le diamètre des PA de l'année (*i.e.* effet taille), mais également sur le fait que les variations de formes (différents diamètres pour une même longueur et réciproquement) sont structurées en fonction de l'architecture. Cela signifie que la longueur de la PA est un bon indicateur de l'effet taille de PA (*i.e.* l'âge physiologique) mais que pour une même taille la forme change selon l'architecture.

Aparté 1 : Diamètre de la PA en fonction de l'architecture

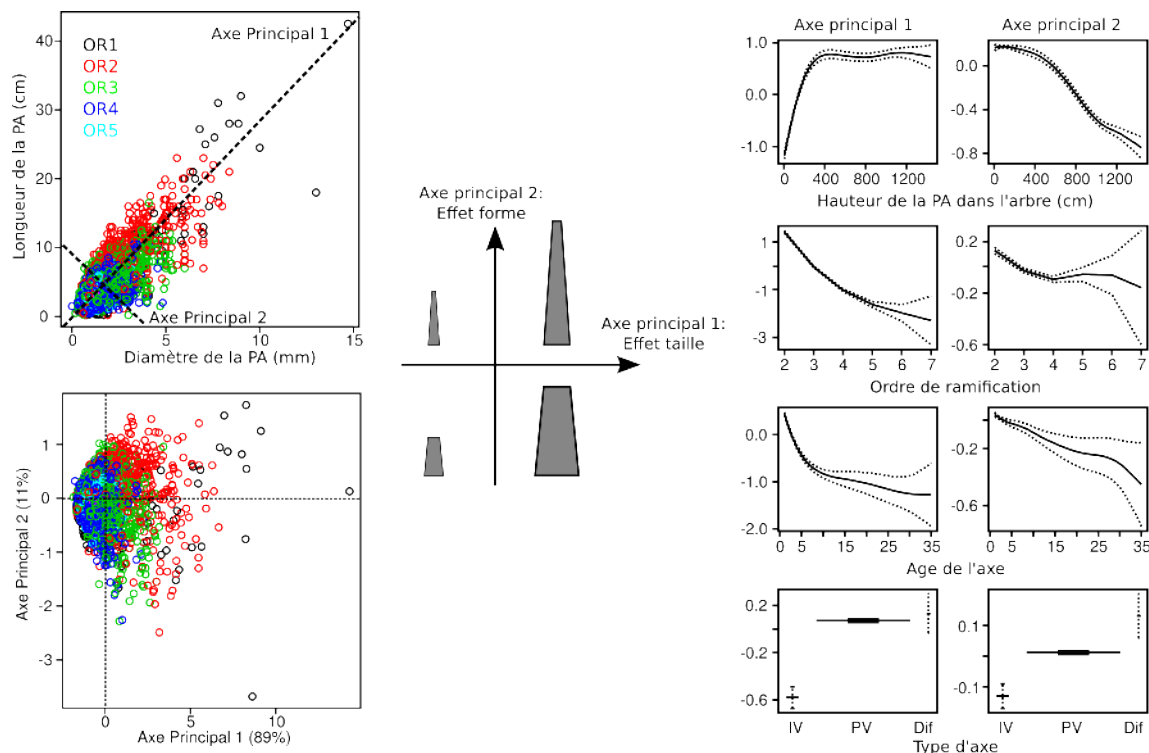


Figure V-39: **Relation longueur-diamètre de la PA.** Du fait de la forte corrélation entre les deux variables (haut gauche), un changement de repère a été réalisé grâce à une ACP (bas gauche). Ce sont les coordonnées des PA dans ce nouveau repère qui ont été étudiées en vis-à-vis des covariables d'architecture habituelles à l'aide de modèles multivariés GAM (seules les PA des plagiotropes ont été modélisées) : cette approche permet de modéliser le lien qui existe entre la variable réponse (les coordonnées sur les deux axes) et les variables d'architecture, notamment lorsque ces relations sont non linéaires comme ici .

Les diamètres des PA de l'année ont été mesurés sur les arbres de sous-bois et de canopée (env. 2300 PA). Il est donc possible d'étudier le lien entre la longueur et le diamètre des PA.

La longueur et le diamètre de la PA sont très fortement corrélés (Figure V-39), le premier axe de l'ACP sur ces deux variables résume 89% de l'ensemble de la variabilité de ces deux traits et correspond à un effet taille : augmentation conjointe de la longueur et du diamètre. Les variations de cet effet taille sont cohérentes avec ce qui a été observé pour la structuration des longueurs de PA dans l'arbre : la taille des PA augmente rapidement avec la hauteur lorsque l'arbre fait moins de 4 m, la taille restant constante ensuite. La taille des PA diminue régulièrement avec les ordres de ramification et l'âge de l'axe, le type d'axe influence également la taille de la PA.

Le second axe principal correspond plutôt à un effet forme : valeurs positives pour les PA effilées et négatives pour les PA trapues et ce à taille constante. Ce deuxième axe est également lié à l'architecture de l'arbre, les PA sont de plus en plus trapues avec: (i) le développement de l'arbre, notamment au dessus de 4 m ; (ii) l'augmentation de l'ordre de ramification et l'âge de l'axe.

La complémentarité de l'effet hauteur de PA (*i.e.* ontogénie) sur la taille, stabilisation après 4 m, et la forme des PA, stable avant 4 m, ressort nettement. L'ontogénie est d'abord marquée par une augmentation de taille, à forme constante, qu'une fois une taille « maximale » atteinte, l'ontogénie est plutôt associée à une modification de forme (augmentation du diamètre). Ce second gradient pourrait donc expliquer l'expression d'innovations développementales à 10 m de haut (*i.e.* sexualité) alors que la dimension des PA n'augmente plus après 4-5 m de haut.

L'expression de la sexualité mâle et femelle ne serait donc pas pilotée uniquement par cet effet taille mais également par un effet forme, et ce, de manière différente pour les deux sexualités : une hypothèse étant que la sexualité mâle dépendrait surtout de la longueur, avec un seuil de diamètre et la sexualité femelle dépendrait surtout du diamètre ; des PA courtes mais larges pourraient alors porter les deux types de sexualité (Figure V-40).

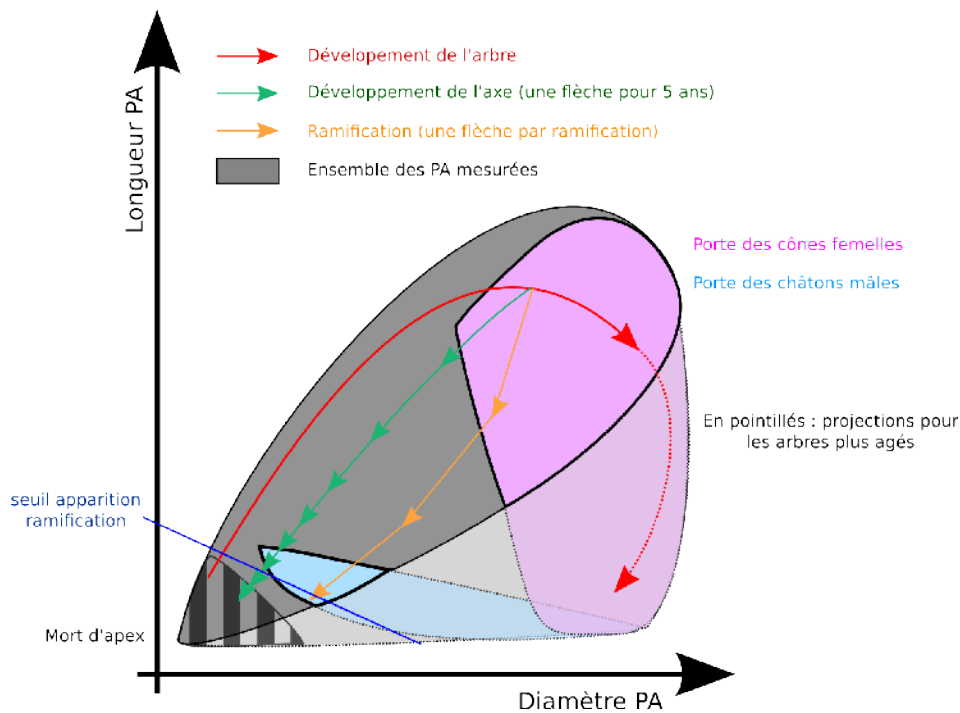


Figure V-40: **Modélisation du mouvement des dimensions des PA des axes latéraux en lien avec l'architecture.** Ce schéma tente de lier les résultats de la Figure V-39 avec ceux présentés précédemment, basés sur la longueur des PA et la position architecturale.

Bien que cela nécessite des études plus ciblées, la prise en compte du diamètre permet probablement d'expliquer les vitesses de dérive et le degré de différenciation du PV porté sachant la longueur du porteur.

L'ensemble des situations observées pourrait alors être expliquée de manière locale par la combinaison de la longueur et du diamètre des PA, des variables fortement liées mais imparfaitement : l'âge physiologique (*i.e.* l'effet taille) expliquant une grande partie des variations observées, tandis que la forme de la PA va secondairement expliquer une part non négligeable de l'architecture de l'arbre. On passe donc d'une modélisation unidimensionnelle des PA de l'arbre à une vision bidimensionnelle : la taille et la forme des PA constituant une surface morphogénétique dans laquelle les différents méristèmes apicaux apparaissent et évoluent, la Figure V-39 et la Figure V-40 en donnent un premier aperçu pour le sapin.

Cette approche bidimensionnelle se rapproche de la classification des PA du hêtre par Nicolini (1997) et du mouvement morphogénétique des entre-nœuds (un axe taille et un axe foliarisation) de quelques plantes tropicales modélisées par Lauri (1988).

iii. Le concept d'efficience physiologique des méristèmes

La notion « âge physiologique des méristèmes » de l'architecture permet de rendre compte, et donc modéliser, les phénomènes liés à la taille des PA, ainsi que ceux qui y en dépendent fortement (e.g. axes portés). Toutefois, ce modèle a ses limites et n'explique pas tout.

L'âge physiologique des méristèmes indexe les PA, selon leurs propriétés morphologiques, le long d'un gradient de différenciation qui explique une part importante de la variabilité des propriétés des PA d'une plante. L'âge physiologique des méristèmes tel qu'il est décrit actuellement correspond principalement à un effet taille de PA (longueur, diamètre, volume, ...) et aux événements morphologiques qui y sont fortement liés (e.g. ramification). C'est donc une modélisation des productions méristématiques de l'arbre et leurs relations (e.g. saut d'âge physiologique lié à la ramification).

Selon les objectifs (e.g. simulation de l'architecture, identification d'homologie), ce niveau de simplification peut être considéré comme suffisant (De Reffye *et al.* 1990; De Reffye et Hu 2003; Barczy *et al.* 2008). Toutefois, il semble possible d'aller plus loin que l'âge physiologique tel qu'il est utilisé actuellement pour comprendre et modéliser l'architecture des plantes. « Plus loin que l'âge physiologique » dans le sens où même si cela ne contredit pas sa définition⁶, ce terme suppose quelque chose d'ordonné et unidimensionnel (même si cela n'est pas clairement assumé par ses auteurs). Il semble donc inadéquat d'inclure une seconde dimension de forme (i.e. effilé/trapu, ratio longueur/diamètre ...) au sein du concept à moins de le renommer : **âge physiologique des méristèmes *sensu lato***.

Par la suite, l'effet taille sera donc nommé **âge physiologique des méristèmes *sensu stricto*** et l'effet forme l'**efficience physiologique des méristèmes** afin de montrer sa complémentarité avec l'âge physiologique s.s., la notion d'efficience n'ayant de sens qu'en lien avec l'âge physiologique s.s. (l'inverse étant faux). Ces deux dimensions faisant partie du concept d'âge physiologique s.l..

La notion d'efficience renvoie à la capacité du méristème à transmettre ses propriétés d'efficience et d'âge physiologique s.s. à sa descendance y compris la succession. L'efficience renseigne sur les capacités d'assimilation (Nelson et Michael 1982), de conduction (Preston et Ackerly 2003; Yoshimura 2011) et de soutien (Cannell *et al.* 1988) de la PA en question. Pour un âge physiologique s.s. donné, plus la PA est trapue plus elle sera efficiente.

Le phénomène de maturation des pousses courtes du hêtre (Nicolini et Chanson 1999) peut donc être vu comme l'accroissement de l'efficience physiologique de ces pousses bien que leur

⁶ « L'ensemble des valeurs des caractéristiques biologiques d'une entité élémentaire (métamère, unité de croissance, pousse annuelle, module, axe), au moment de sa formation, permet ainsi de définir, a posteriori, l'âge physiologique du méristème qui l'a édifiée. » Barthélémy *et al.* 1997.

taille varie peu. Ce résultat est cohérent avec l'évolution de la forme des PA du sapin au cours du développement de l'arbre (Figure V-39).

iv. Vers une approche intégrée du développement modulaire des plantes

Dans les parties précédentes, les interprétations des résultats ont été décomposées en trois aspects complémentaires : les gradients le long des axes (effet de base et dérive), les expressions associées à ces gradients (sexualité et ramification) et les relations de ramification (relation porteur/porté, gradient intra-PA). Bien que dans le cadre de l'approche architecturale, ces trois aspects soient intimement liés les uns aux autres par des relations de causalité, il semble néanmoins intéressant de discuter leur origine propre.

Relations de succession

L'effet de base et la dérive traitent de l'évolution progressive des propriétés des PA au sein d'un même axe (Barthélémy *et al.* 1997). On peut faire l'hypothèse que le côté progressif de ces évolutions suppose un déterminisme physiologique progressif et donc plutôt fonctionnel. Par exemple, on peut supposer que l'effet de base est lié à des facteurs de taille qui limitent l'assimilation carbonée de la plante (e.g. surface assimilatrice insuffisante et système racinaire sous dimensionné) et ses capacités de conduction (Cochard *et al.* 2005).

De même, la dérive pourrait être liée à la réduction progressive de l'efficacité physiologique des PA et donc une assimilation et une allocation de carbone moindre. Le fait que cette dérive puisse être perturbée par l'environnement (Stoll et Schmid 1998; Kawamura 2010) semble aller dans le sens d'une causalité fonctionnelle. Taugourdeau *et al.* (Annexe 18.) ont montré qu'un trait fonctionnel comme le LMA est corrélé à l'architecture et aux propriétés des PA.

Relations de ramification

Comme cela a été présenté plus haut, la ramification est associée à un saut d'âge et d'efficacité physiologique entre le porteur et le porté. Entre les PV et IV, l'importance de ce saut (e.g. le ratio de longueur) détermine les propriétés des axes portés par la PA. L'importance de ce saut, ou transfert de propriétés, selon la position du bourgeon au sein de la PA va donc être à l'origine du gradient de vigueur observé chez le sapin.

D'une manière plus générale, ce transfert de propriétés, ainsi que l'expression de nouvelles propriétés (e.g. la plagiotropie lors de la ramification du tronc orthotrope), est certainement à l'origine des concepts de catégorie d'axe et d'unité architecturale (Barthélémy 1991).

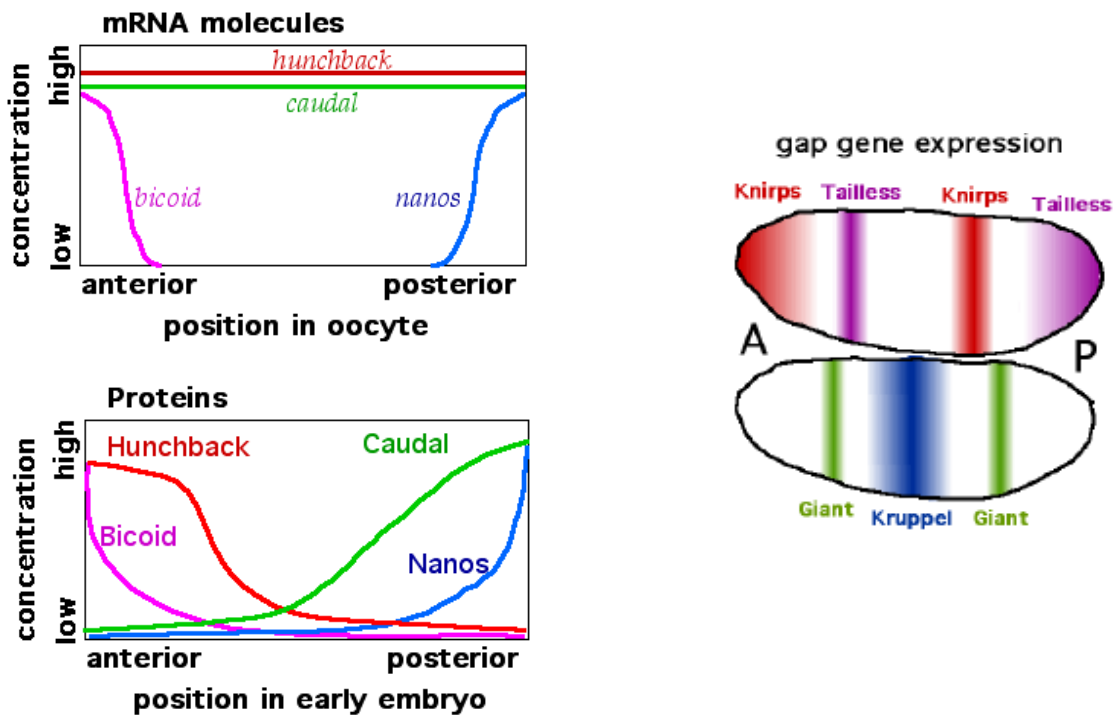
Expressions associées aux gradients

Comme cela a été montré plus haut, l'expression d'innovations développementales, comme la ramification ou la sexualité, semblent pouvoir être en grande partie expliquées par l'âge et l'efficacité physiologique de la PA. Un parallèle intéressant semble pouvoir être fait avec les

gradients de morphogène qui pilotent l'embryogenèse de la drosophile (Aparté 2).

Aparté 2 : Gradients morphogènes et embryogenèse de la drosophile.

Un morphogène est défini comme une molécule qui agit directement sur l'expression génétique de manière différente selon sa concentration. De nombreuses études depuis les années 80-90 (voir lien cours) ont montré que l'embryogenèse de la drosophile était pilotée par la combinaison des gradients de plusieurs morphogènes, que ce soit pour la différenciation antéro-postérieure ou la différenciation dorso-ventrale (non illustrée ici).



Source illustrations : http://en.wikipedia.org/wiki/Drosophila_embryogenesis

Cours d'embryogenèse : http://www.zoology.ubc.ca/~bio463/lecture_16.htm

L'expression génétique conduisant à l'expression de la ramification et de la sexualité est connue pour être déterminée par des hormones (Carr 1967). Toutefois, cela ne permet pas d'expliquer comment ces expressions sont structurées dans la plante. On peut donc faire l'hypothèse que l'expression génétique des hormones est pilotée par des gradients et des seuils (quelle que soit leur complexité) de manière à structurer l'expression d'innovations morphologiques au cours de l'ontogénie et au sein de la structure. Sabatier et Barthélémy (1999) ont montré que l'expression de la ramification immédiate était directement liée à un seuil de vitesse d'allongement.

Chez le sapin, l'expression de la sexualité mâle semble liée à une combinaison d'âge et d'efficacité physiologique donnée (Figure V-40), de même pour la sexualité femelle où la taille de la PA ne permet pas d'expliquer son expression qu'à partir de 8-10 m de haut alors que les longueurs se stabilisent vers 4-5 m de haut.

À la manière des morphogènes et des « gap genes » pour les organes des drosophiles (Struhl 1989; Driever *et al.* 1990; Simpson-Brose *et al.* 1994; Lawrence et Struhl 1996; Moussian et Roth 2005), la modification de ces seuils entraîne des modifications quantitatives de l'architecture de l'arbre. Ces seuils semblent donc une piste intéressante pour avoir une approche évolutive de l'architecture.

Spécialisation des modules et complexité des plantes

Dans le Chapitre II :Partie II. 1. iv. , il a été présenté de quelle manière les différentes échelles d'observation de l'architecture pouvaient être intégrées dans un schéma évolutif de type duplication/spécialisation (Tuomi 2004). Chez les plantes ce schéma peut se retrouver à plusieurs échelles (*i.e.* entre-nœud, unité de croissance, pousse annuelle, axes et complexe réitérés). Toutefois la spécialisation des différents modules d'une même échelle, ne semble pas toujours être aussi contrastée que l'opposition rameau long/ rameau court.

Les plantes subissent les gradients induits par les contraintes de fonctionnement (les gradients morphogénétiques) pour présenter un continuum de différenciation/spécialisation de modules. Les propriétés de ces modules sont, soit directement liées au fonctionnement de la plante, soit induites par une expression génétique liée à un seuil fonctionnel. Ces modules sont agencés dans l'espace et le temps selon les relations de ramification qui découlent de l'expression génétique et du fonctionnement à l'origine de la mise en place du bourgeon axillaire.

Si cela s'avère vrai, l'utilisation par les plantes de leur fonctionnement pour structurer la spécialisation des modules semble un moyen simple pour gérer les spécificités des différents modules mis en place au cours de son cycle de vie. Ce qui renvoie à certaines grandes théories en évo-dévo (évolution du développement) : « *reduce, recycle, reuse* » (Preston *et al.* 2011). Cela peut notamment se rapprocher de la modélisation des inflorescences par Prusinkiewicz *et al.* (2007), leur diversité étant générée par seulement deux paramètres (temps de transformation en fleur et temps avant ramification).

v. Prédictibilité du développement architectural

L'étude du développement architectural du sapin met en évidence sa régularité en terme de trajectoire de croissance des axes (*i.e.* effet de base et dérive), d'innovation développementale (*e.g.* catégories d'axes, sexualité) et de relations de vigueur entre axes, y compris au sein des PA. Ces résultats montrent la pertinence de l'approche architecturale dans la caractérisation du développement et les covariations de la structure qui y sont associées.

Le concept d'âge physiologique des méristèmes est utilisé pour modéliser le développement architectural de nombreuses espèces (De Reffye *et al.* 1990; De Reffye et Hu 2003; Heuret *et al.* 2006; Guédon *et al.* 2007b; Barczy *et al.* 2008) et pourrait l'être pour simuler le développement du sapin. Toutefois, un aspect important n'a pas encore été abordé : la cinétique de la trajectoire de

croissance de l'arbre. Les modèles HSMC ont montré que l'arbre doit rester un certain nombre d'années dans une phase de croissance avant de pouvoir passer à la suivante, toutefois cette durée est assez variable entre individus ce qui laisse supposer l'influence de la génétique ou de l'environnement sur la cinétique de développement.

Enfin, il est important de rappeler que la longueur et le diamètre des PA dépendent eux-mêmes de mécanismes physiologiques plus fins : nombre d'entre-nœuds (*i.e.* organogenèse), vitesse et durée d'allongement des EN pour la longueur et diamètre de la moelle, vitesse, durée et qualité (taille et type de cellules) de la production de bois du premier cerne pour le diamètre de la PA de l'année. Ces mécanismes méritent donc d'être étudiés en lien avec l'architecture car ils sont à l'origine des variations observées à l'échelle des longueurs et diamètres (Martin *et al.* En préparation).

Chapitre VI : Variabilité phénotypique en lien avec l'environnement lumineux

Partie I. Résultats : variabilité de l'architecture en lien avec l'environnement lumineux, approche *in situ*

Au Mont Ventoux, le sapin se rencontre dans une gamme d'environnement lumineux assez large. La variabilité en lien avec l'environnement lumineux a donc été étudiée sur les arbres n'ayant pas encore atteint la canopée à travers deux approches : la première, très qualitative, s'est intéressé à la croissance d'un sapin ayant poussé dans un milieu tellement sombre qu'il en est mort (Annexe 4.) alors que la seconde approche, plutôt quantitative, s'est intéressée à la variabilité phénotypique dans une gamme d'environnements lumineux non létaux (aucun sapin mort observé).

1. Développement de l'arbre

Comme vu dans le chapitre précédent, les propriétés des PA du tronc permettent de bien caractériser le développement du sapin. C'est donc à travers cette variable que l'effet de l'environnement lumineux sur le développement est étudié.

i. Des pousses plus courtes à l'ombre ...

	Estimation	P-value
Intercept	0.3042222	0.68814
Hauteur PA dans l'arbre (m)	0.0707141	8.56e-15***
Ouverture canopée (%)	-0.0273300	0.45584
HPA:Ouverture canopée	0.0008832	0.00615**

Tableau VI-1: Effets de la hauteur de l'arbre et l'environnement lumineux sur la longueur de la PA 2009.

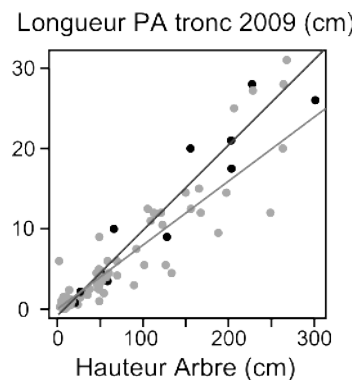
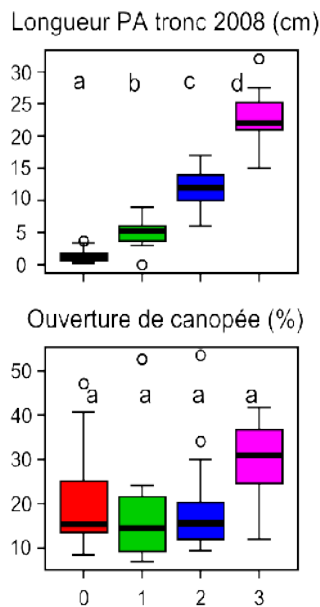


Figure VI-1 : **Relation entre longueur de PA en 2009 et hauteur de l'arbre.** Les points gris foncés et gris clairs correspondent respectivement aux arbres ayant une ouverture de canopée comprise entre [7% ; 30%] d'ouverture de canopée ou]30% ; 50%]. Les droites correspondent aux prédictions du modèle associé (Tableau VI-1) : en gris clair pour une ouverture de canopée à 10% et en gris foncé à 40%.

Comme cela a été vu dans le chapitre sur le développement, la longueur des PA du tronc est fortement liée à la hauteur de l'arbre : plus l'arbre est haut plus il aura tendance à faire des PA longues (Tableau VI-1). Toutefois, pour une hauteur donnée, la longueur de la PA du tronc varie positivement en fonction de l'environnement lumineux : la longueur de la PA du tronc de l'année 2009 augmente avec l'environnement lumineux de l'individu, cet effet étant d'autant plus fort que l'arbre est haut (Tableau VI-1 ; Figure VI-1).



Phase restaurée pour la PA 2008 du tronc

Figure VI-2 : **Relation entre la phase de croissance du tronc et la longueur de la PA correspondante (haut) ou l'environnement lumineux estimé en 2008 (bas).** Les codes couleurs sont identiques à ceux utilisés lors de la présentation des modèles HSMC. Effectifs : phase 0 : n=26 ; phase 1 : n=17 ; phase 2 : n=18 ; phase 3 : n=3.

	Estimation	P-value
Intercept (~phase 0)	1.319153	0.2722
Phase 0 vs. 1 (0-1)	3.868803	0.0277*
Phase 0 vs. 2 (0-2)	10.761295	2.40e-07***
Phase 0 vs. 3 (0-3)	22.664258	1.47e-08***
Ouverture canopée (%)	0.003717	0.9458
(0-1):Ouverture canopée	-0.011800	0.8857
(0-2):Ouverture canopée	-0.018530	0.8205
(0-3):Ouverture canopée	-0.034523	0.7683

Tableau VI-2: **Effet de la phase de croissance du tronc et l'environnement lumineux sur la longueur de la PA 2008.**

On considère la phase de croissance restaurée de la dernière PA du tronc comme un autre indicateur du développement de l'arbre au moment de la mesure, seules les phases de croissance sont liées à la longueur de la PA (Tableau VI-2 ; Figure VI-2), aucun effet de l'environnement lumineux n'est visible (Tableau VI-2).

On remarque que l'environnement lumineux n'empêche pas l'arbre d'atteindre les phases de développement les plus importantes (Figure VI-2), du moins dans la gamme considérée (7%-50% d'ouverture de canopée).

Ces résultats mettent en évidence que l'effet de l'environnement lumineux n'est pas forcément à regarder directement sur la dernière PA mais plus sur le développement de l'arbre et notamment son lien avec la hauteur. Car le couvert ne changeant pas de manière brutale dans le sous-bois, le développement des arbres intègre déjà l'information de l'environnement lumineux passé.

ii. ...entraînant des trajectoire plus lentes

Dans cette partie, les mesures d'environnement lumineux seront utilisées comme indicateurs de l'environnement lumineux de l'ensemble de la vie de l'arbre. Cela est d'autant plus faux que le phénomène considéré est ancien.

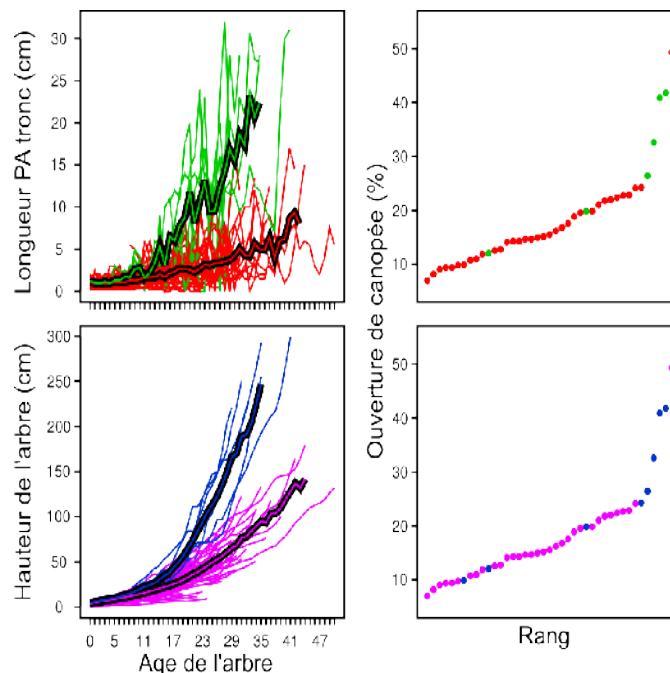


Figure VI-3: **Typologie de trajectoire de longueur de PA (en haut) et de hauteur (en bas) et lien avec l'ouverture de canopée.** Le partitionnement en deux classes est réalisé grâce au KML. Les graphiques à droite donnent l'ouverture de canopée de chaque arbre, classés par ordre croissant; le code couleur renseignant sur la classe de trajectoire de l'arbre (en haut : longueur PA, en bas hauteur de l'arbre).

L'évolution des longueurs de PA au cours de la vie de l'arbre présente deux formes de trajectoires distinctes (Figure VI-3). Le même type de distinction est observé pour les trajectoires de hauteur en fonction de l'âge (Figure VI-3), et ce pour les mêmes arbres, ce qui est logique vu le lien entre les deux variables.

Dans les deux cas, les trajectoires les plus hautes sont associées aux arbres issus des environnements les plus lumineux (P.value <0.01 pour des tests de permutation avec 20000 itérations). Notons toutefois que cela est surtout le fait d'une minorité d'arbres poussant sous une canopée présentant des valeurs d'ouverture de canopée supérieures aux autres (Figure VI-3). Cela laisse penser à un effet seuil au delà de 25% d'ouverture de canopée. Notons que les arbres d'ombre sont capables d'avoir des hauteurs conséquentes (1,5 m) mais cela leur prend plus de temps du fait de PA plus courtes (Figure VI-3).

Les lois de temps de séjour pour les troncs identifiées chez les sapins du mont Ventoux (Figure V-26) présentant un comportement intermédiaire entre un comportement opportuniste (Taugourdeau *et al.* 2011) et purement endogène (Chaubert-Pereira *et al.* 2009), on peut faire l'hypothèse que ce comportement intermédiaire est lié à un ralentissement du développement relié à l'environnement lumineux sans que l'environnement lumineux empêche le développement de l'arbre (Figure VI-2).

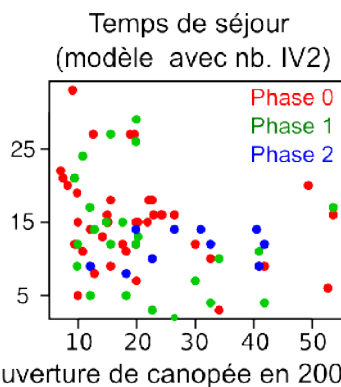


Figure VI-4: **Lien entre le temps de séjour dans les différentes phases de croissance du tronc et l'ouverture de canopée estimée en 2009.**

	Estimation	P-value
Intercept	19.1309	3.99e-16***
Ouverture canopée (%)	-0.2029	0.00808**

Tableau VI-3 : **Effet de l'ouverture de al canopée sur les temps de séjour dans les différentes phases de croissance du tronc.** L'effet phase de croissance a été supprimé du modèle durant la sélection de modèle.

La comparaison des temps de séjours non censurés (*i.e.* l'arbre est sorti de la phase de croissance en question) de chaque arbre montre que cela est vrai pour les deux premières phases de croissance (Tableau VI-3) mais pas pour la troisième (Figure VI-4). Cela est cohérent avec la forme plus « endogène » du temps de séjour de cette phase (voir chapitre précédent).

Une étude plus attentive des temps de séjour dans les deux premières phases de croissance (Figure VI-4) montre que les environnements sous les canopées denses ne semblent pas empêcher des temps de séjour courts, par contre des canopées ouvertes ne présentent pas de temps de séjour élevés. Cela repose donc la question de l'effet seuil introduit plus haut mais également de la pertinence de l'environnement lumineux estimé en 2009 sur des phénomènes passés (jusqu'à 33 ans).

2. Modifications de la stratégie d'allocation

i. Dominance apicale

	Dominance apicale tronc sur PV2		Dominance apicale PV2 sur PV3	
	Estimation	P-value	Estimation	P-value
Intercept	0.1490	7.55e-03 ***	1.29	2.50e-22 ***
Ouverture canopée (%)	0.0020	0,37	-0.0007	0,8283740
Hauteur de l'arbre (m)	0.0040	1.37e-21 ***	0.0027	3.76e-08 ***

Tableau VI-4: **Lien entre dominance apicale et l'environnement lumineux.** La dominance apicale est calculée comme le ratio de la PA la plus longue d'un ordre de ramification donné sur la PA la plus longue de l'ordre de ramification supérieur. Seuls les PA de 2009 ont été utilisées pour ce calcul.

Comme vu dans le chapitre précédent (Figure V-36), la dominance apicale est fortement liée

à la hauteur de l'arbre (Tableau VI-4). L'environnement lumineux n'a aucun effet sur la dominance apicale que ce soit entre le tronc et les PV2 ou entre les PV2 et les PV3.

ii. Stratégies d'allocation foliaires

- LMA : masse surfacique (Leaf Mass Area) = Masse sèche des aiguilles / surface des aiguilles. Le LMA est un trait fonctionnel couramment utilisé (Poorter *et al.* 2009), il renseigne sur la densité et l'épaisseur des aiguilles.
- LMF : Investissement relatif dans les aiguilles (Leaf Mass Fraction) = Masse sèche des aiguilles / Masse sèche totale de la PA (aiguilles+tige). Le LMF donne une indication de l'investissement relatif dans la fonction de support (bois) et la fonction d'assimilation (feuille).

Comme montré sur le même jeu de données par Taugourdeau *et al.* (Annexe 18.)- les aiguilles de 2008 n'ont pas été analysé ici - le LMA augmente avec le développement de l'arbre et l'ouverture de la canopée et diminue avec l'ordre de ramification et pour les inter-verticillaires (Tableau VI-5; Figure VI-5).

	LMA (g/m ²)		LMF(%)	
	Estimation	P-value	Estimation	P-value
Intercept	109.5168	<2e-16 ***	8.845e-01	<2e-16 ***
Hauteur de l'arbre (m)	24.3896	1.12e-12 ***	-2.126e-02 (LPA)	<2e-16 ***
Ordre de ramification	0.6118	0.86579	2.336e-02	0.151287
Type d'axe (PV→IV)	3.7025	0.45450	-6.713e-02	0.003794 **
Ouverture canopée (%)	0.3760	0.01406 *	-1.334e-03	0.012906 *
Hauteur:Ordre de ramification	-6.7530	0.02014 *	5.590e-03 (LPA:OR)	0.005455 **
Hauteur:Type d'axe	-8.6204	0.00409 **	1.549e-02 (LPA:TA)	0.000222 ***
Hauteur:Ouverture canopée	0.2981	0.00559 **	2.011e-04 (LPA:OC)	0.002784 **

Tableau VI-5: **Effet de l'architecture et de l'environnement lumineux sur le LMA (Leaf Mass Area) et le LMF (Leaf Mass Fraction)**. Pour le LMF, la hauteur de l'arbre a été remplacée par la longueur de la PA (LPA) qui s'est avérée beaucoup plus pertinente lors de la construction du modèle.

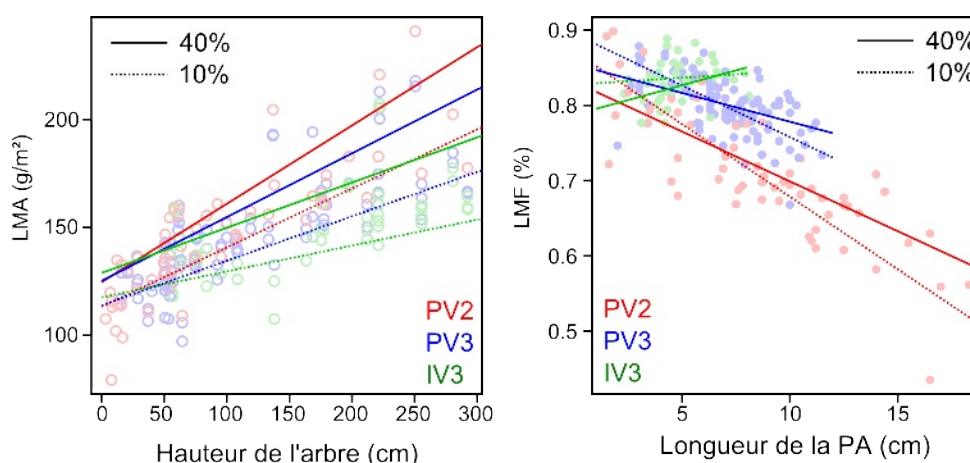


Figure VI-5: **Illustration associée au Tableau V-5**. Les points sont les mesures faites sur les PA et les droites les prédictions des modèles pour deux conditions lumineuses différentes.

Les interactions n'avaient pas été prises en compte dans Taugourdeau *et al.* (Annexe 18.), on voit ici que l'évolution du LMA avec le développement de l'arbre change selon le type d'axes (PV2, PV3 et IV3) ainsi que l'effet de l'environnement lumineux sur le LMA augmente avec le développement de l'arbre (Figure VI-5). La position architecturale de l'aiguille va donc contraindre son potentiel de réponse.

Le LMF est très fortement lié à la longueur de la PA : plus la PA est longue plus l'investissement relatif dans le bois est important (Tableau VI-5; Figure VI-5). Cela pouvant s'expliquer à la fois par la nécessité de la PA d'être rigide mais également de pouvoir porter d'autres PA les années suivantes, ce qui n'est pas le cas d'une PA courte (cf. chapitre 1). Cela est visible à travers les ordres de ramification : plus l'ordre de ramification est faible plus la PA est amenée à porter des structures importantes (cf. chapitre 1).

L'environnement lumineux a un effet sur le LMF qui dépend de la longueur de la pousse : plus l'ouverture de canopée est forte moins les différences de LMF entre PA de longueur différentes sont marquées (Figure VI-5).

3. Synthèse des résultats *in-situ*

Les sapins du Mont Ventoux présentent une variabilité des longueurs de PA du tronc qui est structurée en fonction de la variabilité de l'environnement lumineux. Dans l'hypothèse où ces variations ne sont pas liées à la variabilité génétique (absence d'adaptation locale) cela traduit un ralentissement de la trajectoire de développement de l'arbre en condition limitante de lumière (i.e. plasticité du développement). Le ralentissement de la trajectoire de développement a pu être observé à la fois sur les trajectoires de croissance du tronc mais également à travers les temps de séjour dans les phases de croissance du modèle HSMC sur le tronc. Toutefois, dans les deux cas, l'absence de données rétrospectives sur l'environnement lumineux oblige à supposer celui-ci constant, ce qui est d'autant plus faux que la période considérée est grande.

À l'échelle des PA plusieurs traits varient en fonction de l'environnement lumineux, notamment le LMA et dans une moindre mesure le LMF. Ces réponses dépendent du développement de l'arbre. Il n'a pas été possible d'étudier la réponse active de l'architecture autrement qu'à l'échelle des PA du sommet de l'arbre, car l'environnement local à l'intérieur de la cime n'a pu être estimé. Même si cela avait été le cas, il aurait été impossible de le supposer constant : un jeune PV2 commence son développement à l'extérieur de la cime, mais est rapidement ombragé par le développement des PV2 suivants.

Partie II. Résultats : variabilité de l'architecture en lien avec l'environnement lumineux, approche *ex-situ*

Les approches *in-situ* présentent un certain nombre de limites lorsqu'on étudie l'effet de la lumière sur l'architecture, d'une part, car l'estimation de l'environnement lumineux est complexe et, d'autre part, car l'estimation de l'environnement lumineux ne permet pas de quantifier la quantité de lumière reçue par l'arbre.

Afin de remédier à cela, nous avons utilisé un dispositif expérimental, ombrage x irrigation, pour étudier les relations entre architecture, interception lumineuse et croissance. L'irrigation sert principalement de répétition, le traitement ayant eu peu d'effet.

Un certain nombre de valorisations de ce dispositif ont déjà été faites. Des résultats complémentaires à ceux présentés ici peuvent y être trouvés.

- Mon rapport de stage de M2 (olivier.taugourdeau.net) : voir notamment les courbes de survie selon les modalités, le protocole de mesure et les caractéristiques du dispositif expérimental et des arbres étudiés.

- Poster présenté au colloque GEA 2008 (Annexe 11.) : voir notamment les variations qualitatives et quantitatives de la ramification selon les conditions expérimentales.
- Actes du colloque FSPM 2010 (Annexe 9.): voir notamment la méthodologie de reconstruction des maquettes et le calcul de l'interception lumineuse.

1. Relations entre lumière, architecture et croissance de l'arbre

i. Incidence de l'interception lumineuse sur la croissance

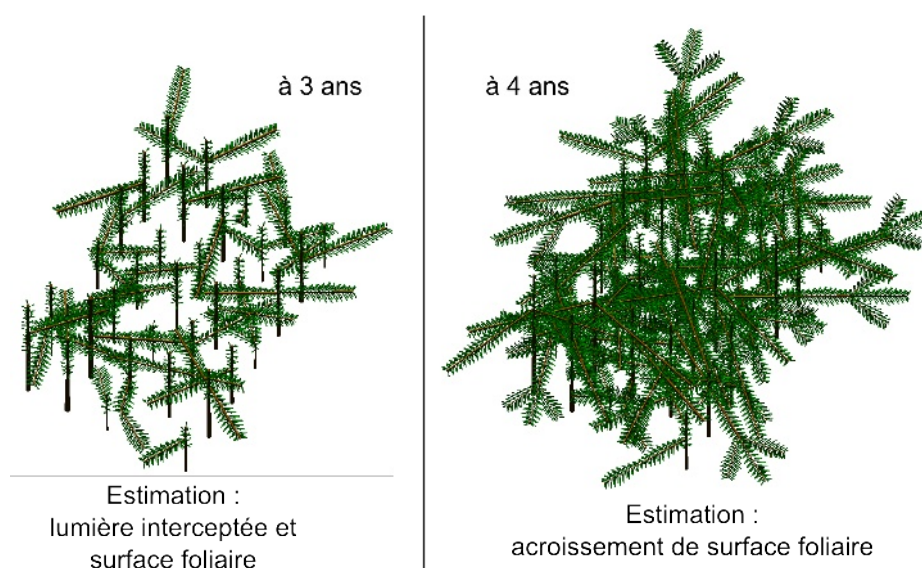


Figure VI-6: **Visualisation de la même scène virtuelle (i.e. une caisse de 35 arbres mesurés) à trois et quatre ans.** Le bilan radiatif ayant été calculé sur la scène à trois ans, celle-ci n'étant qu'une version « dégradée » de la scène à quatre ans (date des mesures)

Dans cette partie, seules les modalités à l'ombre (L-) ont été simulées car la forte mortalité des modalités à la lumière (L+) n'a pas permis de mesurer des arbres poussant à proximité les uns des autres. Ce qui est un biais trop fort pour permettre une reconstruction virtuelle de la scène qui soit raisonnablement réaliste.

Comme expliqué dans Chapitre IV :Partie IV. 3. , la reconstruction de la scène s'est basée sur des mesures exhaustives des longueurs de PA sur l'ensemble des arbres. Les nombres d'aiguilles, les angles des aiguilles et des branches sont basées sur des mesures réalisées sur quelques arbres ou PA qui ont permis de mettre en place des allométries autorisant une reconstruction réaliste des arbres (Figure VI-6) et une estimation de leurs surfaces foliaires. Tout les résultats présentés ici et dans les parties suivantes s'intéressent à l'intégration de l'interception lumineuse de chaque aiguille à l'échelle de l'individu.

	Peu arrosé (E-)		Bien arrosé (E+)	
	Estimation	P-value	Estimation	P-value
Intercept	-2.560e+01	0.193456	-3.753e+01	0.06433 .
Surface foliaire t=3 ans (Sf3)	5.473e+00	0.000697 ***	3.542e+00	0.00365 **
Lumière interceptée à t=3 ans (Li3)	-8.363e-03	0.848985	8.685e-02	0.01649 *
Sf3:Li3	-6.663e-04	0.371302	-1.319e-03	0.05443 .

Tableau VI-6: **Effet de la lumière interceptée et la surface foliaire à trois ans sur l'accroissement de surface de la quatrième année.** Les surface foliaires sont mesurées sur les maquettes après que des allométries soient utilisées pour ajouter les aiguilles aux PA mesurées.

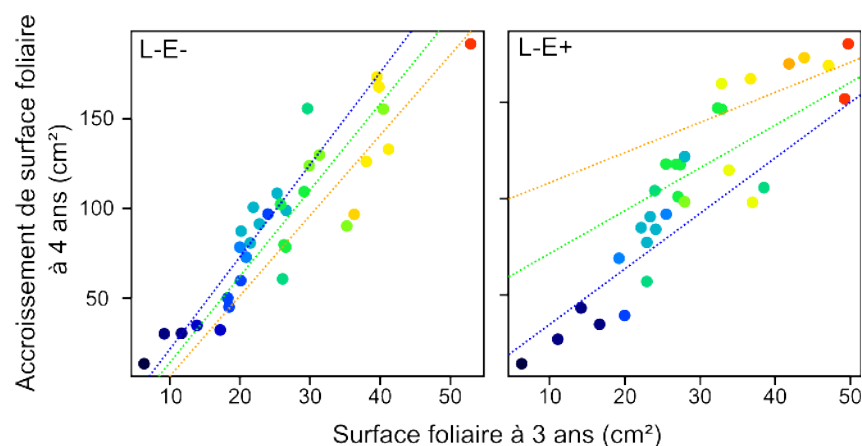


Figure VI-7: **Effet de la lumière interceptée et la surface foliaire à trois ans sur l'accroissement de surface de la quatrième année.** Chaque point correspond à un individu. Les codes couleurs des points correspondent à la quantité de lumière interceptée durant la simulation. Les droites correspondent aux simulations des modèles avec trois valeurs différentes de lumière interceptée, les codes couleurs correspondant à peu près aux codes couleurs des points.

La lumière interceptée l'année 3 par arbre et l'accroissement de surface foliaire de l'année 4 sont liées à la surface foliaire de l'année 3 (Tableau VI-6 ;Figure VI-7). L'effet positif de la lumière interceptée sur la croissance de l'année suivante n'est présent que dans la modalité bien arrosée : E+ (Tableau VI-6 ;Figure VI-7). À surface foliaire constante, et uniquement pour la modalité E+, le sapin qui a reçu le plus de lumière, a plus poussé l'année suivante. Ce résultat reste toutefois discutable de par la très forte corrélation qui existe entre l'ensemble des variables, ce qui peut biaiser l'analyse.

Cette relation entre l'architecture de l'arbre et la lumière interceptée fait l'objet de la partie suivante.

ii. Incidence de l'architecture et la densité de plantation sur l'interception lumineuse de l'arbre

Afin de ne pas traiter indépendamment l'effet de chacun des 15 traits architecturaux utilisés sur l'interception lumineuse, une ACP a été faite pour les réduire à deux dimensions, résumant

respectivement 53 et 31% de l'ensemble de la variabilité (Figure VI-9). Par ailleurs, le lien entre architecture et interception lumineuse étant supposé dépendre de la compétition, neuf niveaux de densité différents ont été simulés (Figure VI-8). Pour simuler ces variations de densité, les distances entre chaque arbre ont été multipliées par un facteur d'échelle. Le nombre de pixels de la simulation ArchiMed a également été modifié de manière à que la surface correspondant à un pixel reste constante entre chaque simulation.

Les valeurs d'irradiance et d'efficacité (= irradiance par unité de surface) à l'échelle de l'arbre sont ajoutées en variables supplémentaires de l'ACP. Les variables étant toutes normalisées, cela ne permet pas d'étudier l'évolution des variables de lumière entre densité, qui n'est pas l'objet de l'étude, mais uniquement l'évolution de leur lien avec l'architecture.

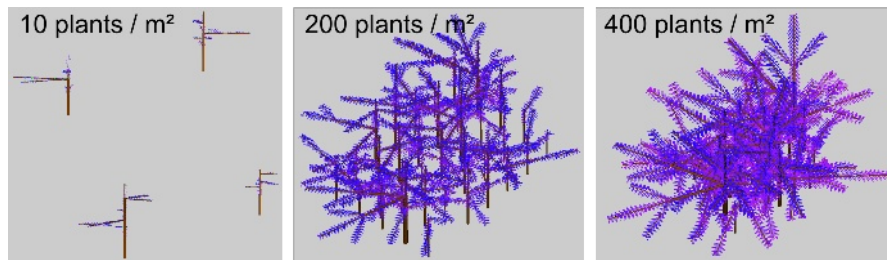


Figure VI-8: **Visualisation des mêmes arbres (modalité L+E+) à trois densités différentes** : la plus faible à gauche, intermédiaire au milieu et la plus forte à droite. Les codes couleurs des aiguilles correspondent à l'efficacité de chacune, le gradient étant le même entre chaque scène : violet clair < violet foncé < autres couleurs. *N.B.* Lors du bilan radiatif la toricité est ajoutée ce qui permet de simuler un peuplement correspondant à des duplications à l'infini de l'ensemble des arbres.

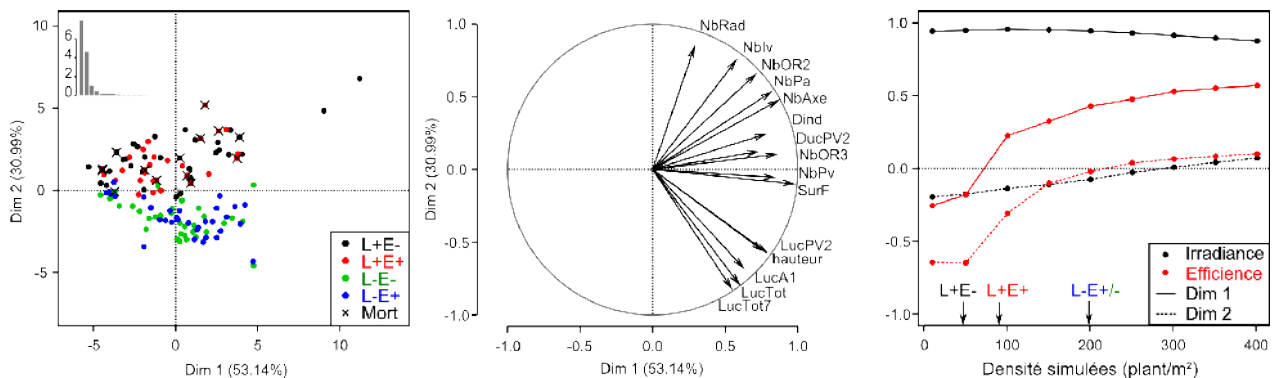


Figure VI-9: **Relation entre les différents traits architecturaux, les modalités expérimentales et les bilans radiatifs (ACP)**. **gauche** : chaque point correspond à un arbre, le code couleur donnant la modalité et la croix indiquant que l'arbre est mort l'année suivante les mesures. **milieu** : cercle de corrélation des variables. **droite** : coordonnées des estimations de quantité de lumière interceptée selon la densité simulée : en absolu en noir et relativement à la surface foliaire en rouge. Ces variables n'ont pas participé à la construction de l'ACP (*i.e.* variables supplémentaires). Les flèches correspondent aux densités réelles après quatre ans de croissance (estimé à partir des données de survie sur l'ensemble du dispositif).

Signification des abréviations : *NbRad* : nombre d'axes latéraux à symétrie radiale, *NbIv*, *NbPv* : nombre d'axes IV ou PV ; *NbOR2*, *NbOR3* : nombre d'axes d'ordre de ramification 2 ou 3 ; *NbAxe* : nombre d'axes total ; *Dind* : diamètre à la base de l'arbre ; *DucPV2* : diamètre moyen des PA 2007 des PV2 ; *SurF* : surface foliaire estimée ; *LucPV2*, *LucA1* : longueur des PA 2007 des PV2 (moyenne) ou du tronc ; *LucTot*, *LucTot07* : longueur moyenne des PA de l'arbre, toutes années confondues ou uniquement celles de 2007.

Voir l'Annexe 5. pour une approche basée sur les indices de plasticité dont les résultats rejoignent ceux donnés par la position des variables sur l'axe 2.

La première dimension correspond à un effet taille (Figure VI-9) : surface foliaire, nombre d'axes latéraux, hauteur, diamètre basal de l'arbre, ... Tandis que la seconde oppose des arbres présentant beaucoup d'axes latéraux, notamment IV à symétrie radiale, avec des PA plutôt courtes, à des arbres présentant peu d'axes latéraux avec des PA plutôt longues : l'éternel compromis taille/ nombre, ici appliqué aux axes latéraux (Figure VI-9) et déjà identifié auparavant (Annexe 11.).

Quelle que soit la densité simulée, la quantité de lumière interceptée est très liée à la taille de l'arbre (dimension 1 ; Figure VI-9), comme aperçu dans la partie précédente. La quantité de lumière interceptée semble peu dépendre du compromis longueur/nombre d'axes (dimension 2 ; Figure VI-9), toutefois une tendance régulière par rapport à la densité est visible avec un léger avantage à la longueur des axes à faible densité et plutôt un léger avantage au nombre d'axes à forte densité.

Le lien entre architecture et l'efficacité de l'interception dépend fortement de la densité simulée : à très faible densité, l'efficacité est plutôt liée au compromis longueur/nombre (dimension 2 ; Figure VI-9), avec un avantage à la longueur des axes ; alors qu'à moyenne et forte densité, l'efficacité est surtout liée à la taille de l'arbre (dimension 1 ; Figure VI-9).

Pour résumer, la quantité de lumière interceptée dépend principalement de la taille de l'arbre. Tandis que l'efficacité dépend du compromis longueur/ nombre d'axes latéraux à très faible densité, avec avantage à la longueur, et de la taille de l'arbre à densité moyenne et forte. À très faible densité, l'efficacité correspond surtout à l'auto-ombrage, confirmé par l'absence d'évolution entre les deux plus faibles densités, il traduit aussi l'effet de la compétition, d'où le lien avec la taille.

Afin de consolider les résultats présentés ici, deux pistes sont envisageables : (i) refaire de nombreuses fois les simulations en changeant l'orientation des arbres (actuellement cette orientation est aléatoire mais constante) ce qui peut avoir un effet important à densité moyenne (densités où la gêne entre voisins n'est pas systématique) ; (ii) faire des simulations avec une seule maquette d'arbre dupliquée 35 fois afin de faire la part des capacités de compétition du voisinage et la part des capacités de compétition propres à l'arbre.

Les variations entre modalités expérimentales sont traitées dans la partie suivante.

iii. Incidence des modalités d'ombrage sur l'architecture

La représentation des individus dans le plan de l'ACP (Figure VI-9) montre une distinction quasi parfaite entre les sapins à l'ombre et ceux à la lumière le long de la seconde dimension. Cela montre que la gamme de taille des arbres de chaque modalité est comparable mais que leur architecture diffère : les arbres ayant poussé à l'ombre sont plus hauts et présentent des axes longs mais en faible nombre alors que ceux ayant poussé à la lumière présentent beaucoup d'axes mais courts (dimension 2 ; Figure VI-9 et Annexe 5.). Cette distinction étant d'autant plus vraie que l'arbre est grand, en effet, l'écart entre les arbres des modalités L+ et L- augmente avec la dimension 1 (Figure VI-9).

Aucune distinction entre les modalités d'arrosage n'est visible sur l'ACP (Figure VI-9), y compris sur le troisième axe de l'ACP (non présenté).

Le nombre d'arbres morts l'année suivant les mesures est conséquent dans les modalités

L+, mais pratiquement nul dans les modalités L-. Cela est cohérent avec les suivis de survie réalisés sur l'ensemble du dispositif depuis sa mise en place (Taugourdeau 2008). Au delà de l'opposition L+/-, aucune relation entre l'architecture et la survie n'a été identifiée (Figure VI-9 + analyses non présentées).

Les sapins de L+ présentent donc plutôt de nombreux axes courts, ce qui à leur densité réelle correspond à une architecture présentant une faible efficacité du fait de l'auto-ombrage important que cela occasionne. Alors que les sapins de L- présentent plutôt peu d'axes latéraux mais longs, ce qui, à leur densité réelle, n'est associé ni à l'irradiance ni à l'efficacité.

Comme pour la partie précédente, ces résultats pourraient être consolidés, notamment pour les arbres de la modalité L-, en mettant un arbre d'une modalité d'ombrage autour d'arbres de l'autre modalité ayant des tailles comparables (pour réduire les sources de confusion) afin d'identifier si les traits architecturaux identifiés comme pertinents à densité moyenne, le sont dans l'absolu ou dans le contexte d'arbres poussant de la même manière.

Dans tous les cas, il ressort que les sapins des différentes modalités d'ombrage sont très différents mais ne présentent pas forcément une architecture maximisant les capacités d'interception et d'efficacité à leur densité réelle et que cela n'est pas lié à la survie de la cinquième année.

Partie III. Discussion : variabilité phénotypique, plasticité de l'architecture et lien avec le fonctionnement

Dans un premier temps, les implications des résultats sur les deux dispositifs sont discutés séparément et dans un second temps, synthétisés ensemble. Dans les deux cas, la démarche suivante a été suivie : (i) caractériser le développement (cf. chapitre précédent pour le Ventoux), (ii) identifier la plasticité du développement (*i.e.* effet taille, plasticité apparente) et enfin (iii) identifier ce qui sort de la plasticité du développement (*i.e.* plasticité active/réelle) et la caractériser. Ces résultats font l'hypothèse que la variabilité phénotypique liée à la variabilité environnementale est de la plasticité phénotypique et non la conséquence d'adaptation locale. Cette hypothèse reste discutable mais permet néanmoins d'avancer un certain nombre d'éléments qui mériteront d'être approfondis avec une meilleure maîtrise du génotype.

1. In situ : Plasticité du développement

i. Identification de la plasticité du développement

Les résultats montrent que pour une même hauteur, les arbres poussant avec l'ouverture de canopée la plus forte, présentaient des PA plus longues (Figure VI-1). Ce résultat a déjà été observé sur *Abies balsamea* et *A. lasiocarpa* (Parent et Messier 1995; Claveau *et al.* 2002). Cela est renforcé par la Figure VI-3 qui montre que le même résultat se retrouve sur l'ensemble de la vie de l'arbre : globalement les arbres les plus à l'ombre font des PA plus courtes que ceux à la lumière, ce qui entraîne un accroissement en hauteur plus lent. Cela confirme donc bien que l'âge n'est pas un critère de développement fiable dans l'étude du développement de régénérations naturelles en sous-bois (Taugourdeau et Sabatier 2010; Taugourdeau *et al.* 2011).

La trajectoire de croissance du tronc est donc parcourue plus lentement à l'ombre, cela correspond donc bien à de la plasticité du développement.

Contrairement à Taugourdeau *et al.* (2011) sur le noyer, la plasticité du développement ne se traduit pas par un blocage du développement de l'arbre (*i.e.* phase d'attente, Barthélémy *et al.* 2010) mais uniquement un ralentissement. Cela est confirmé par la capacité des arbres à l'ombre à atteindre la dernière phase de croissance du modèle HSMC (Figure VI-2), ce qui n'était pas le cas des noyers.

Cette modulation du développement de l'arbre vient principalement d'une diminution de la quantité d'énergie lumineuse liée à l'ombrage qui va donc limiter l'assimilation carbonée et la croissance. La fermeture du milieu est associée à un changement de qualité de lumière : une réduction du ratio rouge clair/rouge sombre, le premier étant absorbé par le feuillage (Ross *et al.* 1986). Cela entraîne un allongement plus important des axes (Franklin et Whitelam 2005), c'est-à-

dire l'inverse de la situation observée ici.

Cette plasticité du développement se retrouve à travers le temps de séjour des arbres dans les différentes phases de croissance successives. La Figure VI-4 montre que les arbres dans les environnements ouverts se développent rapidement alors que ceux à l'ombre peuvent se développer lentement.

ii. Plasticité du développement et tempérament de l'espèce

Les différences inter-spécifiques de tolérance à l'ombre chez les espèces forestières déterminent la position des espèces le long du compromis colonisateur/compétiteur et donc leurs positions dans les successions secondaires qui suivent l'ouverture du milieu (chablis, volis) (Henry et Aarssen 2001). Gravel *et al.* (2010) ont montré que ces différences de tempéraments pouvaient expliquer la coexistence de plusieurs espèces en lien avec la fréquence de perturbation du milieu.

Quantifier le degré de tolérance à l'ombre d'une espèce se fait souvent sur sa capacité à survivre et pousser à l'ombre (Walters et Reich 1996). L'importance de la prise en compte du développement dans l'estimation de la tolérance à l'ombre a été mis en évidence (Kneeshaw *et al.* 2006; Niinemets 2006) mais plutôt à travers un effet taille. Le lien entre tolérance à l'ombre et plasticité du développement a déjà été abordé (Barthélémy *et al.* 2010; Charles-Dominique *et al.* 2010; Taugourdeau *et al.* 2011) mais n'a jamais été étudié sous un angle écologique.

Dans ce contexte, le contraste de forme de distributions de temps de séjour entre les noyers, espèce peu tolérante à l'ombre (Taugourdeau *et al.* 2011), et les sapins, espèce tolérante à l'ombre mérite d'être creusé. En effet, les noyers présentaient des distributions de temps de séjour sans mémoire (loi géométrique, Figure VI-10a) caractérisant un comportement opportuniste en lien avec la disponibilité en lumière : les noyers sont capables de changer de phase de croissance d'une année sur l'autre si l'environnement lumineux devient favorable.

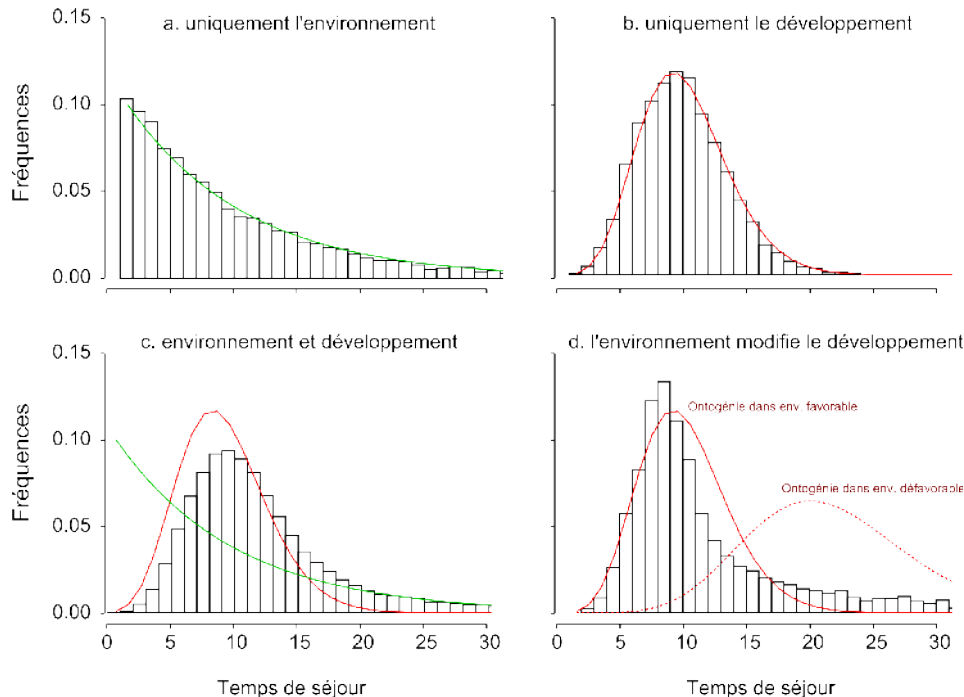


Figure VI-10: **Distribution du temps de séjour dans une phase de croissance selon les conditions pour en sortir (données simulées).** Ce modèle simule le temps que met une population d'arbres pour changer de phase de croissance selon les conditions nécessaires à la transition. À chaque pas de temps, 10% des environnements défavorables à la transition deviennent favorables. Le temps de développement nécessaire à la transition est tiré dans une binomiale négative à l'initialisation (deux temps sont tirés pour le dernier cas) **a.** distribution des temps de séjour si la transition ne dépend que du fait si l'environnement est favorable ; **b.** distribution des temps de séjour si la transition ne dépend que du fait que le temps de développement nécessaire est atteint ; **c.** distribution des temps de séjour si à la fois l'environnement doit être favorable et le temps de développement nécessaire atteint ; **d.** distribution des temps de séjour si l'environnement modifie le temps de développement nécessaire à la transition (favorable en trait plein et défavorable en pointillé).

Par opposition aux sapins qui présentent des distributions de temps de séjour avec mémoire en forme de cloche avec une queue longue (Figure V-26). Ces formes peuvent rappeler celles observées sur des arbres ayant poussé en plantation forestière équienne (Fig. 5 in (Chaubert-Pereira *et al.* 2009) et Figure VI-10b), toutefois la queue est plus « lourde » chez les sapins. Cela correspond aux individus qui progressent très lentement dans leur développement du fait du manque de lumière. Cette forme de distribution de temps de séjour montre que le développement du sapin en sous-bois est sous contrainte endogène et sous contrôle environnemental.

La distribution des temps de séjour semble donc pouvoir résumer le comportement plastique du développement des arbres mesurés : que ce soit la phase d'attente et le comportement opportuniste des noyers ou le ralentissement du développement des sapins. Les approches de modélisation HSMC semblent donc capables de gérer des espèces au tempérament varié tout en étant capable de caractériser ce tempérament, et ce, dans le contexte de la plasticité du développement. Cette approche semble donc intéressante pour étudier à la fois le tempérament des arbres mais également la manière dont interagissent exactement le développement et l'environnement lumineux : deux hypothèses différentes occasionnant des distributions de temps de

séjour différents (Figure VI-10c-d).

Taugourdeau *et al.* (2011) ont montré que ce type d'approche permettait d'identifier la plasticité de chaque phase de croissance au climat et de prédire les conséquences du climat futur sur la croissance et donc d'identifier de potentiels conséquences des changements climatiques sur la compétition inter-spécifique.

2. In situ : Variabilité des traits indépendante de la trajectoire de développement

i. Réponse active de l'architecture

Étudier la réponse active de l'architecture sur le Ventoux est assez complexe pour plusieurs raisons : (i) le gradient de lumière est continu : il est donc difficile d'opposer un groupe d'individus à un autre ayant le même stade de développement ; (ii) l'environnement lumineux change certainement au cours du développement de l'arbre de manière difficilement quantifiable ; (iii) une large part de la croissance de l'arbre se fait à des endroits à l'ombre de sa propre cime, chose qui n'a pas été quantifiée.

C'est pour ces raisons que seul le sommet de l'arbre (3 dernières années) au moment des mesures a été analysé pour rechercher une réponse active.

Dominance apicale

La réponse à l'environnement lumineux du genre *Abies*, est souvent caractérisée par un investissement accru dans les PV2 par rapport au tronc en situation d'ombrage (Parent et Messier 1995; Claveau *et al.* 2002). Cet investissement étant estimé par la dominance apicale : longueur PA du tronc sur longueur de la première PA des PV2 portés par la PA du tronc précédente.

Robakowski *et al.* (2003) ont montré en condition expérimentale, sur des juvéniles d'*A. alba* âgés de cinq ans, une augmentation du ratio de dominance apicale entre 10% et 20% de lumière transmise. Toutefois aucune indication sur la taille des arbres n'est donnée, seule la longueur de la dernière PA est donnée. Les PA du tronc sont plus courtes à 10% d'ombrage (env. 6 cm) qu'à 20% (env. 10 cm). Il est donc probable que la plasticité identifiée soit, du moins en partie, due à de la plasticité du développement.

La dominance apicale augmente avec le développement de l'arbre (Chapitre V :Partie V. 2.). Le Tableau VI-4 montre cette relation avec le développement mais aucune relation avec l'environnement lumineux. Cela contraste avec les résultats de Claveau *et al.* (2002) qui montre un effet de l'environnement lumineux sur cette même variable sur *A. lasiocarpa* et *A. balsamea* alors que la hauteur est prise en compte dans leurs analyses et que les gammes d'environnements lumineux et de hauteurs sont comparables avec ceux de la thèse. Soit le lien entre hauteur et développement n'est pas pertinent dans le cadre de leur étude soit l'absence de variations sur les

sapins du Ventoux traduit des variations au sein du genre ou au sein du peuplement du Ventoux (génétique ou environnemental). Claveau *et al.* (2002) ont montré un effet de l'environnement lumineux sachant la hauteur de l'arbre pour *Pinus banksiana* mais pas pour *Pinus contorta*, *Picea glauca* et *Picea engelmannii*. Dans leur article, lorsque la lumière a un effet sur la dominance apicale à l'échelle de la PA, cet effet se retrouve au niveau du ratio hauteur diamètre de la cime (*i.e.* changement d'échelle d'observation).

Cela suppose que les sapins sont capables de modifier la relation porteur-porté en lien avec l'environnement. Cela pourrait être dû à une augmentation de l'efficacité physiologique de la PA du tronc et donc un saut d'âge physiologique *s.s.* réduit : la différenciation entre le porté et le porteur est réduite.

Que ce soit à travers la plasticité du développement ou une réponse active, la réduction de la dominance apicale va augmenter la proportion de biomasse allouée à des axes plagiotropes, ces derniers présentant une spécialisation plus forte vers l'assimilation que le tronc. Cela correspond à une foliarisation de la cime qui est une réponse adaptative : augmentation de la capacité d'interception de la ressource limitante, que ce soit en tant que réponse passive (*i.e.* plasticité du développement) ou active.

Cette foliarisation est exacerbée chez le sapin de sous-bois très dense en phase d'attente : seules les branches continuent de se développer. Ce qui amène à une certaine convergence de formes avec la phase d'attente de certains feuillus (Barthélémy *et al.* 2010).

Investissement relatif dans les feuilles

Comme cela a été présenté précédemment, l'investissement relatif dans les feuilles est fortement lié en fonction de la structure et du développement. De par son implication dans la foliarisation de l'axe et donc dans sa capacité d'assimilation, cet investissement est fréquemment lié à la tolérance à l'ombre (Poorter et Nagel 2000 pour synthèse; Ishii *et al.* 2009 sur *A. amabilis*). Les résultats du Tableau VI-5 et de la Figure VI-5 montrent que cet investissement relatif change en fonction de l'environnement lumineux : plus l'environnement est sombre et plus les différences sont marquées entre PA de longueurs différentes. Les PA foliarisées sont encore plus foliarisées et les PA axialisées plus axialisées. La fonction de chaque type de PA est donc exacerbée.

La spécialisation plus marquée des PA courtes est cohérente avec les résultats attendus, par contre l'axialisation des longues PA reste surprenante : elle pourrait traduire un allongement des entre-nœuds plus fort, cohérent avec la littérature sur l'effet de la qualité de la lumière (Franklin et Whitelam 2005). Pour aller plus loin, l'effectif de PA de plus de 10 cm devrait être complété afin de confirmer la tendance observée. Le lien avec l'efficacité physiologique serait intéressant à identifier, sachant que le lien avec l'âge physiologique *s.s.* ressort déjà nettement (*i.e.* effet taille)

Quelle que soit l'échelle observée, les résultats présentés montrent une foliarisation accrue de la cime. D'autres études seraient nécessaires (durée de vie des branches, feuilles, taux de ramification), toutefois, il semble que la réponse du sapin à l'environnement lumineux se fasse à la fois au niveau du métamère et des axes et que cela joue au niveau de la forme de la cime (Claveau *et al.* 2002).

ii. Conséquence de l'architecture sur la plasticité foliaire

Dans Taugourdeau *et al.* (Annexe 18.), le lien entre la masse surfacique des aiguilles (LMA) et l'architecture d'une part et le lien entre le LMA et l'environnement lumineux d'autre part sont identifiés et correspondent à des résultats attendus au regard de la littérature (Poorter *et al.* 2009 pour synthèse). Les résultats du Tableau VI-5 et de la Figure VI-5 montrent que le potentiel de réponse plastique du LMA est contraint par le développement de l'arbre, la plasticité du LMA augmentant avec la hauteur de l'arbre et donc le LMA moyen.

Ces résultats contrastent avec ceux trouvés par Coste *et al.* (2009) sur deux espèces guyanaises où l'interaction entre le développement, discrétisé en stade de développement architectural, et l'environnement lumineux n'était pas significative pour le LMA ni la grande majorité des traits physiologiques considérés.

La présence d'une interaction signifie que le développement va à la fois contraindre la valeur du trait mais également sa capacité de réponse à l'environnement lumineux, les deux augmentant avec le développement. La plasticité du développement a donc un rôle majeur dans la plasticité du LMA à l'échelle de l'arbre, le LMA étant un trait lié à la performance de l'individu dans son milieu (Poorter *et al.* 2009).

3. Ex situ : Développement, plasticité du développement et plasticité active

i. Développement et plasticité du développement

L'ensemble des sapins du dispositif de Aix-Les-Milles ayant quatre ans, les différences de développement peuvent se résumer à un effet taille (Figure VI-9, axe 1 de l'ACP). Cet effet taille, se traduit par un gradient de complexité des arbres en terme de nombre d'axes portés, de diamètre et hauteur de l'arbre et de longueur des PA des branches. Ces différences se retrouvent de manière identiques dans les différentes modalités expérimentales. Pour les modalités à forte densité (à l'ombre), le gradient de taille est certainement lié à la forte compétition qui existe entre arbres.

Le fait que le premier axe de l'ACP capte correctement l'effet taille et qu'il n'y ait pas de variations de tailles entre modalités expérimentales permet de supposer qu'il n'y a pas de la plasticité du développement entre modalités.

ii. Réponse active

Le premier axe de l'ACP (Figure VI-9) captant l'effet taille, les variations sur le second axe sont considérées, par construction, comme des variations indépendantes du développement de l'arbre. De plus, ces variations sont fortement structurées en fonction des modalités d'ombrage. Cette réponse plastique, qui associe plusieurs variables à la fois, est une réponse active vu qu'elle est indépendante du développement.

Les sapins ayant poussé à l'ombre présentent un nombre d'axes réduits, notamment en nombre d'IV2 (Figure VI-9). Ces sapins présentent des PA plus longues que ce soit sur les branches ou sur le tronc et donc une hauteur plus importante.

Les sapins à la lumière ont développé plus d'axes inter-verticillaires que les sapins à l'ombre, alors qu'ils présentent des PA plutôt plus courtes que ceux à l'ombre. Le lien entre longueur de PA du tronc et nombre d'IV2 est donc modifié en fonction des modalités d'ombrage.

La Figure VI-9 montre que la surface foliaire de l'arbre est directement liée à la taille de l'arbre, le compromis taille/ nombre d'axes n'impacte pas la surface assimilatrice de l'arbre. Cette plasticité concerne surtout la disposition de cette surface assimilatrice dans le couvert.

Ce type de compromis taille/nombre se rencontre fréquemment chez les plantes, par exemple entre le nombre et la taille des feuilles entre angiospermes (Kleiman et Aarssen 2007).

4. Ex situ : conséquences fonctionnelles et adaptatives

i. Variation de taille et interception lumineuse

Quelle que soit la densité simulée, la quantité de lumière interceptée est fortement corrélée avec le premier axe de l'ACP. Ce qui s'explique par le lien entre l'effet taille et la surface foliaire de l'arbre (Figure VI-9) : la surface foliaire augmente logiquement la surface d'interception de l'arbre. L'absence d'effet de la densité montre que cet effet est indépendant de la compétition.

Les arbres qui présentent un retard de développement sont ceux qui vont capter le moins de lumière, ce qui va aggraver leur retard et inversement pour les arbres dominants. On peut supposer qu'au bout d'un certain nombre d'années, les arbres les plus dominés meurent. Cet effet va donc amplifier les conséquences des variations de tailles intra-modalité probablement liées, au moins en partie, à la variabilité génétique inter-individuelle.

L'efficacité d'interception de la lumière (*i.e.* Light Interception efficiency : LIE) permet de caractériser l'influence de la structure sur la capacité de l'arbre à intercepter de la lumière (Pearcy *et al.* 2004, 2005). Cela donne une idée qualitative de la balance coût/bénéfice de la mise en place qu'une certaine surface foliaire. Plus l'efficacité d'interception est élevée plus la surface en question est « rentable ». Les résultats des simulations (Figure VI-9) montrent qu'à faible densité la taille n'a que peu d'effet sur l'efficacité, voir un effet négatif. Chez cinq espèces de feuillus,

Delagrange *et al.* (2006) relie cet effet négatif à une augmentation de l'auto-ombrage liée à l'augmentation de la surface foliaire. À partir du moment où les arbres sont en compétition, la taille a un effet positif sur l'efficacité (Figure VI-9). Plus l'arbre est grand moins il aura tendance à avoir ses aiguilles ombragées par ses voisins.

Le fait d'être plus grand que les autres a donc, à la fois, un effet positif sur la quantité de surface assimilatrice mais aussi sur l'efficacité de ces surfaces, ce second point étant d'autant plus vrai que la densité de végétation est forte.

ii. Plasticité active et interception lumineuse

Comme cela a été montré plus haut, les deux modalités d'ombrage ont surtout entraîné des variations de forme des arbres : les arbres à l'ombre ayant des PA plus longues et moins d'axes que les arbres à la lumière. Les résultats ne montrent aucun lien fort entre la forme d'arbre et la quantité de lumière interceptée (Figure VI-9), et ce, quelle que soit la densité. C'est le cas de l'efficacité, à l'exception des faibles densités.

À faible densité, les sapins ayant poussé à l'ombre sont plus efficaces que ceux ayant poussé à la lumière. Le fait de faire quelques grands axes plutôt que de nombreux petits minimise l'auto-ombrage et cela n'est visible qu'à faible densité où l'effet du voisinage est négligeable.

Dans le dispositif, les sapins à la lumière sont ceux qui sont dans les situations les moins denses du fait de la mortalité forte durant les quatre premières années de croissance. La plasticité des sapins à la lumière se traduit donc par une efficacité réduite d'interception de la lumière. Sur des plantules isolées de feuillus, Delagrange *et al.* (2006) ont montré que l'efficacité d'interception de la lumière avait tendance à diminuer avec la réduction de l'ombrage. Les résultats observés sur le sapin vont donc dans le même sens, même si les différences de densités rendent la comparaison moins claire. Cette réduction de l'efficacité signifie que le manque de lumière n'est plus un facteur limitant.

iii. Une réponse active adaptative ?

Le fait que les sapins à l'ombre présentent une architecture plus efficace que les sapins à la lumière montre que la plasticité active en réponse à l'environnement lumineux (réduction du nombre d'axe et augmentation de leur taille) a un effet sur l'efficacité d'interception de la lumière (i.e. minimiser l'auto ombrage). On peut donc considérer que la réponse active observée est adaptative d'un point de vue fonctionnel : elle augmente la capacité d'acquisition de la ressource limitante.

Les individus mesurés à quatre ans correspondent aux arbres ayant survécu aux trois premières années, la mortalité dans les modalités à la lumière ayant été forte. Le filtre sélectif des trois premières années n'a donc laissé que les arbres aptes à survivre à ces conditions

expérimentales.

On peut faire l'hypothèse que les arbres survivants le sont grâce à un auto-ombrage marqué de leur aiguilles qui aurait réduit l'impact de l'excès de lumière, notamment sur les branches basses : la capacité de réponse plastique de certains génotype serait donc adaptative.

L'augmentation du nombre d'axes peut également être vue comme une réponse au stress, quel qu'il soit, de manière à accroître la population de méristèmes apicaux de la plante afin de pouvoir gérer des traumatismes, un peu comme les axes différés des sapins du Ventoux.

Il est possible que des critères liés à la conduction ou à l'architecture racinaire puissent être impliqués dans la survie de ces arbres, si l'excès de lumière provoque bien un stress hydrique de la plante.

Dans la littérature, la plasticité passive est souvent identifiée comme mal-adaptative et la plasticité active comme adaptative (Chapitre II : Partie I. 5.). Les résultats montrent qu'au niveau de l'interception de la lumière, la plasticité du développement est effectivement mal-adaptative alors que la plasticité active est adaptative. Toutefois le lien entre plasticité fonctionnelle et survie n'a pu être mis en évidence et relativise donc le côté adaptatif ou non de la plasticité observée.

Le lien entre plasticité active et fonctionnement montre néanmoins que ce type d'approche a du sens.

5. Bilan : rétro-contrôles croissance-architecture et lumière

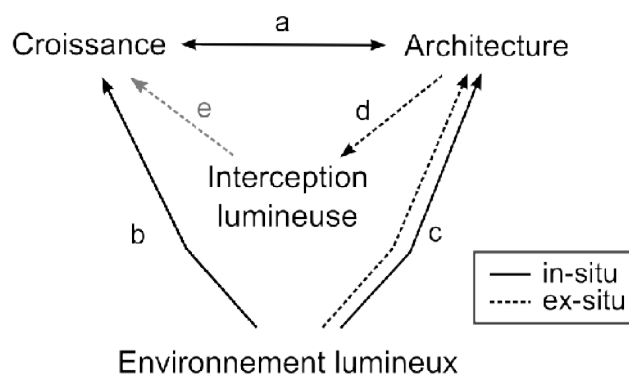


Figure VI-11: **Représentation des différents liens entre plante et lumière étudiés durant cette thèse.** La flèche e. est grisée car les résultats n'ont été que partiellement significatifs

La relation entre croissance et architecture (Figure VI-11a) a été montrée dans le précédent chapitre. Dans ce chapitre, ont été étudiés leurs liens respectifs avec l'environnement lumineux (Figure VI-11b-c). Les résultats sur le Ventoux ont montré que l'ouverture de la canopée (i) module la croissance de la plante ce qui occasionne une plasticité du développement et (ii) modifie les

règles d'allocations de la plante. Le dispositif de Aix-Les-Milles montre que les modalités d'ombrage modulent très fortement l'architecture des jeunes sapins, même si dans ce cas, l'excès de lumière est le facteur de stress.

Sur le dispositif de Aix-Les-Milles , il a été possible de caractériser les conséquences de la variabilité de l'architecture sur l'interception lumineuse de l'arbre (Figure VI-11d). Ce travail montre qu'il est possible de quantifier l'incidence fonctionnelle de la variabilité de l'architecture potentiellement induite par l'environnement lumineux, et ce, grâce à la reconstruction de maquettes de plantes et la simulation de l'interception lumineuse à différentes densités. Le côté adaptatif de cette variabilité a pu être étudiée à travers la survie des arbres mesurés.

Dans la même logique, il a pu être étudié l'incidence de l'interception lumineuse sur la croissance de l'année suivante (Figure VI-11e), avec des résultats mitigés probablement liés aux limites du dispositif pour ce type d'approches très fines.

Les différentes approches mises en œuvre à la fois au Ventoux et à Aix-Les-Milles permettent donc d'identifier l'incidence de l'environnement lumineux sur l'arbre tout en étant capable d'en identifier les conséquences fonctionnelles et adaptatives.

Chapitre VII : Réponse plastique au climat et variabilité en lien avec l'altitude

Comme pour le chapitre précédent, les résultats de cette partie se basent sur les résultats du chapitre sur le développement de l'arbre.

Pour la longueur des PA du tronc, le nombre de PV2 et la longueur des PA des axes plagiotropes, les effets ont été étudiés sur les résidus des modèles HSMC (i.e. a été soustraite à chaque mesure, la valeur moyenne du trait dans la phase de croissance correspondante), qui incluent l'ensemble des arbres mesurés au Ventoux.

Pour la présence de la sexualité mâle et femelle et les arrêts définitifs et temporaires de croissance des méristèmes, les effets ont été étudiés à partir des modèles statistiques sur les arbres adultes. Une des covariables du modèle statistique est déjà à l'échelle annuelle (longueur de PA), si ces variables présentent des fluctuations inter-annuelles indépendantes de la longueur, cela correspondra soit à un effet indépendant de la longueur soit à un possible biais de modélisation (e.g. relation non-linéaire).

Partie I. Résultats : Lien entre l'altitude et la variabilité du développement de l'arbre et de la structure des pousses annuelles

i. Altitude et structure des pousses annuelles

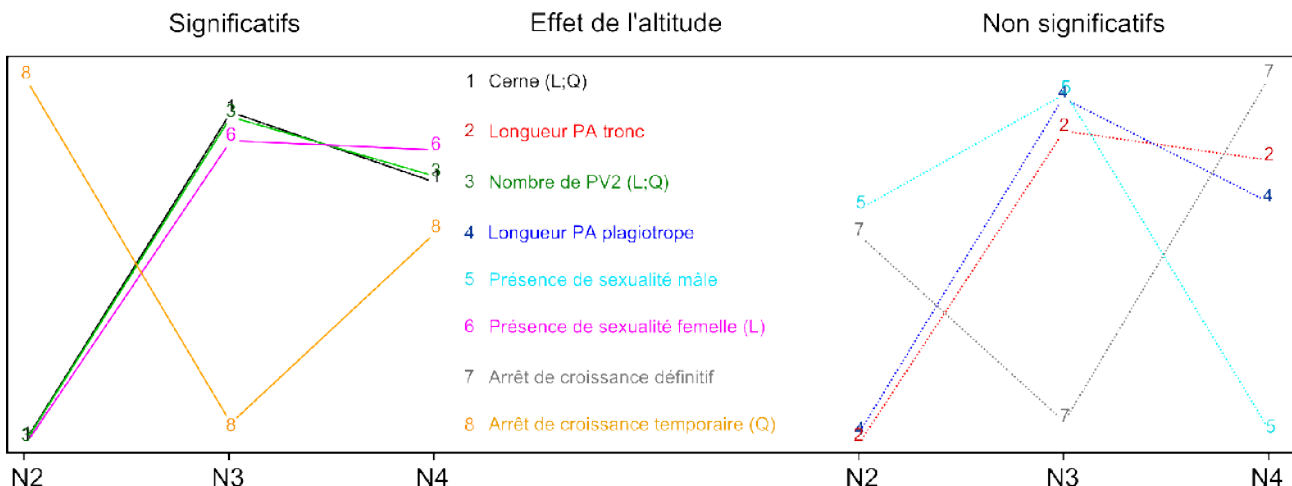


Figure VII-1: **Effet de l'altitude sur les variables de croissance.** L'effet est calculé comme étant la somme d'un effet linéaire (L) et un effet quadratique (Q). Les traits pleins correspondent à des effets significatifs (pointillés : non-significatifs). Les lettres entre parenthèses signifient que l'effet correspondant est significatif dans le modèle de croissance. L'échelle de l'effet n'est pas donnée car les effets ont été normalisés pour pouvoir apparaître conjointement.

L'effet de l'altitude n'est pas significatif pour la longueur des PA du tronc ni des plagiotropes, la présence de sexualité mâle et pour les arrêts définitifs de croissance (Figure VII-1). Les différences entre stations suivent le même patron pour la largeur des cernes, le nombre de pseudo-verticillaires et la présence de sexualité femelle : N2 a un effet nettement négatif par rapport à N3 et N4 qui ont un effet similaire. Seul les arrêts de croissance temporaires présentent un patron original avec un effet négatif de l'altitude N3 par rapport aux deux autres (Figure VII-1).

Ces résultats montrent des variations similaires entre stations pour certains traits (cerne et nombre de PV2), mais également des variations indépendantes (arrêts de croissance temporaires). Il est intéressant de noter que malgré l'absence, quelque peu surprenante, d'effet de la station sur la longueur des PA, certaines variables qui y sont liées varient : présence de sexualité femelle et arrêts de croissance temporaires (Figure VII-1).

ii. Effet de l'altitude sur le développement de l'arbre

Le fait d'avoir organisé l'échantillonnage des arbres par taille pour chaque altitude rend difficile l'étude de l'un sur l'autre. L'étude des temps de séjour non censuré dans chaque phase de croissance montre néanmoins que les arbres de l'altitude N3 passent plus vite d'une phase de croissance à la suivante. Ils mettent en moyenne deux ans de moins à changer de phase (Figure VII-2 ; Tableau VII-1). La moyenne des temps de séjour est de 10 ans pour N3 et de 12 ans pour

N2 et N3.

Temps de séjour non censuré dans chaque phase de croissance par altitude

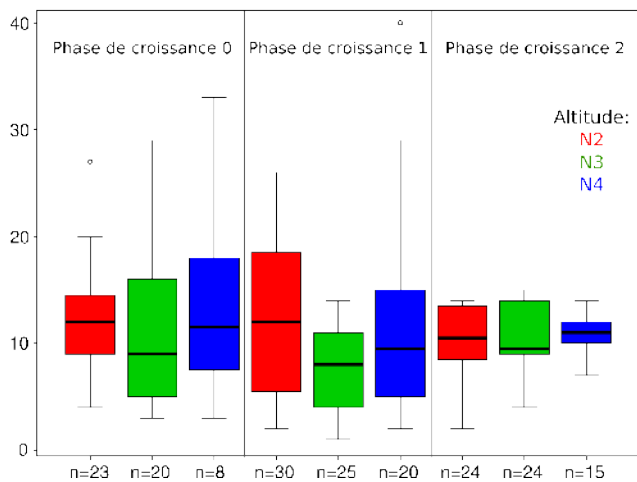


Figure VII-2: Temps de séjour dans chaque phase de croissance en fonction de l'altitude

	Estimation	P-value
Intercept	11.9995	<2e-16 ***
Altitude.L	-0.0789	0.8943
Altitude.Q	-2.2262	0.0186 *

Tableau VII-1: Effet de l'altitude sur le développement des arbres. L'effet phase de croissance a été supprimé durant la sélection de modèle. « .L » et « .Q » correspondent respectivement à l'effet linéaire et quadratique de l'altitude.

Partie II. Résultats : Effet de année sur la structure des pousses annuelles et la croissance secondaire

Les fluctuations inter-individuelles synchrones peuvent être associées à l'environnement régional: le climat par exemple. Dans cette partie, les connaissances acquises sur le développement du sapin ont été utilisées pour s'affranchir des sources de variations endogènes de l'architecture.

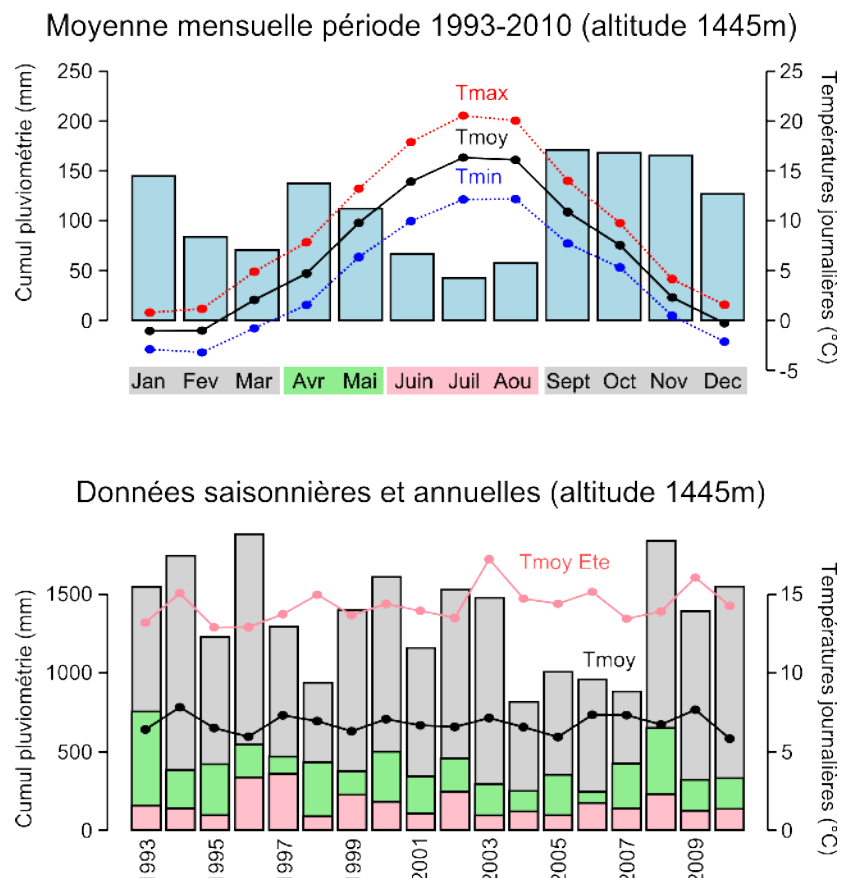


Figure VII-3: **Conditions climatiques depuis 1993 au Mont Serein (1445 m, versant nord du Mont Ventoux)**. Les températures journalières sont moyennées sur la période considérée. Le découpage de l'année en trois saisons (période de débourrement, période estivale, reste de l'année) n'est utilisée que dans cette figure et à des fins d'illustration. La température estivale correspond à la moyenne pour Juin-juillet-Août (idem à la pluviométrie), (figure identique à Figure IV-12)

Afin de prendre en compte les différentes origines possibles des fluctuations inter-annuelles deux approches ont été suivies: dans une première partie, les fluctuations synchrones ont été étudiées au travers d'effets aléatoires ajoutés aux modèles utilisés pour analyser le développement des arbres de canopée (Chapitre V :Partie III. 2.), ou de l'ensemble des arbres pour la longueur et le nombre d'axes latéraux (résidus des modèles HSMC). Dans une seconde partie, le lien entre le climat (Figure VII-3) et les résidus des modèles de développement a été testé. Dans les deux cas, cela a permis d'étudier les variations entre altitudes.

1. Altitude et fluctuations inter-annuelles de structure des pousses annuelles et de la croissance secondaire

Dans cette partie, l'effet du climat est étudié de manière implicite à travers l'estimation des fluctuations inter-annuelles synchrones entre arbres. L'intérêt de l'effet aléatoire, c'est qu'il prend en compte l'effet des sources de variations qui sont structurées de manière annuelle sans devoir

faire d'hypothèse sur ces sources de variations. L'estimation de l'effet aléatoire a été faite indépendamment pour chaque altitude.

i. Fluctuations inter-annuelles des structures des PA et de la croissance secondaire

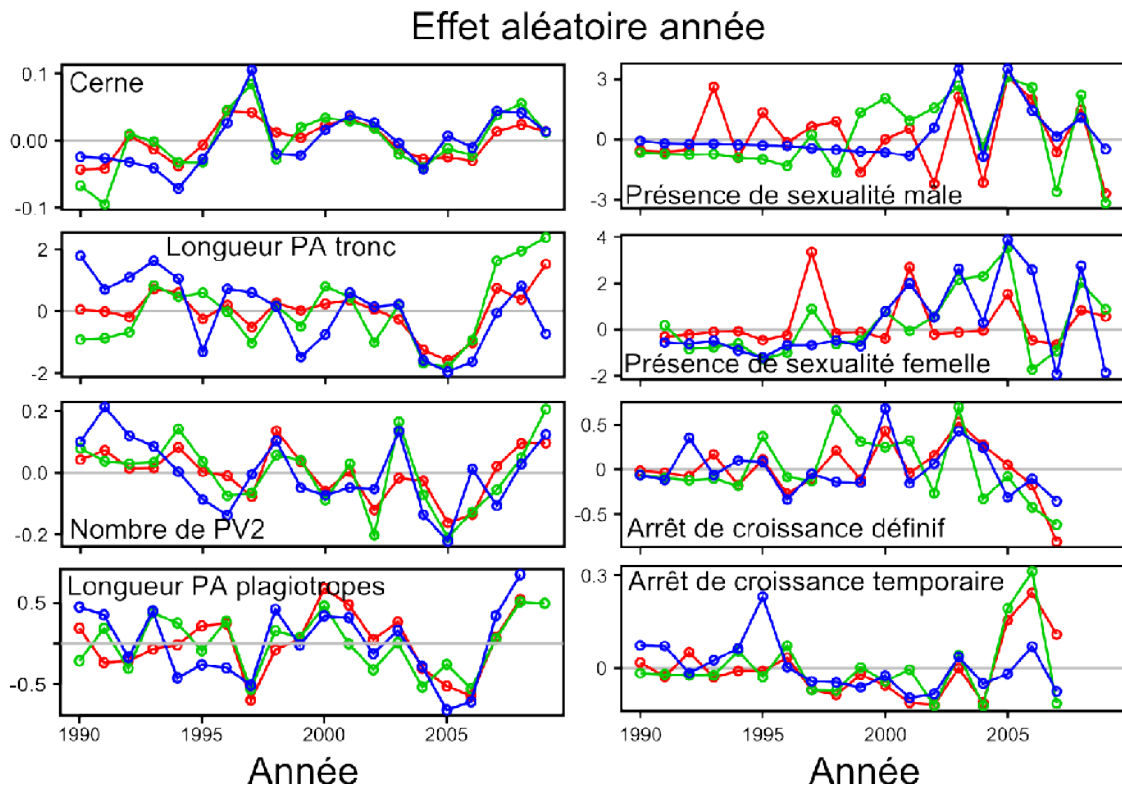


Figure VII-4: **Effet de l'année et de l'altitude sur les variables de développement.** Un effet de chaque année à chaque altitude a été identifié grâce à des modèles mixtes. Cet effet aléatoire a été ajouté aux modèles de croissance du chapitre 1. code couleur par altitude : rouge : N2, vert : N3 et bleu : N4.

L'effet aléatoire pour les cernes se distingue nettement des sept autres (Figure V-11) : les trois altitudes présentent des fluctuations très similaires qui ne présentent pas d'alternances fortes entre années.

Les longueurs des PA du tronc montrent des fluctuations synchrones et asynchrones entre altitudes : la plus remarquable étant les trois années de croissance faibles entre 2004 et 2006, commune aux trois altitudes (Figure VII-4). Le nombre de PV2 (à l'exception de 2006 pour N4) et les longueurs des PA des axes plagiotropes montrent les mêmes tendances.

La présence de sexualité mâle ou femelle présente des alternances inter-annuelles très marquées, plutôt synchrones pour la sexualité mâle (notamment entre 2003 et 2006) et asynchrones pour la sexualité femelle (Figure VII-4). Durant les observations sur le terrain, le côté synchrone de la sexualité femelle était nettement visible ce qui signifie que pour la sexualité femelle, l'intégration de la longueur dans le modèle absorbe une part importante des fluctuations synchrones entre altitudes, ce qui est moins le cas pour la sexualité mâle.

Les arrêts de croissance définitifs présentent une tendance décroissante synchrone entre altitudes depuis 2003 (Figure VII-4). La présence d'arrêt de croissance temporaires, est forte en 2005-2006, à l'exception de l'altitude N3 (Figure VII-4).

		largeur Cerne			
Longueur PA	N2			Longueur	
tronc	N3			PA tronc	
	N4				
Longueur PA	N2	0,37 *		Longueur PA	
plagiotropes	N3	0,59 ***		plagiotropes	
	N4	0,37 *			
Nombre de	N2	0,52 **		Nombre	
PV2	N3	0,37 *		de PV2	
	N4	0,38 *			
Présence de	N2			Présence	
sexualité	N3			de sexualité	
mâle #	N4			mâle	
Présence de	N2				
sexualité	N3		0,39 *	Présence de	
femelle #	N4			sexualité	
				femelle	
Arrêt de	N2				
croissance	N3		0,35 *	Arrêt de	
définitif #	N4			croissance	
				définitif	
Arrêt de	N2				- 0,36 *
croissance	N3				
temporaire #	N4	- 0,37 *			

Tableau VII-2: **Corrélations entre les effets aléatoires des huit variables de croissance.** Les corrélations sont faites séparément pour chaque altitude. Sont indiquées les valeurs du Tau du test de Kendall et les seuils de significativité correspondant : * : P-value<0,05 ; ** : P-value<0,01 et *** : P-value<0,001. Les Tau non significatifs ne sont pas présentés pour alléger le tableau. Le # correspond aux variables pour lesquels la longueur des PA est déjà présente en covariable du modèle mixte.

Quelle que soit l'altitude, les fluctuations inter-annuelles sont corrélées pour la longueur des PA et le nombre de PV2 (Tableau VII-2), cela est causé soit par le fort lien entre les deux (Chapitre V :Partie II. 1. ii.) soit car ces variables sont issues d'un seul et même modèle. Bien que venant de deux modèles différents, les fluctuations inter-annuelles entre le tronc et les axes plagiotropes sont corrélées (Tableau VII-2).

À de rares exceptions près, aucune corrélation entre effets aléatoires n'est observée pour les variables qui incluent la longueur de la PA dans leur modèle mixte.

ii. Amplitudes des fluctuations entre phases de croissance

La longueur des PA structure fortement les deux modèles HSMC. C'est donc sur cette variable, plutôt que le nombre de PV, que sont testées les différences entre phases de croissance. Pour cela, l'effet année par altitude a été estimé par phase de croissance.

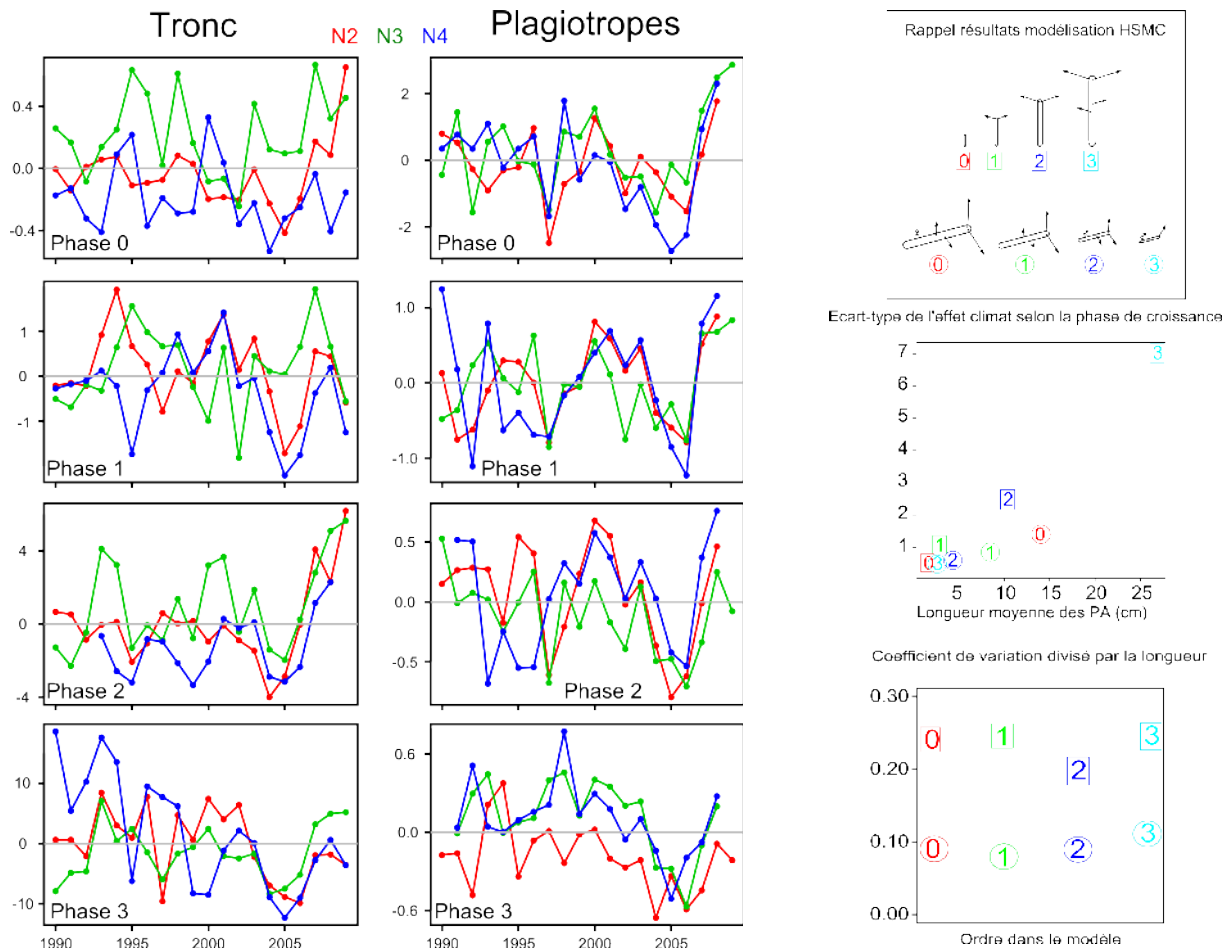


Figure VII-5: Effet de l'année selon la phase de croissance pour le tronc et les axes plagiotropes. Un effet aléatoire sachant l'année, l'altitude et la phase de croissance a été inclus dans le modèle. **Graphiques de gauche** : valeurs de l'effet aléatoire selon la phase de croissance, l'altitude et l'année pour chaque jeu de données, code couleur par altitude : rouge : N2, vert : N3 et bleu : N4 ; **Graphique de droite** : haut : écart-type de l'effet année selon la dimension de la PA ; bas : Coefficient de variation par phase de croissance : ratio écart-type de l'effet aléatoire et longueur moyenne des Pa de la phase de croissance, les chiffres encadrés et encerclés correspondent respectivement au tronc et aux axes plagiotropes.

Lorsqu'on décompose les fluctuations inter-annuelles par phase de croissance (Figure VII-5), il ressort que le creux entre 2004 et 2006 est toujours visible bien que pas systématique : absent de la phase 1 en N3 pour le tronc et les plagiotropes (ces derniers ont commencé à être courtes dès 2002) et plus globalement dans la phase 0 du tronc. Les autres périodes ne présentent que des fluctuations asynchrones.

L'amplitude des effets aléatoires augmente avec les phases de croissance et explique l'augmentation de la variance avec la moyenne pour les longueurs de PA (Chapitre V :Partie IV.).

La variance augmente car les PA sont d'autant plus plastiques à environnement qu'elles sont longues.

La relation linéaire qui existe entre l'écart-type de l'effet aléatoire et la longueur moyenne dans la phase de croissance permet d'aller plus loin (Figure VII-5) : l'effet est directement proportionnel à la longueur de la PA. Toutefois la pente (ou coefficient de variation) change entre les deux modèles: autour de 0.2 pour le tronc et 0.1 pour les axes plagiotropes. À dimension égale, le tronc est donc plus plastique que les axes plagiotropes.

Le côté proportionnel de la réponse a été confirmé en calculant les résidus du modèle HSMC par division (valeur observée / valeur moyenne de la phase de croissance). Dans ce cas, les amplitudes sont très comparables entre phases de croissance (non présenté). C'est ce mode de calcul des résidus qui sera utilisé dans les parties suivantes afin de limiter les conséquences des variations développementales.

2. Effet de la pluviométrie et la température sur la croissance primaire et secondaire

L'utilisation d'effets aléatoires dans les parties précédentes, a permis d'identifier les fluctuations synchrones entre PA ayant poussé la même année. Toutefois cela ne permet pas de conclure quant aux variables environnementales entraînant ces fluctuations. C'est pourquoi les parties suivantes cherchent à identifier les périodes clés en terme de pluviométrie cumulée et de température moyenne (données MétéoFrance sur 15 ans) qui ont un effet sur la croissance. Afin d'intégrer de possibles effets retards dans la réponse du trait, jusqu'à deux ans de délais sont testés. En effet, Taugourdeau *et al.* (2011) ont montré que ces effets retards pouvaient être importants.

L'effet du développement a été retiré des données avant d'étudier l'effet du climat : toutes les longueurs de PA ont été divisées par la longueur moyenne de leur phase de croissance ; divisé plutôt que soustrait afin de retirer l'effet taille identifié plus haut (Chapitre VII :Partie II. 1. ii.).

Pour les largeurs de cernes, les analyses ont été faites sur les résidus d'un modèle proche, l'effet aléatoire année a été retiré, de celui présenté dans le premier chapitre. Bien que Cailleret et Davi (2010) aient déjà étudié ce phénomène, ces données permettent de vérifier la cohérence des résultats avec deux approches différentes.

L'ensemble des coefficients obtenus avec les régressions PLS ainsi que les intervalles obtenus avec le jackknife sont donnés en Annexe 6. pour faciliter la lecture, seuls les tableaux synthétisant les effets récurrents sont présentés.

i. Plasticité des longueurs des pousses annuelles selon la phase de croissance

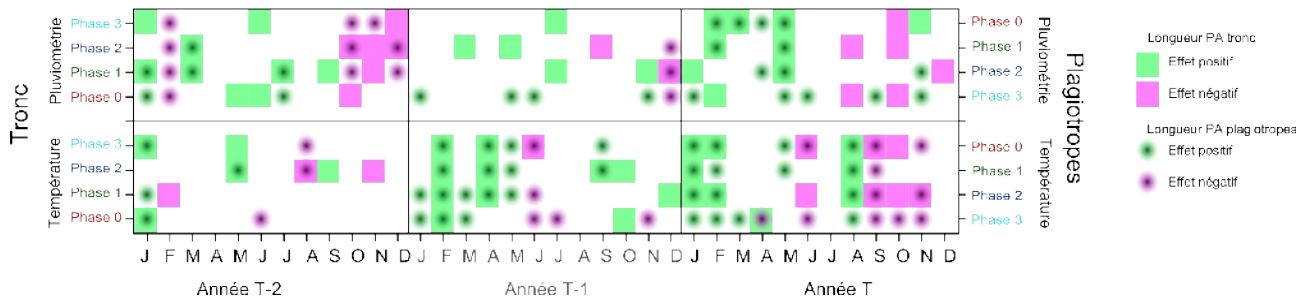


Figure VII-6: **Effet de la pluviométrie et de la température moyenne mensuelle sur la longueur des PA du tronc et des axes plagiotropes selon la phase de croissance. Seuls les effets récurrents et leurs signes sont présentés.**

Plasticité des longueurs des pousses annuelles du tronc selon la phase de croissance

Une régression par phase de croissance a été réalisée afin d'identifier si les PA du tronc sont effectivement toutes aussi plastiques au climat (une fois gommé l'effet taille) que le laisse penser l'approche implicite. Il en ressort que peu de variables climatiques agissent de manière identiques sur l'ensemble des phases de croissance, seul l'effet positif de la température moyenne du mois de février T-1 est présent pour toutes les phases de croissance (Figure VII-6).

Des effets ressortent toutefois de manière commune à deux ou trois phases de croissance différentes ce qui explique les similitudes observées entre les effets aléatoires. Ces effets seront discutés dans la partie en lien avec l'altitude plutôt qu'ici.

Les PA de la phase 0 se distinguent des autres par leur plasticité à la température du mois d'avril de l'année T et leur insensibilité à cette même variable à T-1, elles sont les seules à être totalement insensibles à la pluviométrie de l'année T-1 (Figure VII-6). Les arbres dans la phase 0, ne présentent pas de branches, leur surface foliaire est donc fortement réduite, ce qui pourrait expliquer cette sensibilité moindre aux conditions hydriques.

La disparité de ces résultats ne permet donc pas conclure sur la plasticité plus ou moins forte d'une phase de croissance. Seules les PA de la phase 0 semblent se distinguer par une relative insensibilité au climat. Ce qui confirme les résultats sur les effets aléatoires (Figure VII-5).

Plasticité des longueurs des pousses annuelles des axes plagiotropes selon la phase de croissance

Comme pour les PA du tronc, toutes les phases de croissance des PA des axes plagiotropes sont plastiques à la température du mois de février T-1 (Figure VII-6). Elles sont toutes plastiques à la pluviométrie du mois de mai de l'année de croissance et aux températures de janvier et février de l'année de croissance, l'effet d'août et septembre reste discutable, car l'allongement est terminé à cette période.

Les PA de grandes dimensions (phase 0) sont plastiques à la pluviométrie hivernale de

l'année de croissance. La température hivernale et printanière de l'année T-1 a un effet sur la longueur des PA des axes plagiotropes, mais cela varie avec la dimension : la phase de croissance 3 n'est pas plastique aux températures printanières tandis que les phases de croissance 1 et 0 sont moins plastiques aux températures hivernales de T-1 (uniquement le mois de février).

L'adéquation entre les variables agissant sur la longueur des PA du tronc et celles agissant sur les PA des axes plagiotropes est cohérent toutefois cela n'est vrai que pour les différences de plasticité entre phases de croissance.

ii. Plasticité des longueurs de pousses annuelles selon les altitudes

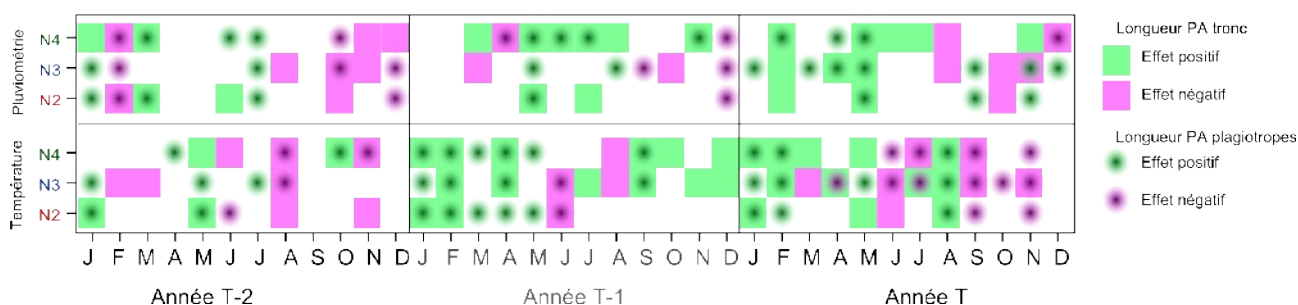


Figure VII-7: **Effet de la pluviométrie et de la température moyenne mensuelle sur la longueur des PA du tronc et des axes plagiotropes selon l'altitude. Seuls les effets récurrents et leurs signes sont présentés.**

Plasticité des longueurs des pousses annuelles du tronc selon l'altitude

Une régression par altitude a été réalisée afin d'identifier si la réponse varie entre stations. Les variables climatiques étant communes aux trois altitudes (une seule station Météo France), des variations entre altitudes peuvent signifier deux choses : soit que le climat est différent entre altitudes, soit que les arbres ne réagissent pas de la même manière au climat (pour des raisons phénotypiques, génétiques et/ou environnementales, e.g. le sol).

5 mois présentent un effet identique à toute les altitudes : la pluviométrie de février et mai de l'année de croissance, la température moyenne du mois de février de l'année T-1 et d'août de l'année T et T-2 (Figure VII-7).

Les arbres de l'altitude N2 se distinguent des autres principalement car ils dépendent beaucoup moins des températures estivales de l'année précédente et hivernales de l'année de croissance que les autres altitudes (Figure VII-7).

Les arbres de l'altitude N4 se distinguent des autres par leur réponse à la pluviométrie (Figure VII-7) : les pluies estivales leur sont très profitables à la fois à T et T-1.

Les effets automnaux de l'année de croissance doivent être interprétés avec précaution vu qu'à ce moment de l'année l'allongement des pousses est finie. Cette période a toutefois été conservée dans le modèle pour être comparable avec le modèle cerne présenté dans la partie

Avec l'approche implicite, aucune corrélation n'a été observée entre les variations inter-annuelles des longueurs des PA et la largeur des cernes (Tableau VII-2).

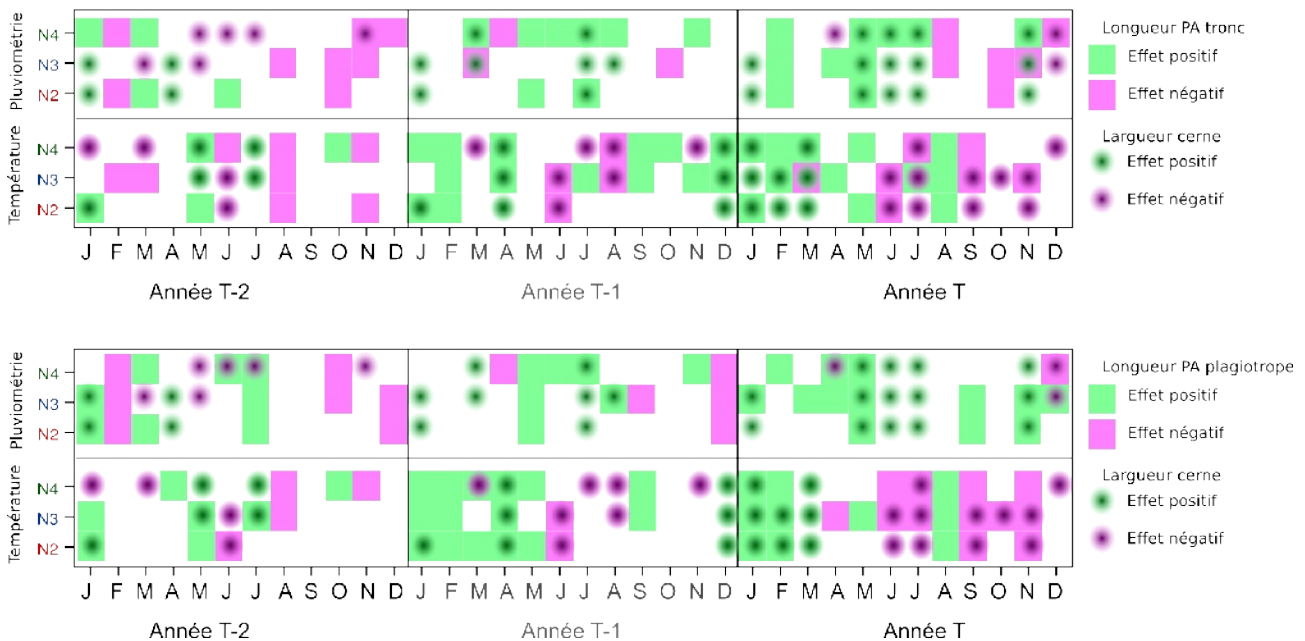


Figure VII-9: **Convergence entre les effets du climat sur la longueur des PA (carrés) et les largeurs de cernes (points)**. En haut pour les PA du tronc et en bas pour les PA des axes plagiotropes. Cette illustration correspond à la superposition des effets récurrents des Figure VII-7 et Figure VII-8.

En se basant sur les effets des différentes périodes climatiques (Figure VII-9), il ressort que la majorité des effets récurrents sont différents pour chaque paire de modèle (une paire par altitude et par type de variable climatique). 30 effets sont cohérents entre les deux groupes de modèles alors que seulement quatre sont différents. Un grand nombre de variables (au total 130) sont non significatives dans les deux paires. Cela permet d'affirmer que les deux variables ne répondent pas de manière indépendante l'une de l'autre au climat ($P\text{-value} < 0.001$ pour un test exact de Fisher sur la table de contingence du signe des effets récurrents entre les deux groupes de modèles).

Avec les axes plagiotropes, 34 effets sont cohérents et cinq opposés. On est donc dans la même configuration que pour le tronc ($P\text{-value} < 0.001$ pour un test exact de Fisher).

Le patron de réponse au climat des axes plagiotropes correspond assez bien à celui des cernes de l'année précédente : les cernes du tronc dépendent beaucoup du climat de l'année, alors que les longueurs de PA des axes plagiotropes dépendent beaucoup du climat de l'année précédente.

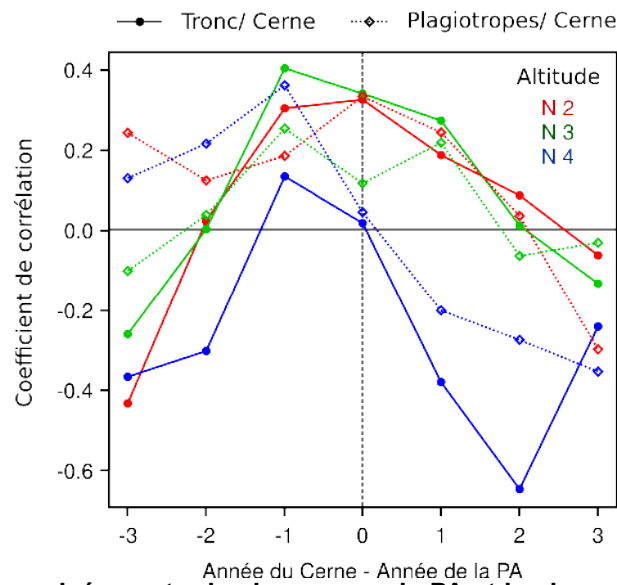


Figure VII-10: **Corrélations croisées entre les longueurs de PA et les largeurs de cerne par altitude.** La corrélation étant estimée pour différents décalages temporels entre séries. En trait plein avec les PA du tronc et en pointillés avec les PA des axes plagiotropes. Ces corrélations ont été calculées sur les effets aléatoires utilisés en début de chapitre. Le trait pointillé vertical correspond au coefficient de corrélation à années de croissance identique, à sa gauche, les cerne sont plus anciens que les PA et inversement à droite.

Il serait donc intéressant de tester les liens entre les différentes variables de croissance avec des décalages temporels entre chaque variable mais cela est complexe car il faut s'affranchir dans un premier temps des effets synchrones entre variables. Une approche exploratoire basée sur la corrélation des effets aléatoires montre que cela mérite d'être creusé (Figure VII-10), et demande un échantillonnage plus adapté (peu de mesures sur beaucoup d'arbres).

Partie III. Discussion : effet du climat et de l'altitude sur le sapin

1. Effets de la température et de la pluviométrie sur la structure des pousses annuelles

Les résultats de cette partie sont discutés en fonction des résultats de Cailleret et Davi (2010), sur l'effet du climat sur la croissance secondaire des sapins du Mont Ventoux. D'un point de vue méthodologique, leur protocole se démarque de celui de la thèse par : (i) les effectifs : 73 arbres adultes de cinq altitudes différentes ont été échantillonnés, (ii) le nombre de répétitions par arbre : l'échantillonnage d'une carotte de bois ne permet de faire qu'une mesure par arbre, (iii) les données climatiques viennent de la station de Carpentras qui commencent 30 ans plus tôt (1963) que celle du Ventoux (1993), (iv) le délai de réponse pris en compte : la relation croissance climat est testée de juillet de l'année précédente à août de l'année de croissance, (v) la méthode d'analyse : les mesures de largeur de cernes ont été filtrées de manière à enlever l'effet âge et les corrélations avec les variables climatiques testées les unes indépendamment des autres.

Les résultats obtenus restent assez préliminaires, et d'autres approches complémentaires seront nécessaires pour arriver à des résultats ayant une valeur prédictive.

i. Effets communs à toutes les stations

De manière à simplifier les interprétations, les différents mois qui sont ressortis des analyses ont été regroupés en trois périodes de végétation : repos hivernal de Décembre à Mars, débourrement du bourgeon d'Avril à Mai et période de croissance de Mai à Novembre. Ces périodes pourront certainement servir de base temporelle pour de futures analyses sur ces données.

Repos hivernal

Les températures hivernales de l'année du débourrement ont été identifiées comme favorisant la croissance primaire et secondaire des sapins. Cet effet positif a été identifié pour l'hiver de l'année précédente mais uniquement pour la croissance primaire. Des températures trop froides durant l'hiver sont donc dommageables à la croissance du sapin.

Cailleret et Davi (2010), ont également identifié un effet positif des températures du mois de février sur la croissance, toutefois cela n'était pas systématique ni très significatif. Ces auteurs mettent plutôt en avant la capacité du sapin à bien gérer les gels hivernaux notamment à travers une bonne résilience de la conductivité hydraulique à l'embolie hivernale (Cochard *et al.* 2001 in Cailleret et Davi 2010).

Débourrement

Les résultats sont liés au faible nombre d'individus échantillonnés ou alors à une réponse

différente de la base du tronc (point d'échantillonnage de Cailleret et Davi 2010) par rapport à des parties du tronc plus hautes et donc potentiellement plus plastiques aux conditions climatiques.

La pluviométrie au moment du débourrement agit favorablement sur la longueur des PA des axes plagiotropes. La pluviométrie et la température du débourrement de l'année précédente agissent à la fois sur la longueur des PA mais également sur la largeur des cernes. Taugourdeau *et al.* (2011) ont mis en évidence l'effet de la température au moment du débourrement précédent comme quelque chose de déterminant pour la longueur de la PA chez les Noyers, cela a été interprété comme un effet du climat sur l'organogénèse de la PA qui a lieu un an avant l'allongement (*i.e.* préformation des Pa dans le bourgeon hivernal).

Période de croissance

Seule la croissance secondaire est influencée par le climat durant la période de croissance, que ce soit par la pluviométrie, effet positif, ou la température, effet négatif. Ces résultats sont cohérents avec ceux de Cailleret et Davi (2010), et correspondent à l'impact de l'aridité estivale sur la croissance secondaire. Le sapin étant particulièrement sensible à l'embolie estivale, conséquence d'une demande évaporative forte et d'une disponibilité en eau limitée, il ferme ses stomates dès que les risques de cavitation augmentent (Cailleret et Davi 2010).

ii. Variations entre stations

Effet de la station sur le développement de l'arbre

L'analyse des temps de séjour montre que les arbres de l'altitude intermédiaire se développent légèrement plus vite que les autres (2 ans de moins par phase en moyenne). On est donc loin d'une modification du développement architectural telle qu'ont pu l'observer Stecconi *et al.* (2010) sur *Nothofagus pumilio* dans les Andes.

Effet de la station sur les traits

L'ajout des effets stations dans les différents modèles d'analyse de la croissance montrent que les réponses sont plutôt cohérentes entre traits : la station N2 présente un effet négatif sur la largeur de cerne, le nombre de PV2 et la présence de sexualité femelle de manière significative et de manière non significative sur la longueur des PA (Figure VII-1). La croissance est moins forte à basse altitude, cela se retrouve notamment dans la longueur des PA des arbres adultes qui sont plus proches de 20-30 cm que des 30-40 cm des deux autres stations (Figure V-16). Les conditions de croissance y sont donc moins clémentes ce qui confirme les résultats de Cailleret et Davi (2010) sur un déplacement en altitude de l'optimum de croissance du sapin au Mont Ventoux.

Lien entre station et effet du climat

En plus des effets communs aux trois stations présentés plus haut, certains effets du climat ne ressortent que pour une ou deux stations. Cela arrivant souvent, seuls sont discutés ceux dont

la cohérence avec le gradient d'altitude apparaît clairement.

La croissance secondaire des arbres de N4 est moins dépendante des températures estivales que les autres stations. La station N4 étant la plus haute, elle présente des températures moins élevées, ce qui pourrait expliquer cette réponse plus faible, également mise en évidence par Cailleret et Davi (2010).

Les longueurs des PA du tronc de la station N4 sont très sensibles au manque de précipitation estivale de l'année précédente, cela peut s'expliquer par des propriétés édaphiques qui les rendent plus sensibles au manque d'eau, ajouté au fait que c'est la seule altitude où la température estivale ne serait pas un facteur limitant la croissance secondaire.

Les longueurs de PA du tronc des arbres de la station N2 sont moins sensibles aux températures hivernales, cela pourrait s'expliquer par le risque réduit de gel à cette altitude ou l'hiver est plus doux (Cailleret et Davi 2010).

Année précédente			Année de croissance		
Repos hivernal	Débourrement	Période de croissance	Repos hivernal	Débourrement	Période de croissance
T +	T+		T+(N3N4)		Longueur PA (tout confondu)
	P+	P+(N4)		P+	
	T+		T+		largeur Cerne
	P+				T-(N2N3) P+

Tableau VII-3: **Synthèse des effets à l'échelle saisonnière.** Ce tableau synthétise les résultats discutés dans cette partie. T : température ; P : Pluviométrie. Les signes + et – correspondent au type d'effet de la variable climatique. Lorsque les stations sont indiquées en parenthèse cela signifie que l'effet n'est pas vrai pour l'ensemble des stations.

iii. Pertinence de la modélisation par régression PLS

Bien que l'utilisation des régressions PLS ne soit pas classique dans les approches de dendrochronologie, les résultats sur la croissance secondaire sont assez cohérents avec ceux de Cailleret et Davi (2010) malgré le faible nombre d'individus mesurés dans la thèse (3 arbres par station). Pour les longueurs de PA, l'ensemble des individus mesurés a été utilisé, environ 40 arbres par station et potentiellement des dizaines de répétitions pour les axes plagiotropes, ce qui donne une certaine robustesse aux observations faites.

Toutefois, interpréter les effets qui ne sont pas communs aux trois stations reste délicat. Les sorties qui ne sont pas cohérentes avec des hypothèses biologiques en lien avec le gradient altitudinal (*i.e.* augmentation de la pluie et réduction de la température avec l'élévation) n'ont pas été interprétées. Il est possible qu'utiliser des variables climatiques plus synthétiques au niveau temporel (*e.g.* moyennes saisonnières) permette de réduire la fréquence des effets significatifs peu interprétables.

Le fait d'inclure jusqu'à deux ans de retard sur la réponse de l'arbre s'est avéré peu utile, une seule année de retard aurait suffi : des effets forts durant le débourrement de l'année précédente ont été identifiés (Tableau VII-3).

2. Cohérence et originalité des réponses de chaque trait

i. Croissance primaire

Les variables qui incluent la longueur des PA comme covariables du modèle mixte présentent très peu de corrélations avec les autres (Tableau VII-2). Cela signifie que ces variables varient de manière indépendante entre année les unes des autres, ou que la covariable longueur de la PA a absorbé la part de covariation entre les différents traits. Le nombre de PV2, qui n'inclut pas cette longueur de PA en covariable, présente lui des covariations inter-annelles marquées avec la longueur des PA du tronc.

On peut donc faire l'hypothèse que l'ensemble des variables de croissance primaire (longueur des PA, nombre de PV2, présence de sexualité et arrêt de croissance du méristème) covarient de manière identique entre années.

La covariation entre longueur des PA du tronc et longueur des PA des axes plagiotropes est confirmée par leur réponse comparable aux variables climatiques (Figure VII-7).

Dans le chapitre sur le développement du sapin, il a été montré comment la covariation des variables de croissance primaire pouvait être résumée par un effet taille modélisé dans le concept d'âge physiologique des méristèmes : la taille des PA permet de structurer une large part de la variabilité des traits de croissance primaire, notamment au cours du développement des axes (*i.e.* les gradients morphogénétiques).

Les résultats présentés ici montrent que cette covariation a toujours du sens à une échelle plus fine : les fluctuations inter-annuelles de croissance primaire (*e.g.* la longueur des PA du tronc et le nombre de PV2) autour des tendances associées aux gradients morphogénétique sont synchrones et suivent le même type de covariations qu'à l'échelle du développement.

Cela renforce donc l'idée que les traits de croissance primaire peuvent être regroupés au sein d'un même module variationnel (*sensu* Wagner *et al.* 2007). La variation de ces traits est coordonnée, cela limite la capacité de la plante à présenter des valeurs de trait optimales pour ces deux traits, l'optimum de ces deux traits ne sont pas liés (Wagner *et al.* 2007).

ii. Croissances primaire et secondaire

Bien qu'une certaine similarité de réponse aux variables climatiques soit visible entre les longueurs de PA et la croissance secondaire, en particulier aux conditions du printemps de l'année précédente (Tableau VII-3), cela ne se retrouve pas dans les corrélations entre les fluctuations

inter-annuelles (Tableau VII-2). Comme cela a été montré plus haut, la croissance secondaire est surtout dépendante du climat de l'année de croissance alors que la longueur de PA est surtout dépendante du climat de l'année précédente.

Ce décalage de réponse est confirmé par les corrélations entre la largeur de cerne d'une année et la longueur de la PA de l'année suivante (Figure VII-10). L'année 2003, marquée par une sécheresse estivale forte (Bréda *et al.* 2006; Cailleret et Davi 2010) est associée à un cerne 2003 petit et à une PA 2004 courte (Figure VII-4). La PA étant allongée au début de la période de végétation, sa longueur est déterminée vers le mois de Juin, c'est donc normal que la longueur des PA soit surtout sensible aux conditions de l'année précédente alors que la croissance secondaire a lieu jusqu'en octobre-novembre (données non présentées issues des arbres abattus). Thabeet *et al.* (2009) ont également observé ce décalage en terme de réponse au climat sur *Pinus sylvestris*.

La covariation avec un décalage de un an entre la largeur des cernes et la longueur des PA peut s'expliquer par : (i) la relation de causalité : la largeur de cerne donne une indication de l'assimilation de la plante et donc des réserves disponibles pour l'allongement (Bréda *et al.* 2006) ; (ii) origine commune : comme sur le noyer (Taugourdeau *et al.* 2011), il est possible que le climat au moment de la mise en place du bourgeon conditionne en partie la longueur de la PA correspondante et que ce même climat agisse sur la croissance secondaire en cours.

La réponse sur la longueur de la PA présente un décalage d'un an. Comme discuté par Valladares *et al.* (2007) ces délais dans la réponse plastique peuvent être à l'origine de réponses mal-adaptatives. Le fait qu'une année présente une pluviométrie favorable ne suppose pas que ce soit également le cas de la suivante, la surface foliaire supplémentaire mise en place suite à cette année favorable peut s'avérer handicapante. Ces variations de croissance sont assimilées à des réponses passives, c'est plutôt leur fixité qui est adaptative (i.e. canalisation, Valladares *et al.* 2002).

iii. Réponse plastique des arbres au climat, quelles approches ?

Historiquement, la croissance secondaire est le trait le plus utilisé pour étudier la réponse des arbres au climat (Schweingruber 1996). À tel point que la croissance secondaire est souvent utilisée pour estimer le paléoclimat (LaMarche 1974). Comme cela a été montré dans les résultats, la croissance secondaire présente une réponse plutôt homogène entre stations (Figure VII-4) et une réponse au climat marquée et assez clairement définie dans le temps (Figure VII-8).

Les résultats montrent que la croissance primaire est affectée par les fluctuations du climat. Il est donc pertinent d'étudier la plasticité des arbres au climat en étudiant les traits de croissance primaire (Thabeet *et al.* 2009; Girard *et al.* 2011). Ces approches complémentaires sont d'autant plus pertinentes dans une problématique d'estimation de la séquestration de carbone par les

arbres, en effet (Cienciala *et al.* 2006) ont montré que l'ajout de traits complémentaires au diamètre de l'arbre améliorent les capacités d'estimation du carbone séquestré.

D'autres études complémentaires sont nécessaires pour identifier les traits de croissance primaire les plus simples et pertinents à mesurer (*e.g.* le nombre de PV2 peut se faire à la jumelle).

3. Plasticité de la longueur de pousses annuelles en lien avec les gradients morphogénétiques

i. Une réponse dépendant de la taille

Dans la littérature, l'augmentation de la réponse au climat de la longueur des PA avec le développement de l'arbre a été mise en évidence (Heuret *et al.* 2000; Chaubert-Pereira *et al.* 2009; Taugourdeau *et al.* 2011). Les résultats sur le sapin vont dans le même sens (Figure VII-6). Toutefois, les résultats mettent en avant que cette réponse augmente linéairement avec la taille moyenne des PA. Une fois les longueurs de PA normalisées par rapport à leur phase de croissance, cet effet proportionnel disparaît. Bien que cela n'ait pas été étudié directement dans les articles cités plus haut, il est néanmoins intéressant de noter que l'augmentation de la réponse identifiée augmente conjointement avec les dimensions des PA. Cela signifie à la fois que l'ensemble de l'arbre réagit de manière homogène (*i.e.* intégrée) au climat mais que mesurer un nombre réduit d'axes et d'arbres permet d'estimer la réponse de l'ensemble du peuplement.

Ces résultats sont renforcés par l'approche explicite (PLS sur les résidus du développement) où, à l'exception des PA du tronc de la première phase de croissance, toutes les PA réagissent plus ou moins aux mêmes variables climatiques (Figure VII-6). La réponse plus faible des petites PA du tronc pourrait s'expliquer par leur longueur très réduite (env. 1 cm) où la précision de mesure (0,5 cm) devient faible.

ii. Variations entre le tronc et les axes plagiotropes

Les résultats de la Figure VII-7 montrent que les PA du tronc sont plus plastiques au climat, à longueur équivalente, que les PA des axes plagiotropes : l'écart-type des fluctuations inter-annuelles synchrones est deux fois plus élevé pour les PA du tronc (Figure VII-5). Bien que cela n'ait pas été étudié, il semblerait que les PA du tronc ne s'allongent pas tout à fait en même temps que les PV2 (Sabatier pers. comm.). Cela pourrait se traduire par une réponse différente aux conditions climatiques (peu visible sur les approches en climat explicite). Cela pourrait traduire des modifications de la stratégie d'allocation de l'arbre en fonction des conditions environnementales : la dominance apicale du tronc étant réduite en conditions défavorables.

Bien que ces résultats soient difficilement interprétables avec le concept d'âge physiologique *s.l.*, la dominance apicale augmente quand les PA du tronc augmentent de longueur, ce qui est cohérent avec les résultats du chapitre sur le développement.

iii. Effet de l'altitude sur le développement

Les résultats du Tableau VII-1 montrent que les arbres de l'altitude N3 se développent légèrement plus vite que les autres, le retard des arbres de N2 peut s'expliquer par leur croissance moindre (Figure VII-1). Pour les arbres de N4, aucune explication claire n'a été trouvée, si ce n'est le décalage entre les temps de séjour qui peuvent concerner une période relativement ancienne alors que l'étude des variables morphologiques se focalise principalement sur les 15 dernières années.

À la différence de Stecconi *et al.* (2010) sur *Nothofagus pumilio*, l'effet de l'altitude sur l'architecture est peu visible et pas forcément linéaire, malgré un gradient altitudinal comparable (200 m vs. 400 m pour *Nothofagus*). Il est possible que les facteurs liés à ces gradients soit différents entre les Andes et le Mont Ventoux.

Chapitre VIII : Retour sur les méthodes mises en œuvre

Partie I. Choix de l'espèce

Le sapin a été choisi car il était en limite sud d'aire de répartition au Mont Ventoux et car c'est un modèle architectural de Massart fréquent chez les gymnospermes (Edelin 1977) mais peu étudié en architecture quantitative .

D'un point de vue architectural, les sapins pectinés du Mont Ventoux présentent des caractéristiques comparables aux résultats de Demers (1994) sur *Abies balsamea* : le sapin pectiné présente cinq catégories d'axes: une catégorie d'axe orthotrope (le tronc) et quatre plagiotropes.

Parmi les axes plagiotropes, les principales variations morphologiques sont indexées sur la vigueur des PA mises en place : les plus vigoureuses peuvent porter de la sexualité femelle et être ramifiées alors que les moins vigoureuses peuvent porter de la sexualité mâle et ne pas être ramifiées. L'ensemble de ces caractéristiques permet d'affirmer que le saut de différenciation associé à la ramification est fort pour le tronc et plus faible entre plagiotropes.

Les résultats de l'approche quantitative ont permis de montrer que l'architecture du sapin pectiné présentait de fortes similarités avec les autres espèces de conifères où des approches quantitatives ont été réalisées (Coudurier *et al.* 1995; Heuret *et al.* 2006).

La lecture rétrospective de la croissance s'est avérée bien adaptée au sapin pectiné : la quantité et la pérennité des axes mis en place permettent de dater la quasi totalité des PA, grâce à la pérennité des marqueurs de croissance.

Partie II. Protocole d'échantillonnage et de mesure (Ventoux)

Le travail réalisé sur le dispositif d'Aix-Les-Milles n'est pas discuté ici du fait d'un protocole d'échantillonnage très simple, exhaustif à l'échelle individuelle et adapté aux questions traitées.

1. Échantillonnage des individus

Étude du développement

Différentes classes de hauteur d'arbres ont été mesurées avec des effectifs par classe inversement proportionnels à leur complexité. Ce mode d'échantillonnage ciblé s'est avéré pertinent afin de caractériser le développement du sapin. Il aurait néanmoins pu être intéressant d'inclure un ou deux arbres âgés afin de valider certaines hypothèses transposées de la littérature.

Étude de l'effet de l'environnement lumineux

Le fait d'avoir échantillonné les arbres de différentes classes de taille de manière orthogonale au gradient d'environnement lumineux a permis de limiter les biais qui auraient pu être introduit par une corrélation entre l'environnement lumineux et le développement de l'arbre. Toutefois, la difficulté à trouver des sapins mesurables (*i.e.* peu traumatisés) poussant dans des conditions très fermées (inférieures à 7% d'ouverture de canopée) ou très ouvertes (supérieures à 50% d'ouverture de canopée), limite un peu la généralisation des résultats obtenus.

Il est également important de noter que l'hypothèse a été faite que la variabilité génétique n'était pas structurée par la variabilité de l'environnement lumineux (*i.e.* absence d'adaptation locale) sans que cette hypothèse n'ait été testée.

Étude de l'effet de l'altitude

La répartition altitudinale du sapin au Mont Ventoux est de 500 m (entre 1000 et 1500 m), toutefois pour des raisons d'effectifs par classe de taille, la gamme d'altitude travaillée est de seulement 200 m (1150-1350 m). Il aurait certainement été plus pertinent de découpler l'étude du gradient altitudinal de celui du développement. L'analyse du développement et de la plasticité en réponse à l'environnement lumineux aurait pu être réalisée à une seule altitude. Les résultats de cette approche menant à des mesures simplifiées qui auraient pu être réalisées le long d'un gradient altitudinal continu couvrant l'ensemble de la répartition du sapin au Ventoux.

Comme pour l'environnement lumineux, l'absence de génotypage des arbres ne permet pas de faire la part de la variabilité phénotypique observée directement liée à l'environnement ou liée à la variabilité génétique (*i.e.* adaptation locale).

Étude de l'effet du climat

Cette approche a pu facilement être menée car l'échantillonnage nécessaire pour étudier le développement de l'arbre est également pertinent pour le climat. Seules les mesures de cernes ont été menées sur peu d'individus (9 arbres) mais avec beaucoup de répétition, toutefois une approche à plus large échelle a déjà été menée (Cailleret et Davi 2010).

2. Échantillonnage des axes

Selon la complexité des arbres, différents protocoles d'échantillonnage ont été employés. Ceux-ci se sont inspirés de précédentes études notamment sur les pins et des hypothèses de transitions progressives des propriétés morphologiques. La principale difficulté de ces protocoles c'est que les mêmes données sont utilisées pour répondre à un large panel de questions, il est donc difficile de trouver le bon compromis temps/quantité.

La principale limite des protocoles employés durant la thèse c'est l'absence de redondance sur la mesure des différentes branches d'un pseudo-verticille : seul le diamètre à la base de l'axe a été pris de manière exhaustive pour pouvoir situer l'axe mesuré parmi son pseudo-verticille. Ces

données n'ont pas été exploitées mais pourraient servir à estimer les dimensions de l'ensemble de l'arbre.

Dans le futur, il serait très pertinent de pouvoir mesurer exhaustivement quelques arbres d'architecture variée, et de simuler différents protocoles d'échantillonnages afin d'identifier les rapports coûts/bénéfices de chaque protocole au regard de la question posée (réponse au climat, modélisation HSMC, modélisation AmapSim ...).

3. Mesures architecturales

La longueur de PA, le nombre d'axes pseudo-verticillaires, inter-verticillaires, différés et la présence de sexualité ont été notés pour chaque PA mesurée, le diamètre externe a également été mesuré pour les PA de l'année et les premières PA de chaque axe. À l'exception des diamètres à la base des axes (non analysés), l'ensemble de ces mesures se sont révélées pertinentes et utile à la thèse.

Des mesures anatomiques auraient permis de mieux caractériser la forme des PA, en effet l'hypothèse de corrélation entre la longueur et le diamètre s'avère être une hypothèse insuffisante (cf. concept d'efficacité physiologique des méristèmes). Comme cela a été discuté, ces mesures permettent de mieux caractériser l'expression de la sexualité mâle et femelle.

4. Mesures de l'environnement

Les estimations de l'environnement lumineux à l'aide des photos hémisphériques se sont révélées pertinentes. Le fait de travailler en montagne augmente la période de la journée où la photo peut être faite sans problème.

Bien que complexe d'un point de vue logistique, il serait intéressant de répéter ces mesures sur plusieurs saisons et années, afin d'estimer la variabilité temporelle de l'environnement lumineux.

Partie III. Analyses de l'architecture

L'une des difficultés des approches quantitatives en architecture, c'est d'avoir des méthodes d'analyses qui permettent de gérer le caractère longitudinal et spatialement structuré des données.

Dans cette thèse plusieurs approches ont été utilisées :

Classification non supervisée des trajectoires : cette méthode s'est révélée pertinente pour identifier les différentes trajectoires de croissance. Cela permet de classifier de manière objective l'ensemble des trajectoires, tout en facilitant leur caractérisation grâce aux courbes moyennes par classe qui gomme les fluctuations inter-annuelles. En travaillant sur des sous-jeux de données, il a été possible de réaliser la classification sur des critères de formes de trajectoire et non plus uniquement de taille. Il serait intéressant de tester d'autres pré-traitements pour confirmer son

usage pour l'étude de formes de trajectoires.

Régressions multiples : Cette méthode statistique est couramment utilisée en analyse de données, toutefois cela ne permet pas de prendre explicitement en compte le côté longitudinal ni le côté structuré. Pour pallier cela, des covariables d'architecture ont été utilisées : hauteur dans l'arbre, position le long de l'axe, ordre de ramification, type d'axe et longueur de la PA portant l'axe.

Analyse en composantes principales. Cette méthode permet d'identifier les variables qui covarient ensemble, cela s'est notamment révélé pertinent pour décrire la plasticité des sapins de Aix-Les-Milles.

Semi-chaînes de Markov caché (HSMC), ces modèles ont été utilisés pour caractériser et discrétiser le développement (Guédon *et al.* 2007b). Ils se sont également révélés pertinents dans le cadre des mesures sur le sapin. Les sorties du modèle ont pu être utilisées ensuite pour (i) soustraire l'effet développement des mesures ; (ii) traiter séparément les différentes phases de croissance ; (iii) identifier les relations de ramification entre phases de croissance. Le fait d'utiliser un seul modèle pour l'ensemble des axes plagiotropes a montré ses limites quant à l'estimation des temps de séjour, des variations entre ordre de ramification ayant été identifiés.

Il est important de faire remarquer que la plupart de ces méthodes ont rarement été utilisées sur des données issues de mesures rétrospectives de l'architecture. Elles se sont pourtant révélées pertinentes et complémentaires des modèles HSMC plus classiquement utilisés.

C'est l'une des premières fois où les sorties des modèles HSMC sont réutilisés dans d'autres analyses que ce soit pour modéliser les relations de ramifications ou la réponse de l'arbre à son environnement.

Il serait intéressant d'essayer des méthodes statistiques empruntées à l'analyse de cernes (courbes régionales et modèles auto-régressif par exemple) afin d'en identifier la pertinence pour des mesures d'architecture.

Partie IV. Analyses du lien avec l'environnement

1. *Ex-situ, simulation de l'interception lumineuse*

La reconstruction tridimensionnelle des sapins de Aix-Les-Milles a permis d'étudier la quantité de lumière et l'efficacité d'interception de chaque arbre. À moins de posséder autant de capteurs que d'aiguilles de sapins (plusieurs milliers), il est impossible d'obtenir ce type d'information autrement qu'avec une reconstruction 3D et une simulation de l'interception lumineuse. Cette méthode est donc particulièrement intéressante pour quantifier l'incidence fonctionnelle de l'architecture. Les perspectives liées à ce travail ont été présentées à la suite des résultats à ce propos (Chapitre VI :Partie II.).

Les limites de cette approche se situent surtout sur le réalisme de la reconstruction 3D réalisée, la part relative de mesures et de modélisation pouvant avoir une certaine importance.

2. In Situ, analyse de l'effet de l'environnement lumineux et de l'altitude

Ces deux facteurs sont discutés ensemble car ils correspondent tous deux à une approche transversale, à la différence du climat qui est une approche longitudinale (cf. point suivant). Le fait de travailler ces facteurs de manière transversale suppose de travailler sur des individus (*i.e.* génotype) différents entre les différentes modalités de ces facteurs. La variabilité phénotypique observée en lien avec ces modalités ne peut donc pas être uniquement attribuée à de la plasticité mais également à de la variabilité génétique entre individus. Toutefois, il a été montré, sur d'autres espèces d'arbres, que la réponse plastique prend généralement le pas sur la variabilité génétique lorsqu'on travaille sur des individus appartenant à une même population (Baquedano *et al.* 2008; Bresson *et al.* 2011).

L'échelle spatiale de variation de l'environnement lumineux étant plus petite que celle de l'altitude, on peut supposer que la part d'adaptation locale y est d'autant plus faible. Comme pour Bresson *et al.* (2011), la part d'adaptation locale dans la variabilité observée nécessite la mise en place de transplantations croisées et de plantations comparatives. Ce qui a été initié en 2010 au Mont Ventoux pour ce qui est de l'effet altitude.

3. In Situ, analyse de l'effet du climat

Les données climatiques ont l'avantage, par rapport à l'estimation de l'environnement lumineux, d'être disponibles sur plusieurs années. Par contre, la quantité de données et leur forte corrélation rend leur manipulation difficile. Les régressions PLS se sont révélées pertinentes pour identifier les effets récurrents. Toutefois, de nombreux effets identifiés comme récurrents divergeaient beaucoup entre altitudes ou phases de croissance, ce qui laisse penser que la méthode de rejet basée sur du jackknife n'est pas assez stricte. Les résultats présentés ici sont donc surtout exploratoires et permettent de mettre en place des approches de modélisation avec un meilleur pouvoir prédictif. Les régressions PLS sont également associées à un certain nombre de méthodes plus ou moins complexes (sélection automatiques des co-variables, ...) qui mériteraient d'être prospectées.

L'utilisation de données mensuelles a été choisie par facilité, il serait donc pertinent de travailler ces variables de manière plus biologique, par exemple en utilisant les degrés-jours pour la température (Guan *et al.* 2009) et le bilan hydrique pour les précipitations.

Enfin, l'utilisation des effets aléatoires pour capter de manière implicite les fluctuations inter-annuelles synchrones s'est avérée particulièrement efficace et semble une méthode relativement simple pour explorer la réponse des plantes pérennes au climat, y compris en l'absence de

données météorologiques. Ce qui confirme les résultats de Chaubert-Pereira (2008).

Chapitre IX : Discussion générale

Partie I. L'approche quantitative en architecture des plantes

Historiquement, l'architecture s'est d'abord basée sur une approche essentiellement qualitative qui a permis la mise en évidence des concepts de modèle architectural, de réitération, de catégorie d'axe, de spécialisation des axes et d'unité architecturale (Barthélémy et Caraglio 2007, pour synthèse)

Les approches quantitatives ont surtout été développées en lien avec la modélisation et la simulation du développement des plantes. Ces approches ont mené aux concepts de gradient morphogénétique et d'âge physiologique *s.l.*, qui ont ensuite servi de base pour d'autres approches quantitatives comme la présente thèse.

1. Décomposition des phénomènes sous-jacents à l'âge physiologique s.l.

Dans la discussion du chapitre sur le développement, il a été proposé de décomposer les phénomènes à l'origine des tendances observées en trois parties : (1) les gradients le long des axes : effet de base et dérive ; (2) la ramification et (3) le transfert de vigueur à ce méristème latéral sachant son positionnement au sein de la PA. Caraglio (1985) distinguait de son côté les processus de croissance et de ramification, ce dernier incluant (2) et (3).

Il semble néanmoins pertinent de les regrouper en fonction des processus qui en sont à l'origine :

1. les gradients le long des axes sont typiquement liés au fonctionnement de l'arbre, organogénèse, allongement, conduction ...
2. le processus de ramification peut être caractérisé par un seuil d'expression de ces gradients de fonctionnement, ce seuil correspond à l'activation d'une cascade de régulation génétique et hormonale entraînant le processus de ramification (Ongaro et Leyser 2008).
3. le transfert de vigueur aux PA portées est certainement un mélange entre du fonctionnement, la taille étant issue du fonctionnement, et de la régulation génétique pour la structuration de la vigueur des axes latéraux le long de la PA porteuse.

Cette décomposition des causalités pose la question de la part de fonctionnement et de régulation génétique qui régissent le développement architectural des plantes, Cela pourrait être étudié via la plasticité pour le fonctionnement et la variabilité génétique pour la régulation.

2. Âge et efficacité physiologique, une vision proximale de l'architecture

Âge physiologique des méristèmes s.s.

Comme cela a été montré dans le premier chapitre, le concept d'âge physiologique s.s. (Barthélémy *et al.* 1997) s'est révélé pertinent pour caractériser la plupart des phénomènes observés chez le sapin : effet de base, dérive, relations porteur/portés, intercalation, ...

Les résultats ont montré que l'âge physiologique s.s. modélise principalement les relations de taille entre PA : l'effet de base correspond à un accroissement des dimensions le long de l'axe (généralement le tronc), la dérive, à une réduction des dimensions le long de l'axe et la ramification, à une réduction des dimensions entre le porteur et le porté.

Ces relations incluent les traits morphologiques dont l'expression est liée à la taille : nombre et type d'axes latéraux et expression de la sexualité.

Cette représentation de l'arbre caractérise donc les propriétés des PA comme dépendant uniquement de la PA qui les précède, et ce de manière différente selon le type de relation : succession ou ramification.

On passe donc d'une vision de la forme des arbres expliquée par une hiérarchisation d'axes liée à la différenciation des axes, à une vision de la forme de l'arbre comme l'émergence de processus à l'échelle de la PA : les propriétés des PA étant causées par des considérations très proximales⁷ également à cette échelle.

L'identification de cet effet taille permet donc de structurer et prédire une grande partie du développement architectural de l'arbre à partir des PA, d'où son usage en modélisation de l'architecture (Barczi *et al.* 2008).

Efficiences physiologiques des méristèmes

Les résultats de la thèse ont montré que la taille d'une PA ne permet d'expliquer qu'une part de la taille de la PA portée/suivante : la réduction de taille dépend à la fois de la PA d'origine mais également de la position architecturale de celle-ci. Ces résultats remettent donc en cause la causalité proximale des dimensions des PA.

Cette thèse montre que la causalité proximale des dimensions des PA peut être conservée en relâchant l'hypothèse de covariation parfaite associée au concept d'âge physiologique s.s. : des PA de même longueur présentent des diamètres primaires différents selon leur position dans l'architecture. L'âge physiologique s.l. peut donc être modélisé de manière plus fine à l'aide d'une dimension supplémentaire : l'efficiences physiologiques des méristèmes qui se traduit d'un point de vue morphologique par la forme de la PA (relation longueur /diamètre).

A travers cette seconde dimension, la maturation des pousses courtes du hêtre devient cohérente avec la notion d'âge physiologique s.l..

⁷ On ne s'intéresse ici qu'aux processus endogènes, l'effet de l'environnement sur les PA étant souvent une cause distale.

Ces variations de formes sont certainement à l'origine des variations des relations de dimension : Pour une PA de taille donnée, si son efficacité physiologique est faible (*i.e.* diamètre faible au regard de la longueur), la PA suivante et les PA portées seront plus petites. Cela explique notamment les différentes formes de trajectoires de croissance observées.

Les seuils d'expressions pourraient alors dépendre d'une combinaison de seuils de taille et d'efficacité de PA. Ceci permet d'expliquer l'absence de sexualité mâle sur les catégories d'axes périphériques chez l'arbre jeune : ces PA ne présentent pas une efficacité suffisante.

Limites

L'ensemble des mesures de diamètre ayant été faites sur des PA de la même année, l'implication de l'efficacité de la PA sur l'architecture n'a pu être estimée que qualitativement. Il serait donc très pertinent de compléter ces mesures par de la lecture rétrospective du diamètre primaire, afin de quantifier le rôle respectif de l'âge physiologique *s.s.* (*i.e.* effet taille) et l'efficacité physiologique (*i.e.* effet forme) dans la transmission de ces deux propriétés.

La direction de croissance des axes est un trait morphologique clé qui semble être très partiellement lié à la taille ou l'efficacité de la PA précédente. En effet, en cas de mort d'apex sur le tronc, des branches vigoureuses peuvent se redresser, en 2-3 ans, et remplacer le tronc. En l'absence de branches vigoureuses, des axes différenciés orthotropes se développent sur une PA du tronc, le plus vigoureux devenant par la suite le tronc. L'orthotropie est donc régie, au moins en partie, par une causalité distale (*i.e.* présence/absence d'un apex vivant sur le tronc) probablement sous contrôle hormonal (Veierskov *et al.* 2007). Il n'y a pas donc pas que des causes endogènes proximales à l'architecture, les causes exogènes étant traitées dans les parties sur la plasticité.

Partie II. Apport de l'approche architecturale à l'étude de la variabilité phénotypique

1. Effet de la valeur moyenne sur la variabilité

La réponse du LMA à l'environnement lumineux augmente avec le développement de l'arbre et donc avec le LMA moyen (Chapitre VI :Partie I. 2. ii.).

La réponse des longueurs des PA est proportionnelle à leur taille moyenne (Chapitre VII :Partie III. 3. i.).

L'amplitude de la réponse est donc proportionnelle à la moyenne (*i.e.* effet multiplicatif). Selon le type de questionnement, il peut donc être pertinent de passer les traits en relatif ou non :

- Travailler en absolu a du sens si on s'intéresse aux conséquences quantitatives de l'effet de l'environnement : par exemple, la séquestration de carbone durant une année pluvieuse.
- Travailler en relatif permet de relativiser l'importance de la réponse observée : une

variation de 2 m n'a pas la même incidence sur un arbre de 30 m ou un arbuste de 3 m. C'est pour ces raisons que les indices de plasticité sont en relatifs (Valladares *et al.* Annexe 16.).

Les résultats sur le climat montrent que travailler en relatif semble pertinent pour les traits morphologiques : leurs réponses étant plutôt homogènes au cours du développement de l'arbre et au sein de la structure. Il est donc possible d'estimer en relatif la réponse de l'ensemble de l'arbre en n'en mesurant qu'une partie, passer en absolu nécessitant de connaître la quantité de chaque taille de PA de l'arbre.

2. Amélioration des protocoles de mesures des traits fonctionnels

Comme cela a été discuté dans Taugourdeau *et al.* (Annexe 18.), la forte structuration du LMA en fonction du développement de l'arbre et de la structure de la PA, est un résultat important pour la réalisation de protocole d'échantillonnage des feuilles. L'architecture représente une part importante de la variabilité intra-individuelle de ce trait fonctionnel, ce qui est gênant pour des études à large échelle. Cette variabilité peut être maîtrisée, soit par un protocole d'échantillonnage adapté, soit par la notation de la position des feuilles dans la structure de l'arbre.

L'interprétation des conséquences des variations des traits foliaires, suppose d'être capable d'estimer les variations d'architecture qui y sont associées.

Partie III. Variabilité phénotypique, plasticité phénotypique, architecture et plasticité architecturale

1. Traits architecturaux et architecturé

Dans cette thèse différents traits ont été exploités en lien avec l'environnement, et ce, à différentes échelles d'observation :

- Métamère : la masse surfacique et surface moyenne des aiguilles (Annexe 18.)
- PA : investissement relatif dans les feuilles, longueur, nombre d'axes latéraux, présence de sexualité, arrêt du méristème, ...
- Système ramifié : dominance apicale
- Plante : succession des phases de croissance, largeur de cernes

De ces différents traits, il est ressorti qu'un trait peut renseigner sur la présence (*e.g.* sexualité), la taille (*e.g.* surface foliaire et longueur de PA), sur la stratégie d'allocation (*e.g.* LMA, investissement relatif dans les feuilles et dominance apicale) et la cinétique (*e.g.* temps de développement de l'arbre). Un point important est que les mesures aux échelles intra-individuelles sont positionnées d'un point de vue architectural dans l'arbre (type d'axe, ordre de ramification, développement de l'arbre ...), alors que les mesures à l'échelle individuelle renseignent sur le

développement, l'ensemble de ces traits étant mesurés *a posteriori* sur plusieurs années.

Un trait architectural correspond donc à un trait renseignant sur la forme (e.g. la taille), la structure ou l'ontogénie de la plante (cf. le titre de Barthélémy & Caraglio, 2007). **Tandis qu'un trait architecturé correspond à un trait mesuré à des échelles intra-individuelles en prenant en considération l'architecture pour le choix des points de mesure.**

Comme cela a été abondamment présenté précédemment, ces traits sont souvent fortement corrélés les uns aux autres y compris entre échelles d'observation (e.g. le LMA et le développement de l'arbre). Par ailleurs, les approches multi-traits présentent l'avantage de pouvoir identifier des relations de causalité dans les phénomènes observés.

2. Plasticité du développement architectural

Comme cela a été montré par Weiner (2004), la plasticité du développement peut induire la plasticité de nombreux traits. Dans ce contexte, il ne faut pas chercher les causes et conséquences de la plasticité de chaque trait individuellement, mais plutôt identifier la part liée à la plasticité du développement (ou plasticité apparente) comme un tout. Ce sont les traits qui s'écartent des covariations attendues qui présentent un intérêt à être étudiés individuellement.

L'utilisation de l'architecture, comme un moyen d'apprécier le développement des arbres, a montré que les arbres sont capables de moduler leur développement architectural en réponse à des conditions lumineuses contraignantes. L'expression de la réitération qui est un indicateur du développement de la cime se fait plus tard dans des conditions fermées (Nicolini et Caraglio 1994; Sabatier 1999).

Taugourdeau *et al.* (2011) ont montré que la première ramification chez de jeunes noyers pouvait être reportée de plusieurs dizaines d'années si l'environnement lumineux n'était pas favorable. L'environnement lumineux peut complètement empêcher le développement architectural de l'individu, on parlera alors de phase d'attente (Barthélémy *et al.* 2010) ou période de suppression (Wright *et al.* 2000). Cela signifie que le développement de l'arbre ne progressera qu'en présence d'une modification bénéfique de l'environnement.

De Sabatier (1999) et Taugourdeau *et al.* (2011) sur le noyer, on peut déduire que le passage d'une ontogénie bloquée (phase d'attente) à une ontogénie ralentie est fonction de l'environnement lumineux et de la phase de croissance considérée : la disponibilité de la lumière nécessaire étant plus élevée pour la fourchaison que la ramification. (Nicolini *et al.* 2000) arrivent au même type de conclusion sur de jeunes chênes sessiles.

Les résultats sur le sapin montrent que la réponse de l'arbre à l'ombrage passe principalement par un ralentissement de la trajectoire de croissance de l'arbre, voir un blocage en conditions très limitantes, ce qui est cohérent avec les travaux sur le noyer et le chêne sessile.

Cette plasticité du développement a été identifiée à travers la réponse cohérente des

différents traits architecturaux étudiés. C'est le même type de réponse qui a été observé sur les sapins du dispositif de Aix-Les-Milles au niveau de la compétition intra-caisse.

Ces résultats vont dans le sens d'autres approches quantitatives (Yagi 2009; Charles-Dominique *et al.* 2010; Taugourdeau *et al.* 2011) qui ont montré qu'à l'échelle de la PA (ou du module pour Charles-Dominique), l'environnement lumineux modifiait le parcours de la trajectoire de croissance mais sans en modifier les propriétés : les structures de covariations sont conservées (*i.e.* aucune plasticité réelle n'est observée à l'échelle de la PA) ; la position de blocage dans la trajectoire dépend du gradient environnemental et du tempérament de l'espèce (Nicolini *et al.* 2000; Yagi 2009; Taugourdeau *et al.* 2011).

L'ensemble des traits étudiés varient au cours du développement de l'arbre, ne pas prendre en compte la plasticité du développement aurait fortement limité la compréhension de la réponse plastique de l'arbre.

Bien que cette plasticité du développement soit de la plasticité passive, la croissance étant limitée par le manque de carbone, elle est certainement adaptative. Les stades juvéniles sont caractérisés par une architecture « foliarisée » qui est très efficace pour gérer l'ombrage : dominance apicale et LMA faibles et allocation relative aux feuilles élevée.

La plasticité de la trajectoire de développement des axes plagiotropes n'a pu être étudiée car les effets endogènes sont uniquement caractérisés qualitativement (*i.e.* forme de la dérive) et l'environnement local de l'axe non estimé. Il aurait toutefois été intéressant de tester si le concept de plasticité du développement est également valable à l'échelle d'axes autres que le tronc, ce dernier se confondant avec le développement de l'arbre.

Ces résultats confirment la manière dont Barthélémy et Caraglio (2007) voient le lien entre âge physiologique s.s. et plasticité du développement. (Figure IX-1).

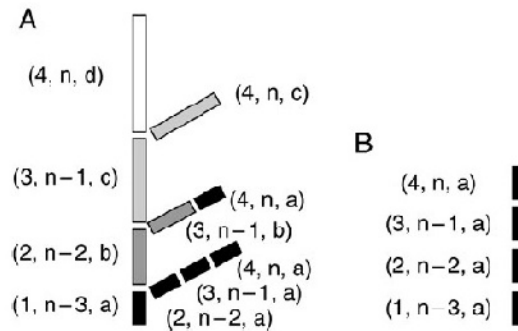


FIG. 33. Diagrammatic representation of a theoretical plant whose elementary botanical entities produced by the meristems (for instance annual shoots, represented by rectangles) may encompass four different physiological ages (a–d). The ‘plant’ grows from seed in four steps (possible ontogenetic ages 1–4), each step corresponding to one year of growth ($n - 3$ to n). It is hypothetically represented as growing in ‘good’ environmental conditions (where the main stem expresses the four possible physiological ages successively and in relation to successive four ontogenetic ages and where branches fully express morphogenetic gradients as shown in Fig. 30; case ‘A’), or in suppressed condition (as for the growth of *Araucaria araucana* in Fig. 20; case ‘B’). Each entity is characterized by a trinomial – where the first element represents ontogenetic age (1–4), the second element represents calendar age ($n - 3$ to n) and the third element represents physiological age (a–d) – that allows us to understand the structure of each entity in the whole architecture of the plant (represented in A and B 4 years after germination).

Figure IX-1: Issus de Barthélémy et Caraglio 2007

3. L'interaction environnement x développement de l'arbre

Les études s'intéressant à la réponse plastique des arbres sont réalisées soit sur des plantules (Sack et Grubb 2002; Valladares *et al.* 2002; Robakowski *et al.* 2003) soit sur des arbres adultes (Schweingruber 1996; Bréda *et al.* 2006). Les plantules présentent l'intérêt de pouvoir être utilisées dans des dispositifs expérimentaux sur des durées courtes, ces approches permettant de conclure sur la capacité d'un même génotype à gérer différents environnements et de lier plasticité phénotypique et survie (Sanchez-Gomez *et al.* 2006c).

Tandis que travailler sur des arbres adultes nécessite de travailler *in situ* et rarement sur l'ensemble de l'arbre, les résultats obtenus peuvent être exportés à l'échelle du paysage (Davi *et al.* 2006).

Mediavilla et Escudero (2003) ont montré que la réponse plastique des plantules et des arbres adultes pouvait varier. Il apparaît donc important de considérer le développement de l'individu comme un facteur qui va moduler sa réponse plastique (Novoplansky 2002).

Coste *et al.* (2009), n'ont pas trouvé de différence de norme de réaction entre stade de développement architectural pour des traits foliaires en réponse à l'environnement lumineux. Ils montrent toutefois que les traits foliaires peuvent changer au cours du développement de l'arbre, ce qui justifie bien l'importance de considérer le développement comme un facteur de confusion possible lorsqu'on s'intéresse à la plasticité.

Pour la réponse au climat, il a été montré qu'elle dépendait de la phase de croissance : plus l'arbre est développé plus ses PA sont longues et répondent au climat (Heuret *et al.* 2000; Chaubert-Pereira *et al.* 2009; Taugourdeau *et al.* 2011).

Les résultats de la thèse confirment cela tout en proposant que cette conclusion soit surtout un effet taille et que passer en relatif gomme tout effet du développement de l'arbre sur sa réponse au climat.

L'effet de l'altitude sur le développement de l'arbre a été observé (développement plus rapide en N3) mais reste difficilement interprétable (cf. Chapitre VIII : Partie II. 1.).

4. Plasticité active de l'architecture

Dans le contexte de la plasticité phénotypique, l'architecture des arbres a surtout été utilisée comme une manière d'appréhender le développement de l'arbre. Ceci afin d'étudier le développement comme un trait de réponse de l'arbre mais également comme un état qui peut influencer la capacité de réponse d'autres traits (*i.e.* l'interaction environnement x développement), dans la perspective d'identifier la part de plasticité réelle ou apparente.

Au Mont Ventoux, seule l'allocation relative dans les feuilles a présenté des variations à l'environnement lumineux qui s'écartent de la plasticité du développement. Cette réponse est fortement structurée par l'architecture ce qui rend difficile son interprétation. La spécialisation fonctionnelle des axes serait exacerbée en situation ombrée.

Sur le dispositif d'Aix-Les-Milles, la réponse active à l'environnement lumineux était très claire, avec des formes d'arbres différentes entre les sapins ayant poussé à l'ombre portant quelques longues branches et les sapins ayant poussé à la lumière portant de nombreuses petites branches, notamment inter-verticillaires. Cette réponse active est liée à la modification du seuil d'expression de la ramification inter-verticillaire (Annexe 11.), l'augmentation du nombre d'apex entraînant la réduction des allocations à chacun.

Les approches de simulation ont montré que cette réponse était fonctionnellement adaptative sans toutefois améliorer la survie des arbres.

5. Plasticité architecturale

La plasticité architecturale correspond aux variations intra- et inter-organismes d'un ou plusieurs traits architecturaux ou architecturés induites par l'environnement pour un génotype donné.

Cela pouvant se faire dans une démarche, comme lors de cette thèse, où les sources de covariations endogènes sont identifiées dans un premier temps de manière à pouvoir faire la part de plasticité du développement et de ce qui s'en écarte. L'architecture apporte donc une grille de lecture de la manière dont les traits covarient au sein de la plante. Ce qui permet de faire la part de

la plasticité du développement ou plasticité apparente (*i.e.* modulation du développement par l'environnement) et la part de la plasticité réelle : la réponse qui sort de la séquence de développement habituelle de la plante (*e.g.* modification des covariations indépendantes de la trajectoire de développement).

L'approche multi-échelle de l'architecture permet d'envisager de mieux comprendre les relations de causalité entre traits : les variations à une échelle fine (*e.g.* modification du seuil d'expression de la ramification) expliquant ceux à une échelle plus large (*e.g.* forme de l'arbre).

Cette approche multi-échelle est également une difficulté, car les échelles de réponse de la plante dépendent fortement des échelles de variation du facteur de l'environnement en question : la mise en place d'une PA prenant quelques semaines, le cerne plusieurs mois et le développement de l'arbre plusieurs dizaines d'années. À l'échelle du développement de l'arbre, les fluctuations inter-annuelles sont masquées, alors que les fluctuations à plus basse fréquence comme l'ouverture du milieu, ou le changement climatique, sont visibles. Masqué ne veut pas dire absent : la longue durée de vie et le côté itératif du développement des arbres font qu'ils accumulent toute leur vie leurs réponses plastiques successives.

Pour résumer, la plasticité architecturale peut être vue comme un moyen d'intégrer la variabilité à différentes échelles d'observation afin d'en quantifier les conséquences mais également un moyen d'identifier les traits directement liés à l'environnement et ceux indirectement liés via les covariations.

Partie IV. Prédire les conséquences des changements climatiques

Il avait été choisi d'étudier la réponse des plantes au climat et à l'altitude afin d'identifier au mieux les conséquences des changements climatiques prédits.

1. Apport de l'étude du climat

L'étude du climat a permis de montrer que la largeur des cernes et la croissance en longueur pouvaient réagir de manière comparable à certaines fluctuations de l'environnement sans pour autant que leur réponse soit parfaitement synchrones.

Il en ressort que le sapin est sensible au froid hivernal et printanier et au déficit hydrique au printemps et en été. En l'état actuel, il n'est donc pas possible de prédire les conséquences du changement climatique sur la croissance du sapin, en effet l'augmentation de température au printemps a un effet positif alors que la sécheresse estivale a un effet négatif.

Taugourdeau *et al.* (2011) ont mis en évidence le même genre d'ambivalence sur la croissance en hauteur du noyer, ils ont pu montrer que, si les effets restent linéaires, l'effet positif du changement climatique sur la température printanière sera plus fort que l'effet négatif sur la

sécheresse estivale : en 2050, les PA de noyers feront 9 cm de plus que les PA actuellement.

Sur le sapin, ces conclusions quantitatives sont actuellement impossibles car les périodes climatiques commencent juste à être identifiées. Les approches utilisées dans la thèse ont surtout été exploratoires. Il est maintenant nécessaire de comprendre l'effet exact de ces périodes sur la croissance : par exemple, l'effet des températures de l'hiver peut très bien venir des conséquences de l'embolie hivernale liée au gel (Améglio *et al.* 2002), ou traduire une charge en neige plus forte voir même réduire la croissance racinaire hivernale (Zhun pers. comm.). De plus, les périodes d'organogénèse, d'allongement et de croissance cambiale ne sont pas encore parfaitement connues (travaux en cours).

Il apparaît donc aujourd'hui prématuré de modéliser la croissance du sapin en 2050 sans introduire de biais liés à une mauvaise identification des variables climatiques et périodes de l'année pertinentes, mais le travail de cette thèse ainsi que ceux de Cailleret & Davi (2010) en proposent une première sélection.

Enfin, l'approche d'exploration des relations à l'aide de la régression PLS a permis de mettre en évidence les effets récurrents plutôt que les conséquences des événements climatiques extrêmes comme la sécheresse 2003. Les données présentées dans Taugourdeau *et al.* (Annexe 17.) semblent indiquer que la croissance en longueur s'est réduite de 60% les années suivant cette sécheresse.

2. Apport du gradient altitudinal

Peu de variables d'architecture ont été identifiées comme variant entre altitudes, il ressort toutefois que les arbres de l'altitude la plus basse présentent une croissance réduite (PA plus courtes et cernes moins larges), ce qui semble indiquer que les conditions climatiques y sont moins favorables qu'aux autres altitudes (voir également Cailleret 2011). Comme pour l'environnement lumineux, cette croissance réduite se traduit au niveau du développement mais uniquement par rapport à l'altitude intermédiaire.

Les approches climatiques ont montré que l'effet du gradient altitudinal est notamment lié à un gradient de température : les arbres de l'altitude basse craignent moins le froid hivernal mais craignent plus les chaleurs estivales.

Il n'est toutefois pas exclu que les variations (ou leur absence) entre altitudes puissent être liées à un phénomène d'adaptation locale (Fallour-Rubio *et al.* 2009). Les résultats des transplantations croisées actuellement en cours sur les sapins du Ventoux permettront certainement de lever le voile sur cet aspect.

3. Avenir du sapin au mont Ventoux

Bien qu'une croissance plus faible ne signifie pas mort, il ressort néanmoins que les altitudes

les plus basses risquent d'être de plus en plus défavorables au sapin, sans qu'il soit possible de savoir si les altitudes plus hautes deviendront favorables. Pour cela, des études sur les conséquences exactes des températures hivernales et printanières sur la croissance sont nécessaires.

Conclusion et perspectives

Partie I. Conclusion

Dans le Chapitre II : Concepts et définitions, il a été montré que la réponse de la plante à son environnement, la plasticité phénotypique, pouvait être décomposée en plusieurs aspects. La plasticité du développement, ou plasticité apparente, correspond aux variations de la cinétique de développement induites par l'environnement. La part de la réponse qui est indépendante du développement (i.e. plasticité active) est supposée être adaptative.

Ce chapitre a également montré en quoi l'architecture des plantes offre un cadre pertinent pour caractériser la structure et le développement des arbres, l'étude du développement étant un préalable à l'étude de la plasticité.

Le Chapitre V : Le développement in situ du sapin a permis de caractériser la séquence de développement du sapin de la pousse annuelle à l'arbre entier. Le développement de l'arbre a été caractérisé par une succession ordonnée d'événements morphologiques, tandis que la dynamique de la structure a pu être résumé par l'évolution des propriétés des PA successives.

Cette caractérisation fine du développement architectural a ensuite permis d'étudier les variations des traits architecturaux (i.e. plasticité architecturale) liés à l'environnement lumineux (Chapitre VI : Variabilité phénotypique en lien avec l'environnement lumineux), l'altitude et le climat (Chapitre VII : Réponse plastique au climat et variabilité en lien avec l'altitude).

Pour l'environnement lumineux, la plasticité du développement et la plasticité active ont pu être mises en évidence. L'incidence de la réponse active sur la capacité d'interception lumineuse a été montrée grâce à la reconstruction 3D de l'architecture et la simulation de l'interception lumineuse.

Pour l'altitude et le climat, ce sont surtout des fluctuations inter-annuelles de croissance qui ont été identifiées, elles sont à la fois fonction de la taille et de l'architecture.

Bien que ces résultats ne permettent pas de conclure sur l'avenir du sapin en région méditerranéenne, ils montrent néanmoins que la quantification du développement architectural est une approche pertinente pour l'étude quantitative de la plasticité phénotypique, de ses origines et pour en prédire les conséquences.

Ce travail a été l'occasion de revisiter le concept d'âge physiologique *s.l.* en le décomposant en un effet taille, l'âge physiologique *s.s.*, et en un effet forme, l'efficacité physiologique. Il en ressort que mieux comprendre les gradients qui structurent les plantes, c'est aussi mieux prédire leur fonctionnement et leur plasticité.

Partie II. Perspectives

1. *Spécifiques*

Cette thèse ayant permis de caractériser le développement architectural du sapin, il est maintenant possible de s'en servir comme espèce modèle en architecture. En effet, le sapin présente quelques avantages pour les approches rétrospectives : facilité de datation liée à la simplicité des modes de croissance (pousse monocyclique à ramification différée d'un an), pérennité des structures mises en place que ce soit au niveau caulinaire ou foliaire et simplicité à modéliser la géométrie des aiguilles. La régularité de son développement architectural permet également la mise en place de protocoles simplifiés, par exemple l'échantillonnage du deuxième étage de branches (Annexe 18.).

De plus, le genre *Abies* présente une répartition mondiale avec des conditions climatiques assez contrastées, on en trouve de la Sibérie (*A. sibirica*) aux montagnes d'Amérique centrale (*A. guatemalensis*) en passant par le région méditerranéenne (*A. numidica*). Ce qui pourrait apporter des informations intéressantes sur le côté adaptatif de l'architecture en lien avec l'environnement.

L'approche espèce modèle va à l'encontre de la recherche de diversité souvent associée aux approches architecturales, mais l'approfondissement des connaissances doit aussi passer par l'utilisation de modèles biologiques.

2. *Générales*

Mieux comprendre l'architecture des plantes et son lien avec l'environnement peut se faire en considérant l'aspect modulaire des plantes et ses conséquences.

Dans un premier temps, ces modules doivent être étudiés, y compris à l'aide de l'expérimentation, afin de clairement identifier les contraintes qui y sont liées (fonctionnelles et génétique). Dans ce contexte, l'utilisation du concept d'âge physiologique des méristèmes *s.l.* et ses déclinaisons permettront certainement d'avoir un cadre d'intégration pertinent.

Il sera alors possible d'étudier les combinaisons de valeurs de traits qui sont à la fois possibles et optimales, la quantification fonctionnelle des traits architecturaux devenant possible (interception lumineuse, propriétés biomécaniques ...).

In fine cela permettra de mieux comprendre la diversité des formes des plantes, que ce soit entre espèces (évolution) ou entre individus (adaptation locale et plasticité).

Bibliographie

Abràmoff MD, Magalhaes PJ, Ram SJ. 2004. Image processing with ImageJ. *Biophotonics international* **11**: 36–43.

Agrawal AA. 2001. Phenotypic Plasticity in the Interactions and Evolution of Species. *Science* **294**: 321–326.

Alpert P, Simms EL. 2002. The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology* **16**: 285–297.

Améglio T, Bodet C, Lacoïnte A, Cochard H. 2002. Winter embolism, mechanisms of xylem hydraulic conductivity recovery and springtime growth patterns in walnut and peach trees. *Tree Physiology* **22**: 1211–1220.

Atger C. 1992. *Essai sur l'architecture racinaire des arbres, PhD thesis.* Montpellier, FRANCE: Université de Montpellier 2.

Atger C, Édelin C. 1994a. Stratégies d'occupation du milieu souterrain par les systèmes racinaires des arbres. *Revue d'écologie* **49**: 343–356.

Atger C, Édelin C. 1994b. Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires. *Canadian journal of botany* **72**: 963–975.

Bannan MW. 1967. Sequential changes in rate of anticlinal division, cambial cell length, and ring width in the growth of coniferous trees. *Canadian Journal of Botany* **45**: 1359–1369.

Baquedano FJ, Valladares F, Castillo FJ. 2008. Phenotypic plasticity blurs ecotypic divergence in the response of *Quercus coccifera* and *Pinus halepensis* to water stress. *Eur J Forest Res Eur J Forest Res* **127**: 495–506.

Barczi J-F, Rey H, Caraglio Y, de Reffye P, Barthélémy D, Dong QX, Fourcaud T. 2008. AmapSim: A Structural Whole-plant Simulator Based on Botanical Knowledge and Designed to Host External Functional Models. *Annals of Botany* **101**: 1125–1138.

Barthélémy D. 1988. *Architecture et sexualité chez quelques plantes tropicales: le concept de floraison automatique, PhD thesis.* Montpellier, FRANCE: Université Montpellier II.

Barthélémy D. 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica* **39**: 309–323.

Barthélémy D, Caraglio Y, Costes E. 1997. Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux. In: Bouchon J, de Reffye P, Barthélémy D, éd. *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux.* Science Update, INRA éditions, 89–136.

Barthélémy D, Caraglio Y, Sabatier S. 2010. Crown architecture of valuable broadleaved species. *Valuable broadleaved forests in Europe.* Spiecker Heinrich (ed.), Hein Sebastian (ed.), Makkonen-Spiecker Kaisu (ed.), Thies Michael (ed.), 87–101.

Barthélémy D, Caraglio Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* **99**: 375–407.

Berg MP, Ellers J. 2010. Trait plasticity in species interactions: a driving force of community

dynamics. *Evolutionary Ecology* **24**: 617-629.

Bonan GB. 2008. Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. *Science* **320**: 1444-1449.

Bonser S, Aarssen L. 2003. Allometry and development in herbaceous plants: Functional responses of meristem allocation to light and nutrient availability. *American Journal of Botany* **90**: 404-412.

Bradshaw A. 1965. Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. *Advances in genetics Volume 13*: 115-155.

Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of forest science* **63**: 625-644.

Bresson CC, Vitasse Y, Kremer A, Delzon S. 2011. To what extent is altitudinal variation of functional traits driven by genetic adaptation in European oak and beech? *Tree Physiology*.

Cailleret M. 2011. *Causes fonctionnelles du dépérissement et de la mortalité du sapin pectiné en Provence, PhD thesis.* Avignon, FRANCE: University of Aix-Marseille III.

Cailleret M, Davi H. 2010. Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees* **25**: 265-276.

Callahan HS, Pigliucci M, Schlichting CD. 1997. Developmental phenotypic plasticity: Where ecology and evolution meet molecular biology. *BioEssays* **19**: 519-525.

Cannell M, Morgan J, Murray M. 1988. Diameters and dry weights of tree shoots: effects of Young's modulus, taper, deflection and angle. *Tree Physiology* **4**: 219.

Caraglio Y. 1985. *Architecture de quelques espèces du genre Ficus L, DEA thesis.* Montpellier, FRANCE: Université Montpellier II.

Caraglio Y, Rigolot E, Pimont F. 2007. *Pinus halepensis* Mill. Architectural analysis for fuel modelling. *Proceedings of the international workshop MEDPINE*.43–59.

Carr DJ. 1967. The relationship between florigen and the flower hormones. *Annals of the New York Academy of Sciences* **144**: 305–312.

Charles-Dominique T, Édelin C, Bouchard A. 2010. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. *Annals of Botany* **105**: 205.

Charles-Dominique T, Mangenet T, Rey H, Jourdan C, Édelin C. 2009. Architectural analysis of root system of sexually vs. vegetatively propagated yam (*Dioscorea rotundata* Poir.), a tuber monocot. *Plant and Soil* **317**: 61-77.

Chaubert-Pereira F. 2008. *Combinaisons markoviennes et semi-markoviennes de modèles de régression. Application à la croissance d'arbres forestiers, PhD thesis.* Montpellier, FRANCE: Université Montpellier 2.

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.

Cheikh al Bassatneh M. 2006. *Facteurs du milieu, gestion sylvicole et organisation de la*

biodiversité : les systèmes forestiers de la Montagne de Lure (Alpes de Haute-Provence, France), PhD thesis. Aix-Marseille, FRANCE: Université Paul Cezanne Aix-Marseille III.

Cienciala E, Cerny M, Tatarinov F, Apltauer J, Exnerova Z. 2006. Biomass functions applicable to Scots pine. *Trees - Structure and Function* **20**: 483-495.

Claveau Y, Messier C, Comeau PG, Coates KD. 2002. Growth and crown morphological responses of boreal conifer seedlings and saplings with contrasting shade tolerance to a gradient of light and height. *Canadian Journal of Forest Research* **32**: 458-468.

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.

de Coligny F, Griffon S. 2011. AMAP Studio - A software studio for plants architecture modelling : <http://amapstudio.cirad.fr/>.

Coste S, Roggy J, Garraud L, Heuret P, Nicolini E, Dreyer E. 2009. Does ontogeny modulate irradiance-elicited plasticity of leaf traits in saplings of rain-forest tree species? A test with *Dicorynia guianensis* and *Tachigali melinonii* (Fabaceae, Caesalpinioideae). *Annals of Forest Science* **66**.

Coudurier T, Barthélémy D, Chanson B, Courdier F, Loup C. 1995. Modélisation de l'architecture du Pin maritime *Pinus pinaster* Ait.(Pinaceae): premiers résultats. *COLLOQUES-INRA*: 305-305.

Dauget JM. 1991. Application of tree architectural models to reef-coral growth forms. *Marine Biology* **111**: 157-165.

Dauzat J, Clouvel P, Luquet D, Martin P. 2008. Using virtual plants to analyse the light-foraging efficiency of a low-density cotton crop. *Annals of Botany* **101**: 1153-1166.

Davi H, Bouriaud O, Dufrene E, Soudani K, Pontailier J, Le Maire G, Francois C, Bréda N, Granier A, Le Dantec V. 2006. Effect of aggregating spatial parameters on modelling forest carbon and water fluxes. *Agricultural and Forest Meteorology* **139**: 269-287.

Debat V, David P. 2001. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability. *Trends in Ecology & Evolution* **16**: 555-561.

Delagrangé S, Messier C, Lechowicz MJ, Dizengremel P. 2004. Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability. *Tree Physiology* **24**: 775-784.

Delagrangé S, Montpied P, Dreyer E, Messier C, Sinoquet H. 2006. Does shade improve light interception efficiency ? A comparison among seedlings from shade-tolerant and -intolerant temperate deciduous tree species. *New Phytologist* **172**: 293-304.

Demers A. 1994. *L'Analyse architecturale du sapin baumier (Abies balsamea [L.] Mill)*, DEA thesis. Laval, Canada: Université Laval.

Diaz S, Cabido M, Casanoves F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* **9**: 113-122.

Driever W, Siegel V, Nusslein-Volhard C. 1990. Autonomous determination of anterior structures in the early *Drosophila* embryo by the bicoid morphogen. *Development* **109**: 811 -820.

Dufour-Kowalski S, Pradal C, Dones N, de Reuille PB, Boudon F, Chopard J, DaSilva D,

- Durand J, Ferraro P, Fournier C, others.** OpenAlea: An open-source platform for the integration of heterogeneous FSPM components.
- Edelin C. 1977.** *Images de l'architecture des conifères, PhD thesis.* Montpellier: Université de Montpellier II.
- Fallour-Rubio D, Guibal F, Klein EK, Bariteau M, Lefevre F. 2009.** Rapid changes in plasticity across generations within an expanding cedar forest. *Journal of Evolutionary Biology* **22**: 553-563.
- Fontaine F, Mothe F, Colin F, Duplat P. 2004.** Structural relationships between the epicormic formations on the trunk surface and defects induced in the wood of *Quercus petraea*. *Trees-Structure and Function* **18**: 295-306.
- Forde BG. 2009.** Is it good noise? The role of developmental instability in the shaping of a root system. *Journal of Experimental Botany* **60**: 3989-4002.
- Franklin KA, Whitelam GC. 2005.** Phytochromes and shade-avoidance responses in plants. *Annals of Botany* **96**: 169.
- Frazer G, Canham C, Lertzman K. 1999.** Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user's manual and program documentation. *Simon Fraser University, Burnaby, BC.* [doi: 10.1016/S0168-1923(01)00274-X].
- Fujiwara S, Yang K. 2000.** The relationship between cell length and ring width and circumferential growth rate in five Canadian species. *IAWA Journal* **21**: 335-346.
- Genolini C, Falissard B. 2010.** Kml: k-means for longitudinal data. *Computational Statistics* **25**: 317-328.
- Ghalambor C, McKay J, Carroll S, Reznick D. 2007.** Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* **21**: 394-407.
- Giorgi F, Lionello P. 2008.** Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and Planetary Change* **63**: 90-104.
- Girard F, Vennetier M, Ouarmim S, Caraglio Y, Misson L. 2011.** Polycyclism, a fundamental tree growth process, decline with recent climate change: the example of *Pinus halepensis* Mill. in Mediterranean France. *Trees - Structure and Function* **25**: 311-322.
- Godin C, Caraglio Y. 1998.** A multiscale model of plant topological structures. *Journal of Theoretical Biology* **191**: 1-46.
- Goulet J, Messier C, Nikinmaa E. 2000.** Effect of branch position and light availability on shoot growth of understory sugar maple and yellow birch saplings. *Canadian Journal of Botany* **78**: 1077-1085.
- Gravel D, Canham CD, Beaudet M, Messier C. 2010.** Shade tolerance, canopy gaps and mechanisms of coexistence of forest trees. *Oikos* **119**: 475-484.
- Guan BT, Chung CH, Lin ST, Shen CW. 2009.** Quantifying height growth and monthly growing degree days relationship of plantation Taiwan spruce. *Forest Ecology and Management* **257**: 2270-2276.
- Guédon Y, Caraglio Y, Heuret P, Lebarbier E, Meredieu C. 2007a.** Identifying and characterizing

the ontogenetic component in tree development. *Proceeding of the 5th International Workshop on Functionalstructural Plant Models*, (Eds P Prusinkiewicz, J Hanan, B Lane) pp.38–1.

Guédon Y, Caraglio Y, Heuret P, Lebarbier E, Meredieu U. 2007b. Analyzing growth components in trees. *Journal of Theoretical Biology* **248**: 418-447.

Hallé F. 2004. *Eloge de la plante : Pour une nouvelle biologie*. Seuil.

Hallé F, Oldeman RAA. 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Paris: Masson.

Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB (Philip B. 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. New York: Springer-Verlag, Berlin.

Henry HAL, Aarssen LW. 2001. Inter- and intraspecific relationships between shade tolerance and shade avoidance in temperate trees. *Oikos* **93**: 477-487.

Heuret P. 2002. Analyse et modélisation de séquences d'événements botaniques.

Heuret P, Barthélémy D, Nicolini E, Atger C. 2000. Analysis of height growth factors and trunk development in the sessile oak, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae) in dynamic silviculture. *Canadian Journal of Botany* **78**: 361-373.

Heuret, Guédon Y, GUÉRARD N, Barthélémy D. 2003. Analysing Branching Pattern in Plantations of Young Red Oak Trees (*Quercus rubra* L., Fagaceae). *Annals of Botany* **91**: 479-492.

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* (Pinaceae). *American Journal of Botany* **93**: 1577-1587.

Holmgren M. 2000. Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: trade-off in tolerance or facilitation? *Oikos* **90**: 67-78.

Hulme PE. 2008. Phenotypic plasticity and plant invasions: is it all Jack? *Functional Ecology* **22**: 3-7.

Ishii HT, Ford ED, Kennedy MC. 2007. Physiological and ecological implications of adaptive reiteration as a mechanism for crown maintenance and longevity. *Tree physiology* **27**: 455.

Ishii H, Yoshimura KI, Mori A. 2009. Convergence of leaf display and photosynthetic characteristics of understory *Abies amabilis* and *Tsuga heterophylla* in an old-growth forest in southwestern Washington State, USA. *Tree physiology* **29**: 989.

Jay-Allemand C, Barthélémy D, Sabatier S, Bruant B. 1995. Gradients morphologiques et biochimiques chez un noyer hybride (*Juglans nigra* x *Juglans regia*). *COLLOQUES-INRA*: 125-125.

Jourdan C, Rey H. 1997. Architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq) root system. *Plant and Soil* **189**: 33-48.

Kawamura K. 2010. A conceptual framework for the study of modular responses to local environmental heterogeneity within the plant crown and a review of related concepts. *Ecological Research* **25**: 733-744.

Kennedy MC, Ford ED, Hinckley TM. 2010. Defining how aging *Pseudotsuga* and *Abies*

compensate for multiple stresses through multi-criteria assessment of a functional-structural model. *Tree Physiology* **30**: 3-22.

Kleiman D, Aarssen LW. 2007. The leaf size/number trade-off in trees. *Journal of Ecology* **95**: 376–382.

van Kleunen M, Fischer M. 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* **166**: 49-60.

Kneeshaw DD, Kobe RK, Coates KD, Messier C. 2006. Sapling size influences shade tolerance ranking among southern boreal tree species. *Journal of Ecology* **94**: 471-480.

Kobe RK, Hogarth LJ. 2007. Evaluation of irradiance metrics with respect to predicting sapling growth. *Canadian Journal of Forest Research* **37**: 1203-1213.

Koch G, Sillett S, Jennings G, Davis S. 2004. The limits to tree height. *Nature* **428**: 851-854.

Korner C. 2007. The use of « altitude » in ecological research. *Trends Ecol Evol Trends Ecol Evol* **22**: 569-574.

de Kroon H, Huber H, Stuefer JF, van Groenendael JM. 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* **166**: 73-82.

Kunstler G, Curt T, Bouchaud M, Lepart J. 2005. Growth, mortality, and morphological response of European beech and downy oak along a light gradient in sub-Mediterranean forest. *Canadian Journal of Forest Research* **35**: 1657-1668.

Kurashige N, Callahan H. 2007. Evolution of active and passive forms of plasticity: insights from artificially selected Arabidopsis. *Evolutionary Ecology Research* **9**: 935–945.

LaMarche VC. 1974. Paleoclimatic inferences from long tree-ring records. *Science* **183**: 1043.

Lauri PE. 1988. *Le mouvement morphogenetique approche morphometrique et restitution graphique. L'exemple de quelques plantes tropicales, PhD thesis.* Montpellier, FRANCE: Université Montpellier 2.

Lawrence PA, Struhl G. 1996. Morphogens, compartments, and pattern: lessons from drosophila? *Cell* **85**: 951-961.

Limousin JM, Rambal S, Ourcival JM, Joffre R. 2008. Modelling rainfall interception in a Mediterranean Quercus ilex ecosystem: lesson from a throughfall exclusion experiment. *Journal of Hydrology* **357**: 57–66.

Long J, Barton MK. 2000. Initiation of Axillary and Floral Meristems in Arabidopsis. *Developmental Biology* **218**: 341-353.

Lusk CH, Le-Quesne C. 2000. Branch whorls of juvenile Araucaria araucana (Molina) Koch: are they formed annually? *Revista chilena de historia natural* **73**: 497–501.

McConnaughay KDM, Coleman JS. 1999. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? a test along three resource gradients. *Ecology* **80**: 2581-2593.

Mediavilla S, Escudero A. 2003. Leaf life span differs from retention time of biomass and nutrients in the crowns of evergreen species. *Functional Ecology* **17**: 541-548.

Meredieu C, Caraglio Y. 2002. External indicators of living branches with missing rings within a

tree crown of Corsican pine. *Forestry* **75**: 569 -578.

Miner B, Sultan S, Morgan S, Padilla D, Relyea R. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* **20**: 685-692.

Moussian B, Roth S. 2005. Dorsoventral Axis Formation in the Drosophila Embryo—Shaping and Transducing a Morphogen Gradient. *Current Biology* **15**: R887-R899.

Nelson ND, Michael D. 1982. Photosynthesis, Leaf Conductance, and Specific Leaf Weight in Long and Short Shoots of Populus « Tristis #1 » Grown Under Intensive Culture. *Forest Science* **28**: 737-744.

Nicolini E. 1997. Approche morphologique du développement du hêtre (Fagus sylvatica L.) Thèse de doctorat. *Université de Montpellier II, Montpellier, France.*

Nicolini E, Barthélémy D, Heuret P. 2000. Influence de l'intensité du couvert forestier sur le développement de jeunes chênes sessiles. *Canadian Journal of Botany* **78**: 1531-1544.

Nicolini E, Caraglio Y, Pelissier R, Leroy C, Roggy JC. 2003. Epicormic branches: a growth indicator for the tropical forest tree, Dicorynia guianensis Amshoff (Caesalpinaceae). *Annals of Botany* **92**: 97-105.

Nicolini E, Chanson B, Bonne 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. 1994. Influence of Various Architectural Characteristics on the Development of Forked Axis in Fagus-Sylvatica as Function of Canopy Presence. *Canadian Journal of Botany* **72**: 1723-1734.

Nicolini E, Chanson B. 1999. The short shoot, an indicator of beech maturation (Fagus sylvatica L.). *Canadian Journal of Botany* **77**: 1539-1550.

Nicotra AB, Atkin OK, Bonser SP, Davidson AM, Finnegan EJ, Mathesius U, Poot P, Purugganan MD, Richards CL, Valladares F, van Kleunen M. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* **15**: 684-692.

Niinemets U. 2006. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenetic changes revisited. *Journal of Ecology* **94**: 464-470.

Novoplansky A. 2002. Developmental plasticity in plants: implications of non-cognitive behavior. *Evolutionary Ecology* **16**: 177-188.

Oldeman RAA. 1974. L'architecture de la forêt guyanaise. Paris, ORSTOM 204p. (Mémoires ORSTOM no. 73). Illustrations, map. Geog **4**.

Ongaro V, Leyser O. 2008. Hormonal control of shoot branching. *Journal of Experimental Botany* **59**: 67 -74.

Parent S, Messier C. 1995. Effets d'un gradient de lumière sur la croissance en hauteur et la morphologie de la cime du sapin baumier régénéré naturellement. *Canadian Journal of Forest Research* **25**: 878-885.

Parmesan C, Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**: 37-42.

Pearcy RW, Muraoka H, Valladares F. 2005. Crown architecture in sun and shade environments:

assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model. *New Phytologist* **166**: 791-800.

Pearcy RW, Valladares F, Wright SJ, de Paulis EL. 2004. A functional analysis of the crown architecture of tropical forest Psychotria species: do species vary in light capture efficiency and consequently in carbon gain and growth? *Oecologia* **139**: 163-177.

Petritan AM, von Lupke B, Petritan IC. 2009. Influence of light availability on growth, leaf morphology and plant architecture of beech (*Fagus sylvatica* L.), maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and ash (*Fraxinus excelsior* L.) saplings. *European Journal of Forest Research* **128**: 61-74.

Piersma T, Drent J. 2003. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology & Evolution* **18**: 228-233.

Pigliucci M, Whitton J, Schlichting CD. 1995. Reaction norms of Arabidopsis. I. Plasticity of characters and correlations across water, nutrient and light gradients. *Journal of evolutionary biology* **8**: 421-438.

Poorter H, Nagel O. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Functional Plant Biology* **27**: 1191-1191.

Poorter H, Niinemets U, Poorter L, Wright IJ, Villar R. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* **182**: 565-588.

Preston KA, Ackerly DD. 2003. Hydraulic architecture and the evolution of shoot allometry in contrasting climates. *American Journal of Botany* **90**: 1502-1512.

Preston JC, Hileman LC, Cubas P. 2011. Reduce, reuse, and recycle: Developmental evolution of trait diversification. *American Journal of Botany* **98**: 397.

Prusinkiewicz P, Erasmus Y, Lane B, Harder LD, Coen E. 2007. Evolution and development of inflorescence architectures. *Science* **316**: 1452-1456.

R Development Core Team. 2008. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.

De Reffye P, Dinouard P, Barthélémy D. 1990. Modélisation et simulation de l'architecture de l'Orme du Japon *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino (Ulmaceae): la notion d'axe de référence. *Comptes Rendus du 2eme Colloque International Sur l'Arbre, Montpellier*. 10-15.

De Reffye P, Hu B. 2003. Invited talk. Relevant qualitative and quantitative choices for building an efficient dynamic plant growth model: GreenLab case. *Plant Growth Modeling and Applications, Proceedings*: 87-107.

Ricardo S. 2002. An updated definition of genet applicable to clonal seaweeds, bryophytes, and vascular plants. *Basic and Applied Ecology* **3**: 97-99.

Richards CL, Bossdorf O, Muth NZ, Gurevitch J, Pigliucci M. 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters* **9**: 981-993.

Ripetti V, Escoute J, Verdeil JL, Costes E. 2008. Shaping the shoot: the relative contribution of cell number and cell shape to variations in internode length between parent and hybrid apple trees. *Journal of Experimental Botany* **59**: 1399-1407.

Robakowski P, Montpied P, Dreyer E. 2003. Plasticity of morphological and physiological traits in

response to different levels of irradiance in seedlings of silver fir (*Abies alba* Mill.). *Trees-Structure and Function* **17**: 431-441.

Ross MS, Flanagan LB, George H. 1986. Seasonal and successional changes in light quality and quantity in the understory of boreal forest ecosystems. *Canadian journal of botany* **64**: 2792–2799.

Sabatier S. 1999. *Variabilité morphologique et architecturale de deux espèces de noyers : Juglans regia L., Juglans nigra L. et de deux noyers hybrides interspécifiques*, PhD thesis. Montpellier, FRANCE: Université de Montpellier II.

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

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

Sabatier S, Barthélémy D. 2001. Bud structure in relation to shoot morphology and position on the vegetative annual shoots of *Juglans regia* L. *Annals of Botany*: 1-7.

Sack L, Grubb PJ. 2002. The combined impacts of deep shade and drought on the growth and biomass allocation of shade-tolerant woody seedlings. *Oecologia* **131**: 175-185.

Sack L, Grubb PJ, Maranon T. 2003. The functional morphology of juvenile plants tolerant of strong summer drought in shaded forest understories in southern Spain. *Plant Ecology* **168**: 139-163.

Sanchez-Gomez D, Valladares F, Zavala MA. 2006a. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist* **170**: 795-805.

Sanchez-Gomez D, Valladares F, Zavala MA. 2006b. Functional traits and plasticity in response to light in seedlings of four Iberian forest tree species. *Tree Physiol Tree Physiol* **26**: 1425-1433.

Sanchez-Gomez D, Zavala MA, Valladares F. 2006c. Seedling survival responses to irradiance are differentially influenced by low-water availability in four tree species of the Iberian cool temperate-Mediterranean ecotone. *Acta Oecologia* **30**: 322-332.

Savidge RA. 1994. The tracheid-differentiation factor of conifer needles. *International journal of plant sciences*: 272–290.

Savidge RA, Wareing PF. 1984. Seasonal cambial activity and xylem development in *Pinus contorta* in relation to endogenous indol-3-yl-acetic and (S)-abscisic acid levels. *Canadian Journal of Forest Research* **14**: 676–682.

Scheiner SM, Caplan RL, Lyman RF. 1991. The genetics of phenotypic plasticity. III. Genetic correlations and fluctuating asymmetries. *Journal of Evolutionary Biology* **4**: 51-68.

Schmitz OJ, Adler FR, Agrawal AA. 2003. Linking individual-scale trait plasticity to community dynamics. *Ecology* **84**: 1081-1082.

Schweingruber FH. 1996. *Tree rings and environment: dendroecology*. Switzerland: Paul Haupt AG Bern.

Sellier D, Fourcaud T. 2005. A mechanical analysis of the relationship between free oscillations of

Pinus pinaster Ait. saplings and their aerial architecture. *Journal of experimental botany* **56**: 1563.

Simpson-Brose M, Treisman J, Desplan C. 1994. Synergy between the hunchback and bicoid morphogens is required for anterior patterning in Drosophila. *Cell* **78**: 855-865.

Stancioiu PT, O'Hara KL. 2006. Morphological plasticity of regeneration subject to different levels of canopy cover in mixed-species, multiaged forests of the Romanian Carpathians. *Trees-Structure and Function* **20**: 196-209.

Stecconi MSM, Puntieri JGPJG, Barthélémy DBD. 2010. An architectural approach to the growth forms of Nothofagus pumilio (Nothofagaceae) along an altitudinal gradient. *Botany* **88**: 699–709.

De Steven D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. *Ecology*: 1076–1088.

Stoll P, Schmid B. 1998. Plant foraging and dynamic competition between branches of Pinus sylvestris in contrasting light environments. *Journal of Ecology* **86**: 934–945.

Struhl G. 1989. Differing strategies for organizing anterior and posterior body pattern in Drosophila embryos. *Nature* **338**: 741-744.

Taugourdeau O. 2008. Plasticité architecturale vis-à-vis de l'ombre et de la sécheresse de Fagus sylvatica L. et Abies alba Mill. *Rapport de M2, Université Montpellier 2, France*.

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

Taugourdeau O, Sabatier S. 2010. Limited plasticity of shoot preformation in response to light by understory saplings of common walnut (Juglans regia). *AoB Plants*.

Ter-Mikaelian M. 1997. Biomass equations for sixty-five North American tree species. *Forest Ecology and Management* **97**: 1-24.

Thabeet A, Vennetier M, Gadbin-Henry C, Denelle N, Roux M, Caraglio Y, Vila B. 2009. Response of Pinus sylvestris L. to recent climatic events in the French Mediterranean region. *Trees - Structure and Function* **23**: 843-853.

Thuiller W, Lavorel S, Araujo MB, Sykes MT, Prentice IC. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**: 8245-8250.

Del Tredici P. 1991. The architecture of Ginkgo biloba L. *L'Arbre, Biologie et Développement. Naturalia Monspeliensia nhs*: 155–168.

Tuomi J. 2004. Genetic heterogeneity within organisms and the evolution of individuality. *Journal of Evolutionary Biology* **17**: 1182-1183.

Valladares F, Balaguer L, Martinez-Ferri E, Perez-Corona E, Manrique E. 2002. Plasticity, instability and canalization: is the phenotypic variation in seedlings of sclerophyll oaks consistent with the environmental unpredictability of Mediterranean ecosystems? *New Phytologist* **156**: 457-467.

Valladares F, Sanchez-Gomez D. 2006. Ecophysiological traits associated with drought in Mediterranean tree seedlings: Individual responses versus interspecific trends in eleven species.

Plant Biology **8**: 688-697.

Valladares F, Gianoli E, Gomez JM. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* **176**: 749-763.

Valladares F, Sanchez-Gomez D, Zavala MA. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* **94**: 1103-1116.

Veierskov B, Rasmussen HN, Eriksen B, Hansen-MU00F8ller J. 2007. Plagiotropism and auxin in *Abies nordmanniana*. *Tree physiology* **27**: 149.

Via S, Gomulkiewicz R, Dejong G, Scheiner SM, Schlichting CD, Vantienderen PH. 1995. Adaptive Phenotypic Plasticity - Consensus and Controversy. *Trends in Ecology & Evolution* **10**: 212-217.

Wagner G, Pavlicev M, Cheverud J. 2007. The road to modularity. *Nature Reviews Genetics* **8**: 921-931.

Walters MB, Reich PB. 1996. Are Shade Tolerance, Survival, and Growth Linked? Low Light and Nitrogen Effects on Hardwood Seedlings. *Ecology* **77**: 841.

Weiner J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**: 207-215.

West-Eberhard MJ. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**: 249-278.

West-Eberhard MJ. 2005. Developmental plasticity and the origin of species differences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**: 6543.

Woodward F. 2008. Plant form and function. *New Phytologist* **178**: 461-462.

Wright EF, Canham CD, Coates KD. 2000. Effects of suppression and release on sapling growth for 11 tree species of northern, interior British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 1571-1580.

Yagi T. 2009. Ontogenetic strategy shift in sapling architecture of *Fagus crenata* in the dense understorey vegetation of canopy gaps created by selective cutting. *Canadian Journal of Forest Research* **39**: 1186-1196.

Yoshimura K. 2011. Hydraulic function contributes to the variation in shoot morphology within the crown in *Quercus crispula*. *Tree physiology* **31**: 774-781.

Annexes

Attention : la numérotation des pages ne prend pas en compte les pages d'articles.

Table des matières

Annexe 1. Liste des abréviations employées.....	192
Annexe 2. Modélisation de l'encombrement des bourgeons.....	193
Annexe 3. Unités Architecturales de <i>A. nordmannian</i> et <i>A. balsamea</i>	194
Annexe 4. Survie et mort d'un sapin en sous-bois très dense.....	198
Annexe 5. Indice de plasticité des traits architecturaux en réponse à l'ombrage et l'arrosage.....	201
Annexe 6. Sorties des régressions sur le climat.....	202
Annexe 7. (Article) Limited plasticity of shoot preformation in response to light by understory saplings of common walnut (<i>Juglans regia</i>).....	207
Annexe 8. (Article) Deciphering the developmental plasticity of walnut saplings in relation to climatic factors and light environment.....	208
Annexe 9. (Acte de colloque) Retrospective analysis of fir sapling growth vs. light interception...	209
Annexe 10. (Poster) Plasticité architecturale d'espèces de forêt méditerranéenne en réponse à la sécheresse : variabilité intra- et inter- spécifique.....	210
Annexe 11. (Poster) Plasticité phénotypique de la ramification chez de jeunes sapins pectinés (<i>Abies alba</i> Mill.).....	211
Annexe 12. (Poster) Intra and inter-individual variations of Leaf Mass Area in Silver Fir: causes ordination and carbon assimilation consequences.....	212
Annexe 13. (Poster) Effects of shade, competition and altitude on the survival of transplanted <i>Abies alba</i> and <i>Fagus sylvatica</i> seedlings at the southern limit of their distribution range.	213
Annexe 14. (E-Poster) Plant architecture, from concepts to applications.....	214
Annexe 15. (E-Poster) Morphogenetics gradients in Silver firs (<i>Abies alba</i> Mill.) and their plasticity.	215
Annexe 16. (en préparation) Quantitative estimation of phenotypic plasticity: appropriate indexes and statistical comparisons of different organisms and traits.....	216
Annexe 17. (in press) Retrospective analysis of tree architecture in silver fir (<i>Abies alba</i> Mill.): ontogenetic trends and responses to environmental variability.	217
Annexe 18. (en préparation) Partitioning of silver fir Leaf Mass Area (LMA) and Leaf Area (LA) variations, from organs to populations.....	218

Annexe 1. Liste des abréviations employées

EN : Entre-Nœuds

UC : Unité de Croissance

PA : Pousse Annuelle

PV : axe Pseudo-Verticillaire

IV : axe Inter-Verticillaire

LMA : Leaf Mass Area (masse surfacique)

LMF : Leaf Mass Fraction (investissement relatif des les feuilles)

Annexe 2. Modélisation de l'encombrement des bourgeons

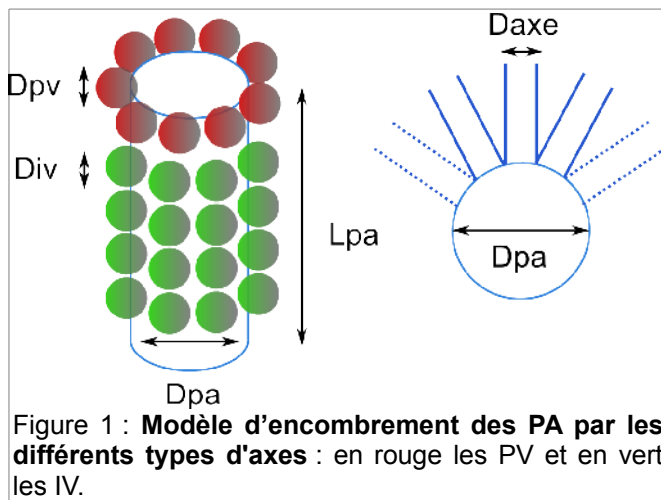


Figure 1 : **Modèle d'encombrement des PA par les différents types d'axes** : en rouge les PV et en vert les IV.

L'objectif de ce modèle est d'identifier les types de relation qui lient le nombre maximal potentiel de pseudo-verticillaires et d'inter-verticillaires à la dimension de la pousse porteuse (*i.e.* aucun espace libre sur la PA porteuse).

On pose, D_{pa} , D_{pv} et D_{iv} les diamètres respectifs de la PA porteuse, des PV et des IV et L_{pa} la longueur de la PA porteuse (Figure 1 gauche). On suppose que la PA porteuse peut être assimilée à un cylindre et que tous les axes du même type ont le même diamètre.

Les axes pseudo-verticillaires s'insèrent uniquement en périphérie de l'axe et ce sur un seul cercle alors que les axes inter-

verticillaires s'insèrent tout du long de la PA porteuse en une superposition de cercles (4 pour la Figure 1). Pour faciliter les calculs, on suppose que la section du périmètre de la PA porteuse occupée par l'axe porté est égale au diamètre de cet axe latéral (Figure 1 droite) (d'autant plus vrai que le rapport des diamètres entre porteur et porté est fort).

Calcul : Le nombre maximum d'axes pouvant être portés à un niveau donné est la division euclidienne du périmètre par le diamètre des axes portés :

Le nombre maximum de pseudo-verticillaire est donc : $Nb_{PV} = \frac{D_{pa} \cdot \pi}{D_{pv}}$, alors que pour les inter-

verticillaires, il faut multiplier par le nombre de cercles possible : $Nb_{IV} = \frac{D_{pa} \cdot \pi}{D_{iv}} \cdot \frac{L_{pa} - D_{pv}}{D_{iv}}$. On

suppose que les axes ont une section circulaire et que les PV sont prioritaires sur les IV (d'où la soustraction de D_{pv} à L_{pa}).

Conclusion : Pour les PV, le nombre maximal de PV est bien indépendant de L_{pa} et dépend uniquement du ratio des diamètres. Ce qui peut donner une relation log entre L_{pa} et Nb_{PV} .

Pour les IV, le nombre maximal d'IV dépend linéairement de D_{pa} , L_{pa} , $-D_{pv}$ et $1/D_{iv}$. Le nombre d'IV peut donc augmenter avec une relation puissance selon la forme de la relation entre Div , Dpa , Lpa et Dpv .

Interprétation biologique: Ce modèle est certainement assez proche de ce qui se passe pour les pseudo-verticillaires (encombrement fort des PV au niveau apical) mais très loin de ce qui se passe au niveau inter-verticillaire (encombrement faible des IV).

Annexe 3. Unités Architecturales de *A. nordmannian* et *A. balsamea*

i. *Abies nordmannian* (Édelin, 1977)

-112-

Diagramme architectural de *Abies nordmannian* Spach.

Modèle de N A S S A R T

Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4	Axe 5
Croissance monopodiale rythmique Orthotrope Croissance indéfinie	Croissance monopodiale rythmique Plagiotropes Croissance indéfinie	Croissance monopodiale rythmique Plagiotropes Croissance définie à court terme	Croissance monopodiale rythmique Plagiotropes Croissance définie à court terme	Croissance monopodiale rythmique Plagiotropes Croissance définie à court terme
Phyllotaxie spiralee Feuilles longues et espacées, à disposition radiale.	Phyllotaxie spiralee Feuilles longues et imbriquées, à disposition bilatérale	Phyllotaxie spiralee Feuilles courtes (2 à 3cm), limbes larges, imbriquées, disposées en brosse rabattue.	Phyllotaxie spiralee Feuilles courtes (2 à 3cm), limbes larges, imbriquées, disposées en brosse rabattue.	Phyllotaxie spiralee Feuilles courtes (2 à 3cm), limbes larges, imbriquées, disposées en brosse rabattue.
Fas de sexualité.	Portent parfois la sexualité	Portent la sexualité	Portent la sexualité	Portent la sexualité

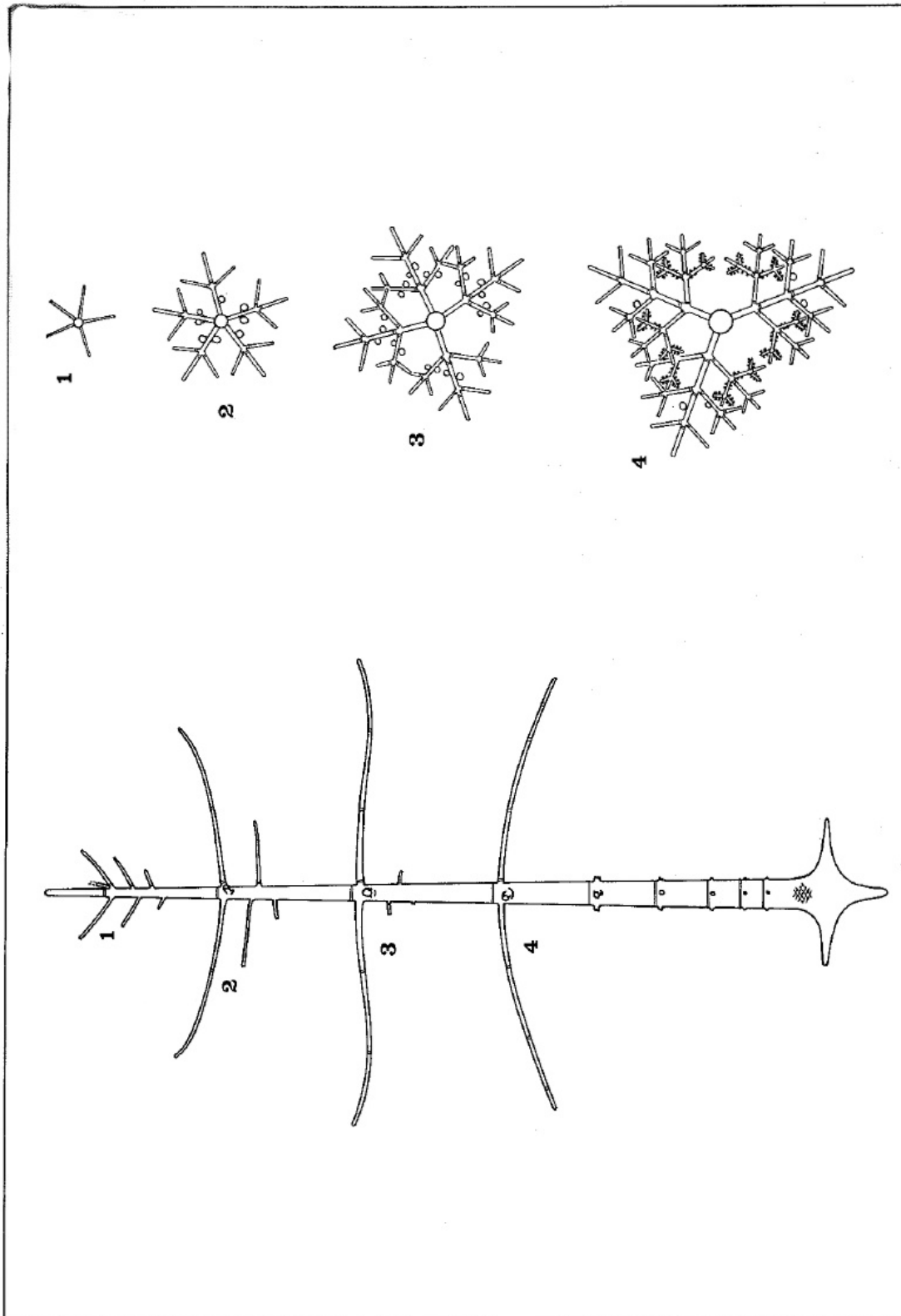
Remarques : - Les axes 1 et 2 constituent la charpente de l'arbre ; les axes 3, 4 et 5 forment le système assimilateur et reproducteur. Considérant certains caractères des axes 2, on peut cependant penser que ces arbres n'ont qu'un axe de charpente, le tronc, portant de vastes ensembles ramifiés exploités, analogues à des mégaphylles.

- On peut émettre des réserves sur la nature plagiotrope des axes 2 : voir Chapitre 1, § 1.3

Construction du schéma - A gauche : les axes de charpente vus de profil

A droite : la structure des différents étages.

Les cônes sont figurés par des ronds blancs ; les chatons ♂ par des points noirs. Les feuilles ne sont pas représentées.



ii. *Abies balsamea* (Demers, 1994)

<p style="text-align: center;">C₁</p> <ul style="list-style-type: none"> • axe orthotrope; • croissance monopodiale indéfinie et rythmique; • ramification rythmique; • patron de développement acrotone avec deux zones de ramification: verticillaire et interverticillaire; • symétrie axiale; • indice phyllotaxique spiralé; • aptitude à la réitération totale différée sur la base des unités de croissance; • croissance secondaire importante. 	<p style="text-align: center;">C₂</p> <ul style="list-style-type: none"> • axe plagiotrope; • croissance monopodiale indéfinie et rythmique; • ramification rythmique et latérale et dorsiventrals; • patron de développement acrotone; • symétrie bilatérale; • phyllotaxie spiralée avec disposition bilatérale des feuilles par torsion des pétioles; • porte la sexualité femelle; • aptitude à la réitération totale quoique rarement observée (stade sénéscent); • aptitude à la réitération partielle immédiate et différée (stade jeune arbre); • bourgeons médians sur les unités de croissance; • croissance secondaire. 	<p style="text-align: center;">C₃</p> <ul style="list-style-type: none"> • axe plagiotrope; • croissance monopodiale rythmique, elle est définie à moyen terme (env. 10 à 15 u.c. - parfois jusqu'à 25); • ramification rythmique, dorsale et latérale; • plan de développement acrotone; • symétrie bilatérale; • phyllotaxie spiralée avec disposition bilatérale des feuilles par torsion des pétioles; • porte la sexualité femelle et aptitude à porter la sexualité mâle; • aptitude à la réitération partielle; • peut porter des bourgeons médians sur les u.c.; • croissance secondaire présente mais peu importante.
<p style="text-align: center;">C₄</p> <ul style="list-style-type: none"> • axe plagiotrope; • croissance monopodiale rythmique, définie à court terme (env. 5 à 10 u.c. - parfois jusqu'à 15); • ramification rythmique et uniquement latérale; • unités de croissance acrotone; • symétrie bilatérale; • phyllotaxie spiralée avec disposition bilatérale des feuilles par torsion des pétioles; • porte la sexualité mâle; • aucune réitération; • aucun bourgeon médian sur les u.c.; • croissance secondaire négligeable. 	<p style="text-align: center;">C₅</p> <ul style="list-style-type: none"> • axe plagiotrope; • croissance monopodiale rythmique, elle est définie à court terme (env. 1 à 5 u.c.); • non ramifié; • symétrie bilatérale; • phyllotaxie spiralée avec disposition bilatérale des feuilles par torsion des pétioles; • porte la sexualité mâle; • aucune réitération; • aucun bourgeon médian sur les u.c.; • croissance secondaire négligeable. 	

Tableau 1: Description des catégories d'axes de l'unité architecturale du sapin baumier

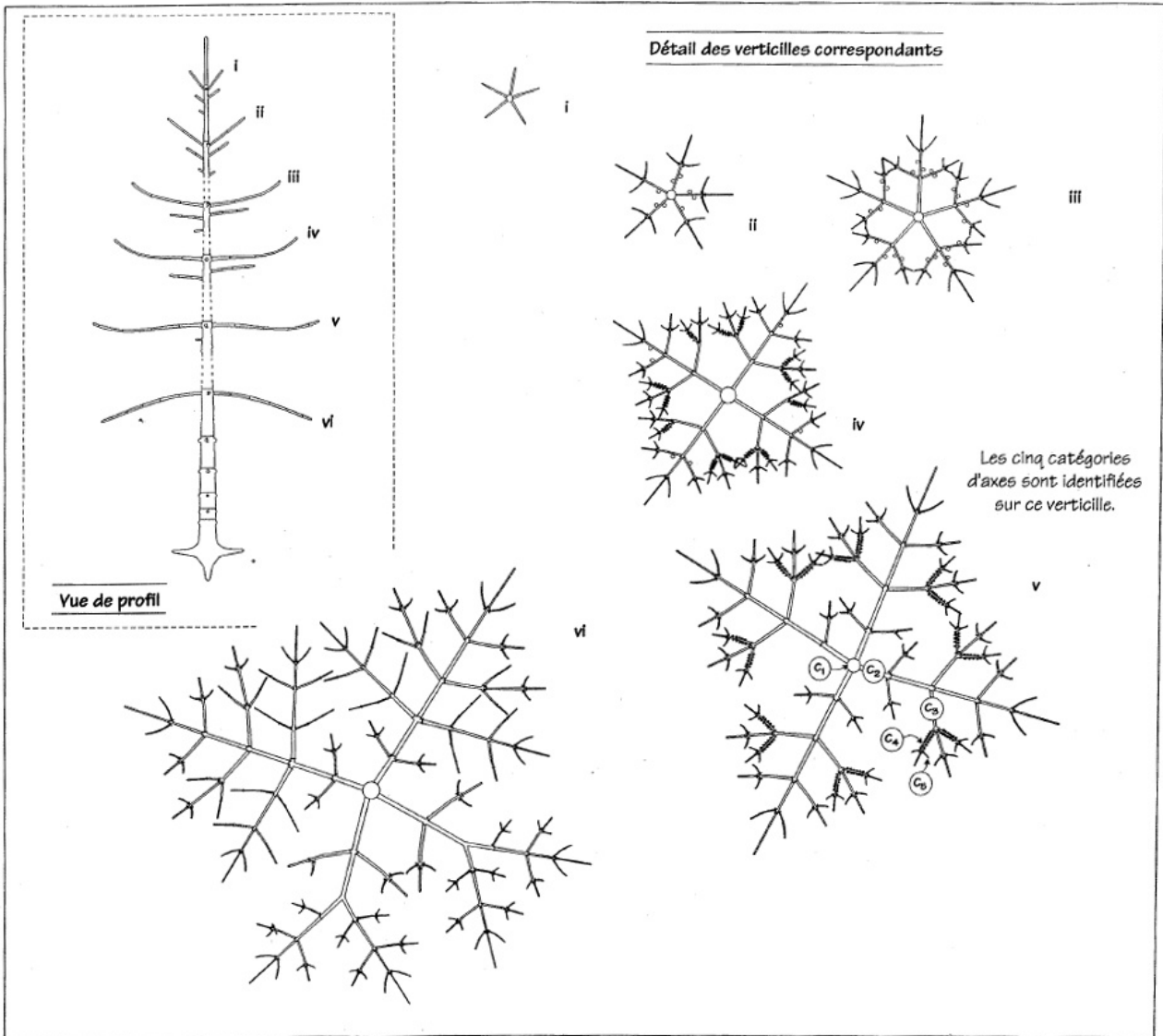


Figure 35: Schémas de l'unité architecturale du sapin baumier

Annexe 4. Survie et mort d'un sapin en sous-bois très dense

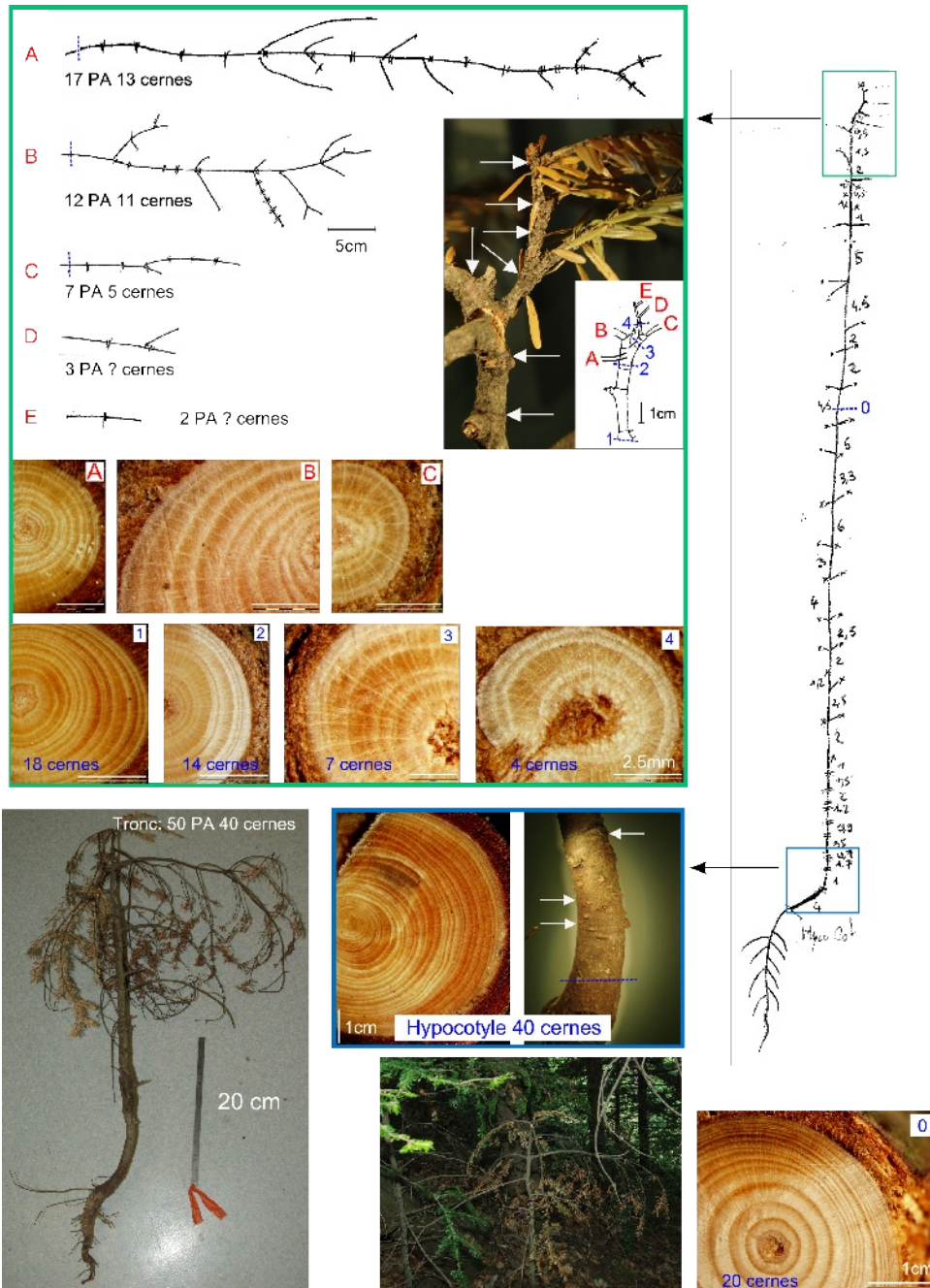


Figure 2: **Analyse du développement d'un sapin mort à l'ombre.** Les deux photos en bas à gauche montrent l'individu sur pied et déraciné. Le schéma en haut à droite représente le tronc avec comme indications les longueurs des PA le constituant (les arrêts de croissance sont signifiés par un double trait sauf en cas de présence de PV qui marquent systématiquement un arrêt de croissance). L'encadré bleu se focalise sur la base du tronc : premiers arrêts de croissance et croissance secondaire de l'hypocotyle. L'encadré vert se focalise sur le sommet de l'arbre : structures portées et anatomie (la coupe ayant toujours été faite à la base de la branche). La coupe en bas à droite correspond à une coupe au milieu du tronc (pointillés bleus sur le schéma).

Le sapin étudié a été choisi car il était mort et situé dans un sous-bois de sapins très dense (inférieur à 5% d'ouverture de canopée). On peut donc supposer qu'il a été incapable de survivre au manque de lumière et que la plupart de sa croissance a été conditionnée par ce manque de lumière. Toutefois, cet arbre présente un traumatisme à la base du tronc qui peut également être à l'origine de sa mort.

De l'analyse de son développement (Figure 2), il ressort qu'il a poussé durant les 25 premières années de manière assez habituelle : une période associée à des PA de 1-2 cm portant 0-1 PV2 suivie d'une période avec des PA de 3-5 cm portant 1-2 PV2. La suite s'écarte du schéma habituel : il termine sur une période avec des PA de 1 cm avec un seul PV2, cette période comportant une mort d'apex avec un relais (Figure 2, cadre vert).

De l'analyse des cernes (coupe 2 et 3), il ressort que le relais s'est probablement mis en place sept ans après la PA qui le porte (14 cernes moins sept cernes), c'est donc un relais différé. Cela est confirmé à la fois par le fort écart de diamètre (cf. photo relais ; Figure 2) entre le relais et l'autre axe porté (PV2) et le décalage en nombre de PA entre la branche B et C (Figure 2). À l'erreur de mesure près, le reste de la structure apicale est séquentielle y compris dans le relais : les écarts de nombre de cernes entre la coupe 3, 4 et C sont cohérents avec les décalages en nombre de PA (Figure 2).

L'équivalence entre le nombre de PA séparant deux coupes et l'écart en nombre de cernes n'est pas respecté entre le relais et son porteur (cf. plus haut), le relais présentant plus de cernes que de PA, mais également parmi certaines structures séquentielles : les branches A, B et C présentent plus de PA que de cernes. De même, entre la coupe 0 et 1, il n'y a que deux cernes d'écart pour huit PA (Figure 2). Dans la partie basse du tronc aucun écart significatif n'a été observé : environ 20 cernes pour 20 PA. À l'échelle de l'individu, le nombre maximal de cernes, 40, est logiquement observé au collet (cadre bleu), tandis que le trajet le plus long fait environ 50 PA (tronc + branche A).

Ce déficit de cernes a été observé sur des axes frêles de pins (Meredieu et Caraglio 2002) ou de sapins (résultats non présentés) : la/les dernières PA mises en place ne sont associées à de la croissance secondaire qu'au niveau des PA proximales. Ce phénomène précède généralement de peu la mort de l'axe, ou ici, de l'arbre.

Cet arbre est donc mort progressivement du fait de son incapacité à maintenir le fonctionnement de son cambium, cela est confirmé par la largeur très faible des derniers cernes sur la plupart des coupes. Au niveau de la croissance primaire, cela s'est traduit par un arrêt temporaire de la croissance en hauteur ayant suivi ou précédé la mort du méristème apical. Durant cette période seules quelques branches, notamment A et B (Figure 2), maintenaient l'arbre en vie. Quelques années plus tard, l'arbre a mis en place un relais différé orthotrope qui a repris pendant cinq ans la croissance en hauteur (péniblement 0,5 cm/an) et mis en place trois nouvelles

branches peu développées (C, D et E).

La phase d'attente voir de survie du sapin en situation d'ombrage passe par un arrêt du développement du tronc, une réduction de la croissance secondaire et un maintien de quelques branches assurant l'assimilation carbonée. Ces branches sont plutôt longues (50 cm pour A) et à la recherche (ou en attente) d'une tache de lumière.

Sans études complémentaires, il n'est pas possible de conclure quant à la signification du relais différé orthotrope : sursaut temporaire des capacités de l'arbre, ou chant du cygne d'un arbre mourant. Pour rappel, ce sont fréquemment des différées orthotropes qui deviennent le tronc après un traumatisme.

Annexe 6. Sorties des régressions sur le climat

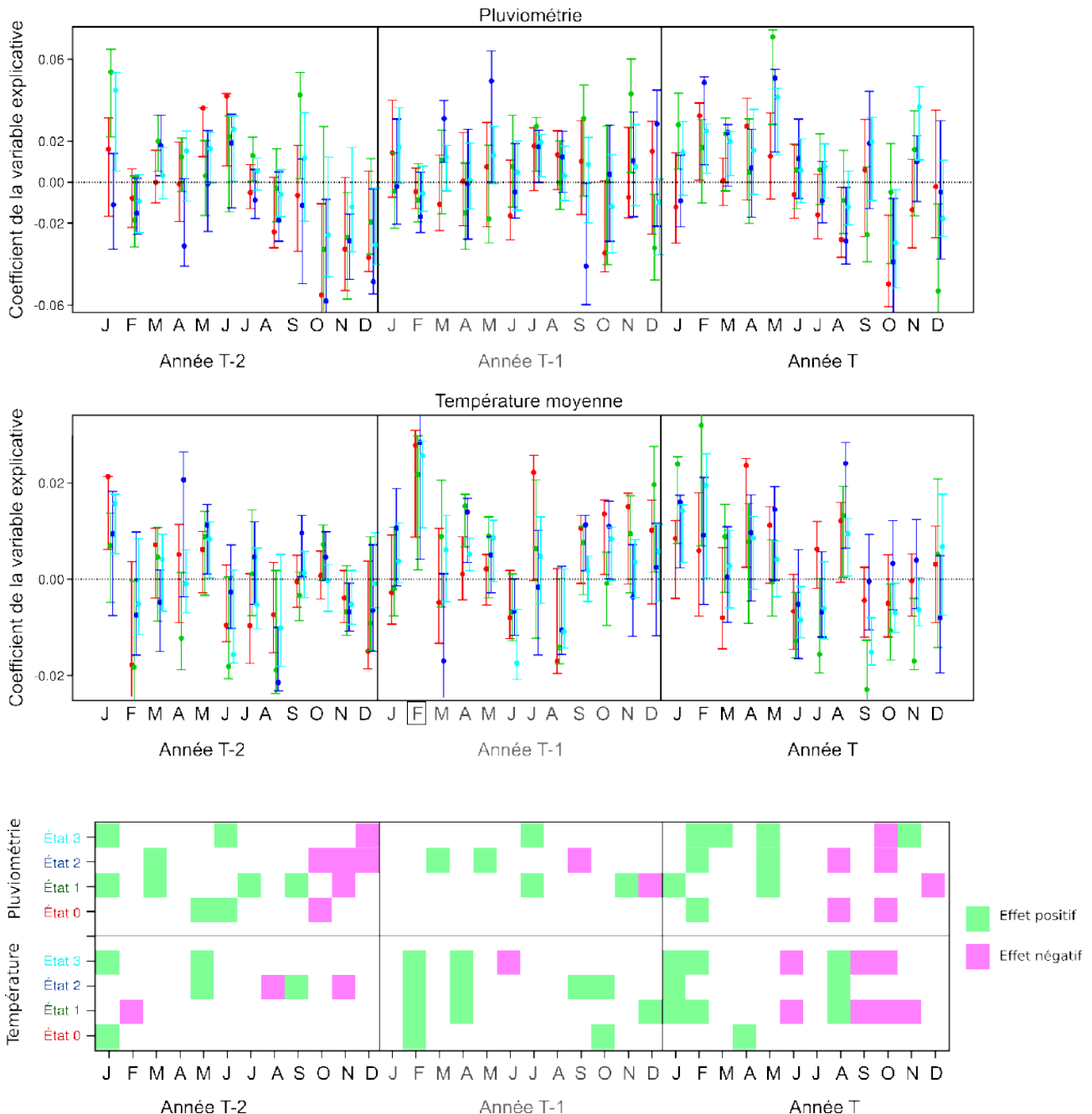


Figure 3: **Effet de la pluviométrie et de la température moyenne mensuelle sur la longueur des PA successives du tronc selon la phase de croissance** (régression PLS à quatre composantes). Sont représentés les coefficients dans la PLS de chaque variable climatique pour chaque mois de l'année (T, T-1 et T-2). Les intervalles correspondent à la gammes de valeurs possibles si on enlève deux ans de données sur les 15 (toutes les combinaisons sont testées : jackknife) et permettent d'estimer la récurrence de l'effet. Les mois encadrés correspondent à une variable générique pour toutes les modalités. Une régression PLS par phase de croissance a été réalisée (une seule variable réponse par modèle). L'illustration du bas résume les deux précédentes : ne sont représentés que les effets génériques et leur signe.

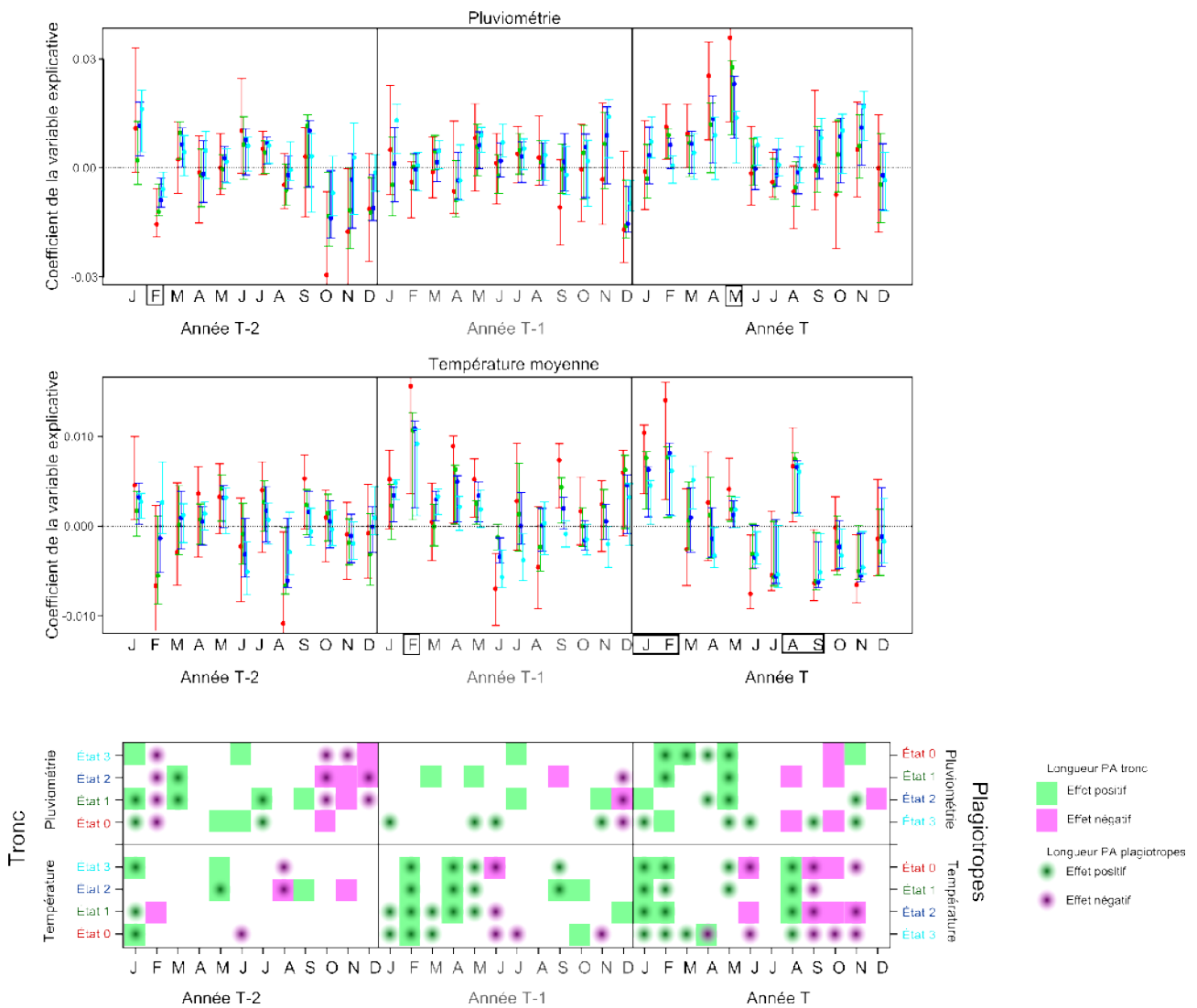


Figure 4: **Effet de la pluviométrie et de la température moyenne sur la longueur des PA des axes plagiotropes selon la phase de croissance** (régression PLS à deux composantes). Sont représentés les coefficients dans la PLS de chaque variable climatique pour chaque mois de l'année (T, T-1 et T-2). Les intervalles correspondent à la gamme de valeurs possibles si on enlève deux ans de données sur les 15 (toutes les combinaisons sont testées : jackknife) et permettent d'estimer la récurrence de l'effet. Les mois encadrés correspondent à une variable récurrente pour toutes les modalités. Une régression PLS par phase de croissance a été réalisée (une seule variable réponse par modèle), code. L'illustration du bas correspond à la superposition de celle des longueur du tronc (carrés) avec les effets récurrents pour les axes plagiotropes en surimpression (points).

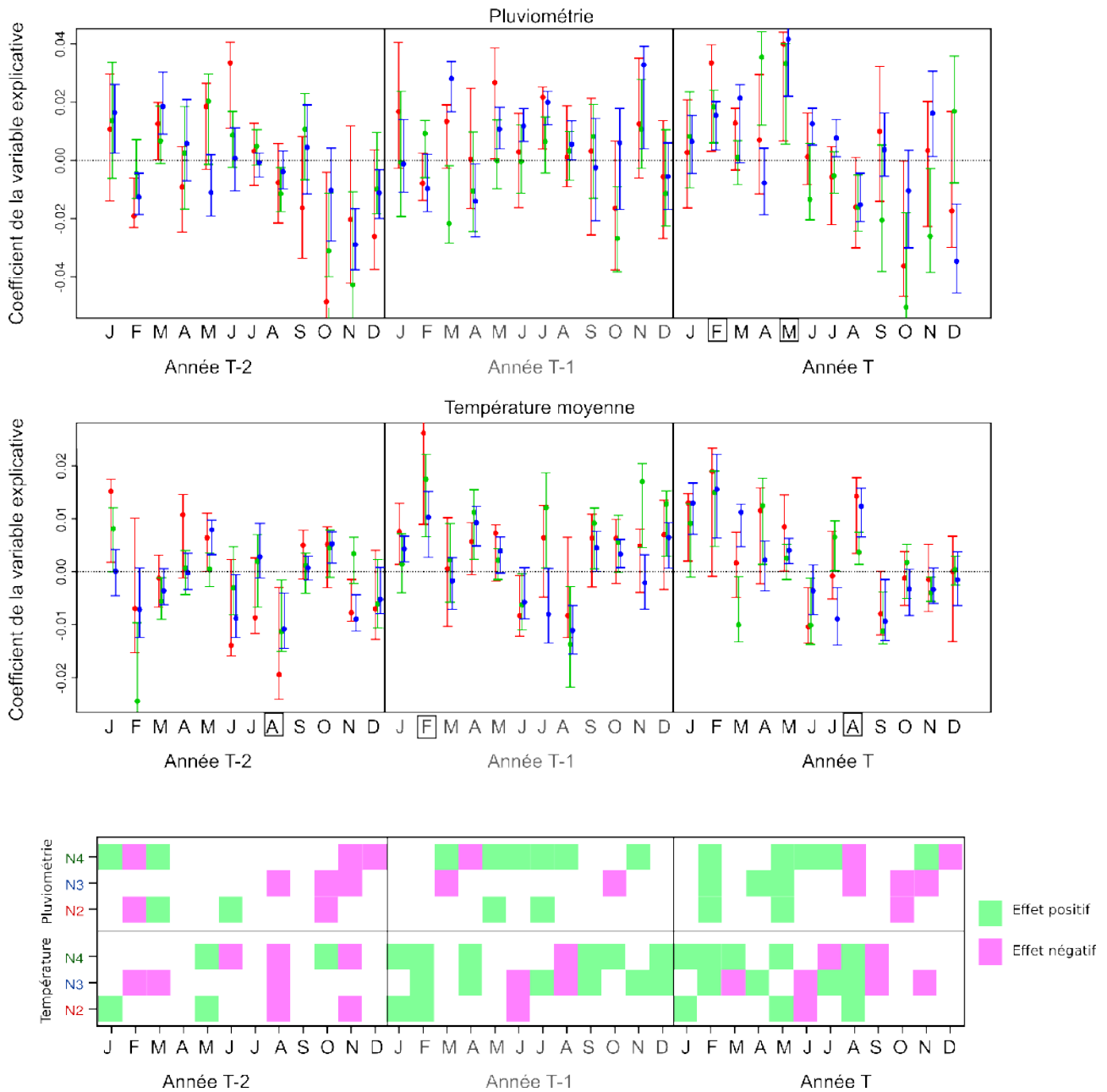


Figure 5: **Effet de la pluviométrie et de la température moyenne mensuelle sur la longueur des PA du tronc selon l'altitude** (régression PLS à trois composantes). Sont représentés les coefficients dans la PLS de chaque variable climatique pour chaque mois de l'année (T, T-1 et T-2). Les intervalles correspondent à la gamme de valeurs possibles si on enlève deux ans de données sur les 15 (toutes les combinaisons sont testées : jackknife) et permettent d'estimer la récurrence de l'effet. Les mois encadrés correspondent à une variable récurrente pour toutes les modalités. Une régression PLS par altitude a été réalisée (une seule variable réponse par modèle), codes couleurs : N2 : rouge, N3 : vert, N4 : bleu. L'illustration du bas résume les deux précédentes : ne sont représentés que les effets récurrents et leur signe.

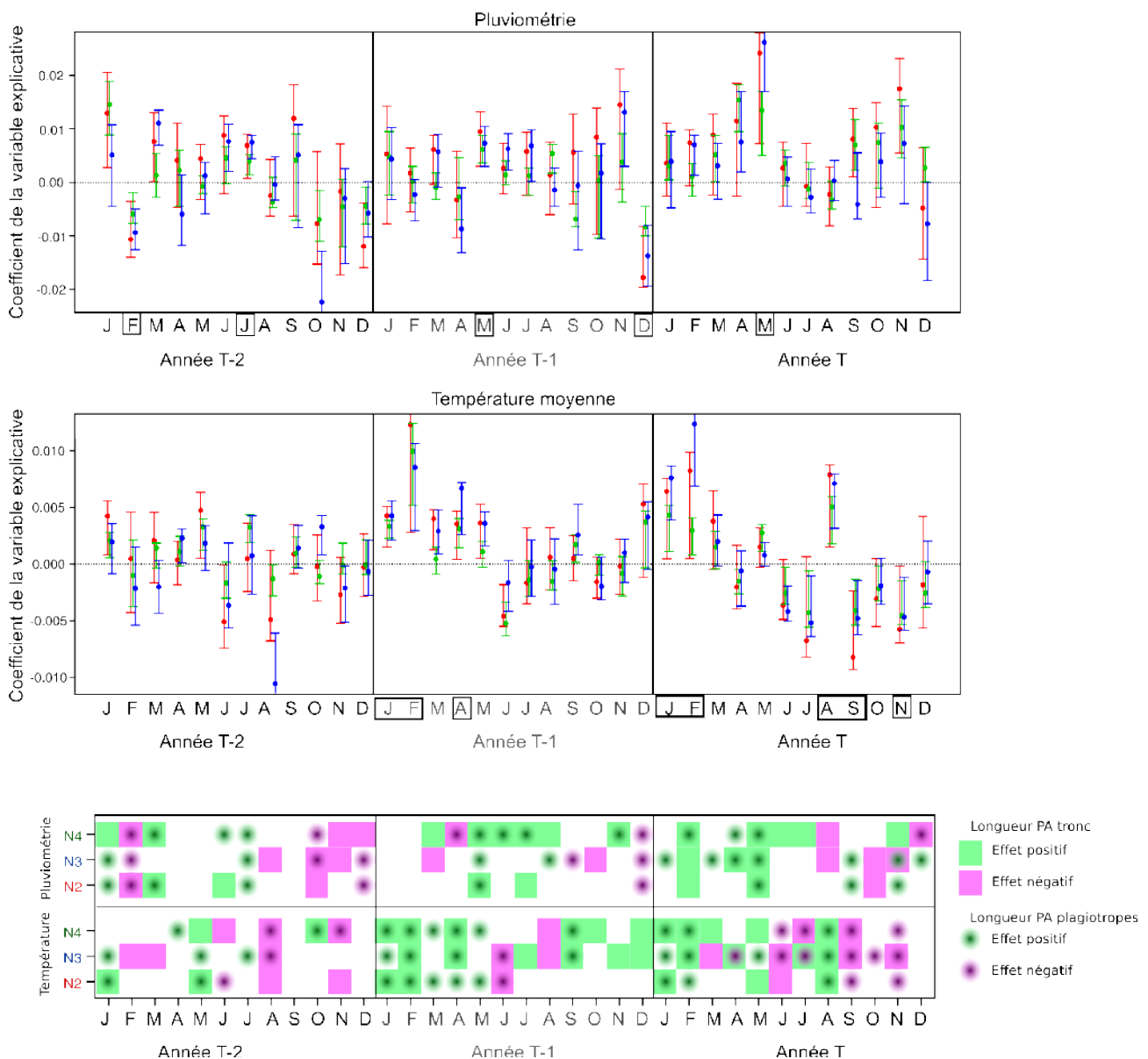


Figure 6: **Effet de la pluviométrie et de la température moyenne mensuelle sur la longueur des PA des axes plagiotropes selon l'altitude** (régression PLS à deux composantes). Sont représentés les coefficients dans la PLS de chaque variable climatique pour chaque mois de l'année (T, T-1 et T-2). Les intervalles correspondent à la gamme de valeurs possibles si on enlève deux ans de données sur les 15 (toutes les combinaisons sont testées : jackknife) et permettent d'estimer la récurrence de l'effet. Les mois encadrés correspondent à une variable récurrente pour toutes les modalités. Une régression PLS par altitude a été réalisée (une seule variable réponse par modèle), codes couleurs : N2 : rouge, N3 : vert, N4 : bleu. L'illustration du bas correspond à la superposition de celle des longueurs du tronc (carrés) avec les effets récurrents pour les axes plagiotropes en surimpression (points).

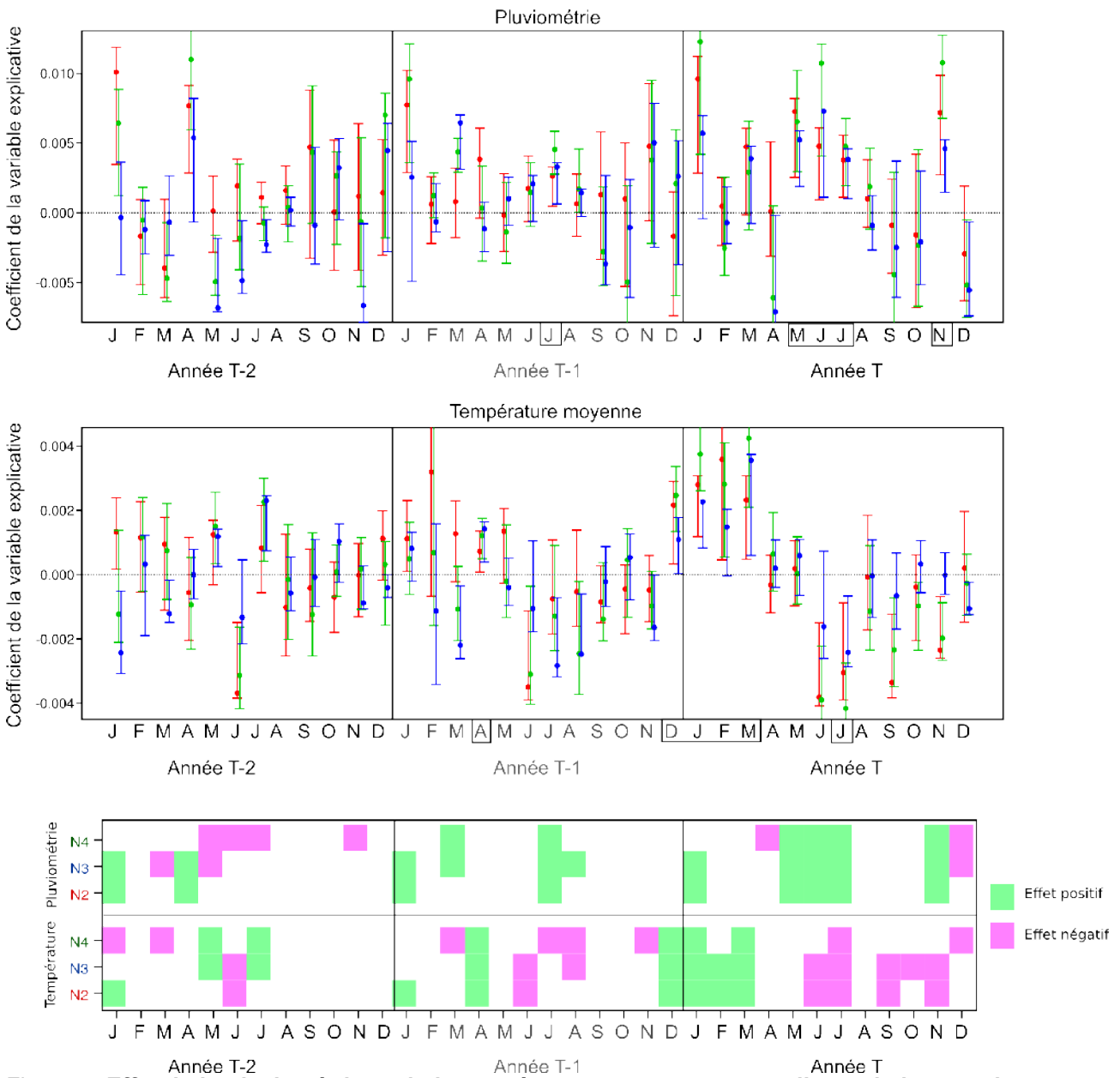


Figure 7: **Effet de la pluviométrie et de la température moyenne mensuelle sur la largeur des cernes selon l'altitude** (régression PLS à deux composantes). Sont représentés les coefficients dans la PLS de chaque variable climatique pour chaque mois de l'année (T, T-1 et T-2). Les intervalles correspondent à la gamme de valeurs possibles si on enlève deux ans de données sur les 15 (toutes les combinaisons sont testées : jackknife) et permettent d'estimer la récurrence de l'effet. Les mois encadrés correspondent à une variable récurrente pour toutes les modalités. Une régression PLS par altitude a été réalisée (une seule variable réponse par modèle), codes couleurs : N2 : rouge, N3 : vert, N4 : bleu. L'illustration du bas résume les deux précédentes : ne sont représentés que les effets récurrents et leur signe.

Annexe 7. (Article) Limited plasticity of shoot preformation in response to light by understory saplings of common walnut (*Juglans regia*)

Taugourdeau & Sabatier, 2010 Article paru dans AoB Plants (open access) :

<http://aobpla.oxfordjournals.org/content/early/2010/12/21/aobpla.plq022.abstract>

Annexe 8. (Article) Deciphering the developmental plasticity of walnut saplings in relation to climatic factors and light environment

Taugourdeau, Chaubert-Pereira, Sabatier & Guédon, 2011, Article paru dans Journal of Experimental Botany :

<http://jxb.oxfordjournals.org/content/early/2011/08/12/jxb.err115.abstract>

Annexe 9. (Acte de colloque) Retrospective analysis of fir sapling growth vs. light interception.

Taugourdeau, Dauzat, Griffon, de Coligny, Sabatier, Caraglio & Barthélémy, 2010, Actes du 6ème colloque international sur la modélisation structure-fonction (Functional-Structural Plant Models, FSPM), 12-17/09/2010, Université de Californie à Davis (USA).

http://www.plantsciences.ucdavis.edu/symposium/2010/fspm/pdf/Proceedings_FSPM2010.pdf pages (93-95)

Annexe 10. (Poster) Plasticité architecturale d'espèces de forêt méditerranéenne en réponse à la sécheresse : variabilité intra- et inter- spécifique

Taugourdeau, 2008, Présentation du sujet de thèse à la journée des doctorants de l'INRA, 5/10/2008 Dinard (France).

Annexe 11. (Poster) Plasticité phénotypique de la ramification chez de jeunes sapins pectinés (*Abies alba* Mill.)

Taugourdeau, Sabatier, Caraglio. 2008, Poster présenté au Groupe d'Étude de l'Arbre 2008.
S. I. : 10/10/2008, Montpellier (France)

Annexe 12. (Poster) Intra and inter-individual variations of Leaf Mass Area in Silver Fir: causes ordination and carbon assimilation consequences.

Taugourdeau, Cailleret, Courdier, Sabatier, Davi. 2010, Ecologie 2010. S. I. : Ecologie 2010, 09/02-04/2010, Montpellier, France. (inFrench)

Annexe 13. (Poster) Effects of shade, competition and altitude on the survival of transplanted *Abies alba* and *Fagus sylvatica* seedlings at the southern limit of their distribution range.

Taugourdeau, Al Bassatnet, Tatoni, Sabatier, Fady. 2010. Ecologie 2010. S. I. : Ecologie 2010, 02-04/09/2010, Montpellier, France. (in French)

Annexe 14. (E-Poster) Plant architecture, from concepts to applications.

Barthélémy, Caraglio, Charles-Dominique, Edelin, Heuret, Meyer-Berthaud, Nicolini, Rey, Sabatier. 2011.XVIII International Botanical Congress 22-29/07/2011, Melbourne, Australia.

Annexe 15. (E-Poster) Morphogenetics gradients in Silver firs (*Abies alba* Mill.) and their plasticity.

Taugourdeau, Sabatier, Caraglio, Barthélémy. 2011, XVIII International Botanical Congress 22-29/07/2011, Melbourne, Australia.

Annexe 16. (en préparation) Quantitative estimation of phenotypic plasticity: appropriate indexes and statistical comparisons of different organisms and traits

Fernando Valladares, Olivier Taugourdeau, David Sánchez-Gómez, Miguel Angel Zavala, Lander Baeten, Oscar Godoy, Silvia Matesanz, Ernesto Gianoli and Mark Van Kleunen

Article qui reprend le travail de (Valladares *et al.* 2006) en le formalisant de manière plus rigoureuse.

Annexe 17. (in press) Retrospective analysis of tree architecture in silver fir (*Abies alba* Mill.): ontogenetic trends and responses to environmental variability.

Olivier Taugourdeau, Jean Dauzat, Sébastien Griffon, François de Coligny, Sylvie Sabatier², Yves Caraglio and Daniel Barthélémy.

Accepté dans la revue *Annals of Forest Science* :

<http://dx.doi.org/10.1007/s13595-012-0188-1>

Annexe 18. (en préparation) Partitioning of silver fir Leaf Mass Area (LMA) and Leaf Area (LA) variations, from organs to populations

Taugourdeau O, Cailleret M, Barthélémy D, Caraglio Y, Courdier F, Sabatier S, Davi H